

УДК 595.384.12

Д.Н. Юрьев¹, Г.В. Жуковская^{2*}¹ Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а;² Сахалинский филиал ВНИРО (СахНИРО),
693023, г. Южно-Сахалинск, Комсомольская улица, 196

**СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ
И РЕПРОДУКТИВНЫЙ ЦИКЛ ГРЕБЕНЧАТОЙ КРЕВЕТКИ
PANDALUS HYP SINOTUS (CARIDEA, PANDALIDAE)
В ТАТАРСКОМ ПРОЛИВЕ**

По многолетним данным описаны сезонные изменения биологического состояния гребенчатой креветки в Татарском проливе, связанные с ее размножением и линьками. Выявлены сроки и среднемноголетние максимумы прохождения нереста (начало февраля), выклева личинок (первая декада мая), смены пола (конец июля — начало августа) и четырех групповых линек гребенчатой креветки — преднерестовой линьки самок (первая декада февраля); линьки самок, выпустивших личинок (третья декада июня); а также летней (конец июля — начало августа) и осенне-зимней (третья декада ноября) линьки самцов. Репродуктивный цикл самок гребенчатой креветки в Татарском проливе составляет 24 мес., из них на вителлогенез приходится 9, на эмбриогенез — 15.

Ключевые слова: Татарский пролив; гребенчатая креветка; групповые линьки; сроки нереста, выклева личинок, смены пола; продолжительность роста гонад, инкубации яиц; репродуктивный цикл самок.

DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-547-560.

Yuriev D.N., Zhukovskaya G.V. Seasonal changes of biological condition and reproductive cycle of humpback shrimp *Pandalus hypsinotus* (Caridea, Pandalidae) in the Tatar Strait // Izv. TINRO. — 2021. — Vol. 201, Iss. 3. — P. 547–560.

Research and commercial trawl catches of humpback shrimp *Pandalus hypsinotus* from the Tatar Strait (Japan Sea) in 2004–2020 were investigated, with bioanalysis of about 45 thousand specimens. Average timing of group molting, spawning, and eggs laying are determined, terms of gonads and eggs development are estimated. Prespawning and molting of the females occur between January–April, with the peaks in early February and middle February, respectively. All oviparous females have 30–40 days to lay eggs, and molt during 50–55 days; the peak of the eggs laying occurs in late June. The males molt in July–August, afterwards the largest individuals change gender and new intersexes are formed. The males have the second molting in October–December, with the peak in late November. In January, after finish of the males molting, a new

* Юрьев Дмитрий Николаевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: dmyuriev@rambler.ru; Жуковская Галина Васильевна, заведующая лабораторией, e-mail: begalik@mail.ru.

Yuriev Dmitry N., Ph.D., leading researcher, Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO), 13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia, e-mail: dmyuriev@rambler.ru; Zhukovskaya Galina V., head of laboratory, Sakhalin branch of VNIRO (SakhNIRO), 196, Komsomolskaya Str., Yuzhno-Sakhalinsk, 693023, Russia, e-mail: begalik@mail.ru.

annual reproduction cycle starts from the prespawning molting of females. Both vitellogenesis and embryogenesis are observed through the year, though females with developing gonads prevail from August to January (because of a long time span between winter and summer moltings while the egg carrying continued 15 months) but oviparous females — from February to July. The individual reproductive cycle of *Pandalus hypsinotus* in the Tatar Strait lasts 24 months, with 9 months of vitellogenesis (quick growth of gonads) and 15 months of embryogenesis. During the 2-year reproductive cycle, most of females pass through the following stages: i) gonads development (just after eggs laying) when almost all oviparous females (up to 95 % in May) have green gonads under carapace that corresponds to the stage of development «eggs laid — gonads weakly developed»; ii) summer molting from August when females lose hairs on pleopods and the gonads growth accelerates; iii) respawning in January-March (together with the firstly spawning intersexes, with slight delay of the latter); iv) initial developing of eggs during summer; v) stage of «eyed eggs» from December to March; and vi) eggs laying and molting from late March to late May; then the 2-year reproductive cycle repeats.

Key words: Tatar Strait, *Pandalus hypsinotus*, group molting, spawning, eggs laying, gender change, gonad development, eggs incubation, reproductive cycle.

Введение

Гребенчатая креветка *Pandalus hypsinotus* J.F. Brandt in von Middendorf, 1851 является тихоокеанским, широко распространенным, бореальным, сублиторальным видом. Обитает во всех дальневосточных морях и вдоль берегов Америки от Аляски до штата Вашингтон, в Японском море — до Корейского пролива.

В северо-западной части Японского моря это самый крупный, а в экономическом отношении наиболее ценный, представитель семейства Pandalidae. Ее промысел в Татарском проливе ведется с 1979 г. ловушечными порядками, специализированный траловый лов запрещен.

Максимальный годовой вылов гребенчатой креветки в Татарском проливе отмечался в 1991–1992 гг. и доходил до 2,3–2,5 тыс. т [Иванов, 2001]. Средние уловы на усилие в эти годы достигали 34 кг на 100 ловушек, притом что в продукцию отбирались только крупные наиболее дорогостоящие экземпляры [Букин, Юрьев, 2006]. Количество судов на промысле креветки в проливе возросло с 4 ед. в 1985 г. до 35 в 1994 г. и до 62 ед. в 1995 г.

Вероятно, из-за чрезмерного изъятия гребенчатой креветки в эти годы ее запасы в Татарском проливе были подорваны. Среднегодовые уловы снизились во второй половине 1990-х гг. до 6–12 кг/100 лов., а в 2004–2005 гг. достигли минимальных за всю историю промысла величин — менее 5 кг/100 лов. В связи с этим в 2005–2007 гг. число судов, занятых добычей гребенчатой креветки в Татарском проливе, уменьшилось до 4–5 ед., а в 2008–2016 гг. — до 2. В последние годы в проливе постоянно работали три судна, эпизодически — больше (до 6 ед. в апреле 2019 г.).

После снижения промысловой нагрузки численность гребенчатой креветки в Татарском проливе постепенно восстанавливалась, уловы на усилие с 2006 г. увеличивались и в 2017–2019 гг. достигли исторического максимума — 40–45 кг/100 лов. Годовой вылов креветки в проливе вырос за эти годы с 0,2 до 0,9 тыс. т.

Несмотря на длительную историю освоения запасов гребенчатой креветки в северо-западной части Японского моря, опубликованные данные о сезонных изменениях ее биологического состояния и сроках размножения до сих пор неполны и противоречивы. Так, по данным А.И. Буяновского [2001] нерест гребенчатой креветки в Татарском проливе происходил в «зимний период», В.Д. Табунков [1982] относил его начало на июнь, С.Д. Букин [2001] считал, что пик нереста приходится у гребенчатого чилима на март, но отдельные особи нерестятся еще в июне. Подобные разночтения касаются и сроков выклева личинок [см. Табунков, 1982; Сапрыкина, 1997; Букин, 2001; Чучукало и др., 2011]. Допускалась растянутость этих процессов у гребенчатой креветки на довольно длительный период [Букин, Згуровский, 1988], а также растянутость вынашивания эмбрионов у части самок [Буяновский, 2001].

О наличии двухлетнего репродуктивного цикла у самок гребенчатой креветки ранее сообщалось [Юрьев, Харитонов, 2009; Мизюркин и др., 2014], но динамика созревания гонад и яиц не рассматривалась. Известно лишь лабораторное исследование японскими учеными длительности развития половых продуктов у самок гребенчатой креветки [Okumura et al., 2004], в котором показано, что накопление желтка в яичниках и формирование гонад занимало 14–16 мес., а развитие яиц от нереста до выклева личинок — около 8 мес.

Рациональная эксплуатация биоресурсов предполагает более полную изученность биологических особенностей объекта в районе его промысла. Подобные исследования представляются актуальными также в связи с происходящими в последнее время быстрыми климатическими изменениями, чреватými нарушением сложившегося порядка биологических явлений в популяциях. Ранее на большом многолетнем материале были подробно описаны сезонные изменения биологического состояния северной креветки в северо-западной части Японского моря [Юрьев, Корнейчук, 2019]. Цель настоящей работы — провести аналогичное исследование гребенчатой креветки Татарского пролива, а также изучить репродуктивный цикл самок в этом важнейшем районе ее промысла.

Материалы и методы

В работе использованы материалы, полученные во время учетных траловых съемок в Татарском проливе, охвативших глубины от 14 до 782 м, и сборы из прилова гребенчатой креветки на специализированном траловом промысле северной *Pandalus eous* и углохвостой *Pandalus goniurus* креветок в проливе за период с 2004 по 2020 г. (см. таблицу).

Объем материала, использованного в работе, экз.
Samples number, ind.

Месяц	Координаты района работ, с.ш.	Глубина поимки, м	Самцы	Интерсексы	Самки	Всего
I	46°36'–48°43'	194–406	456	184	383	1023
II	46°24'–48°52'	170–402	199	90	601	890
III	46°25'–48°58'	112–463	3210	146	1461	4817
IV	47°21'–49°33'	36–408	1628	51	865	2544
V	46°08'–51°16'	28–611	5356	4	2885	8245
VI	46°00'–51°17'	26–541	4631	5	1856	6492
VII	46°00'–48°53'	52–435	294	21	281	596
VIII	47°42'–48°46'	295–358	3	0	37	40
IX	46°00'–51°30'	30–480	2846	540	1095	4481
X	47°20'–51°40'	38–434	5166	1804	2763	9733
XI	47°22'–49°00'	190–354	1910	697	1009	3616
XII	46°35'–49°00'	161–305	1401	386	550	2337
Всего	46°00'–51°40'	26–611	27100	3928	13786	44814

Исследовалась акватория Татарского пролива от его южной границы — линии, соединяющей мыс Белкина (45°49' с.ш. 137°41' в.д.) с мысом Кузнецова (46°03' с.ш. 141°55' в.д.)*, — до северной границы учетных съемок — 51°40' с.ш. Всего было проанализировано 44814 экз. гребенчатой креветки, из них 28356 экз. во время траловых съемок на НИС «Дмитрий Песков» (2006–2007 гг.), «Бухоро» (2010–2016 и 2018 гг.), «Профессор Пробатов» (2013 г.) и «Владимир Сафонов» (2020 г.), проводившихся в весенне-летний (апрель-июль) либо в осенний (сентябрь-октябрь) периоды.

Биологический анализ креветок проводили по методическим рекомендациям Б.Г. Иванова [Изучение экосистем..., 2004]. Самцов и неполовозрелых особей анализировали вместе, самок — с разделением на особей без яиц и волосков для их

* Лоция Татарского пролива, Амурского лимана и пролива Лаперуза. СПб., 2003. 436 с.

крепления на плеоподах — группа I (включающая также интерсексов) — и самок, вынашивающих яйца — группа II. У особей группы I выделяли следующие стадии роста гонад (вителлогенеза) под карапаксом: 0 баллов — гонады неразвиты (стадия БИ); 1 балл — слабо развиты, занимают до $\frac{1}{3}$ дорзальной поверхности карапакса (ВИ1); 2 — умеренно развиты, занимают от $\frac{1}{3}$ до $\frac{2}{3}$ верхней части карапакса (ВИ2) и 3 — хорошо развиты, заполняют всю верхнюю часть карапакса (ВИ3). У самок группы II отмечали следующие стадии развития яиц: 1 — недавно отложенные (ИН); 2 — с глазками (ИГ); 3 — яйца бурого цвета, личинки готовы к выклеву (ИБ) или выклев личинок идет (ВЛ); 4 балла — личинки выклюнулись, но на волосках плеоподов еще остаются оболочки от яиц (ЛВО) или волоски уже очистились от оболочек (ЛВ). В баллах оценивали изменения средней популяционной стадии развития гонад или яиц [Изучение экосистем..., 2004] в группах I или II. Принималось, что «переход» самок из биологической группы I в группу II происходит после преднерестовой линьки, сопровождающейся появлением волосков на плеоподах, в момент нереста — откладывания содержимого гонад на плеоподы, а из группы II в группу I — в момент линьки самок, выпустивших личинок, сопровождающейся утратой волосков на плеоподах.

Состояние панциря креветок оценивали по стадиям: 1 — креветка только перелиняла, панцирь новый, кожистый, очень мягкий; 2 — панцирь держит форму, но прогибается при легком нажатии пальцами (последелиночная и/или предделиночная, подготавливаемая стадии); 3 — панцирь твердый, крепкий (межделиночная стадия).

Для исследования динамики преднерестовой линьки и нереста из общей выборки самок и интерсексов выделяли группу особей (условно группа «нерест»), находящихся на последней стадии развития гонад (ВИ3), и недавно отнерестившихся самок (ИН). Для описания выклева личинок в популяции в анализируемую группу (условно — «выклев») объединяли яйценосных самок в стадиях ИГ, ИБ и ВЛ, самок, выпустивших личинок (ЛВО, ЛВ), и недавно перелинявших после выклева личинок самок без волосков на плеоподах, с еще не развитыми (БИ) или уже заметными (ВИ1) гонадами (группа ИГ+ИБ+ВЛ+ЛВО+ЛВ+БИ+ВИ1). Для изучения динамики линьки самок, выпустивших личинок, брали эту же группу, за исключением самок с яйцами на плеоподах (группа ЛВО+ЛВ+БИ+ВИ1). Перелинявшую самку этой группы определяли по отсутствию (исчезновению в процессе линьки) волосков на плеоподах нового панциря.

Для анализа сезонных изменений биологического состояния гребенчатой креветки использовали объединенные многолетние данные. Развитие гонад и яиц анализировали ежемесячно, динамику линьки, нереста и выклева личинок — подекадно.

Результаты и их обсуждение

Годовой линичный цикл, нерест, выклев личинок

Подекадный анализ многолетних данных в Татарском проливе выявил по два периода линичной активности в году в каждой половой группе гребенчатой креветки (рис. 1).

Линька самцов проходила с третьей декады октября по вторую декаду января (рис. 1, А). В это время претерпевали линьку, по-видимому, все самцы в популяции, поскольку в следующие три месяца (февраль-апрель) линяющие самцы попадались редко. Длина карапакса (ДК) мягких особей во время линьки варьировала от 13,8 до 40,4 мм, в среднем 29,6 мм ($n = 1371$ экз.), т.е. линяли самцы всех размеров.

В мае-июне в небольшом количестве линяли относительно маломерные самцы, ДК которых в среднем составляла 26,1 мм ($n = 1157$). В выборке за третью декаду июля ($n = 70$), в которой отмечено 63 % линяющих самцов ($n = 44$), ДК последних варьировала от 22,6 до 42,8 мм и в среднем составляла 33,8 мм, что близко к среднему размеру интерсексов — 36,0 мм. В эту же декаду в уловах отмечались новые интерсексы, все с мягкими покровами ($n = 21$) (рис. 1, Б), из чего следует,

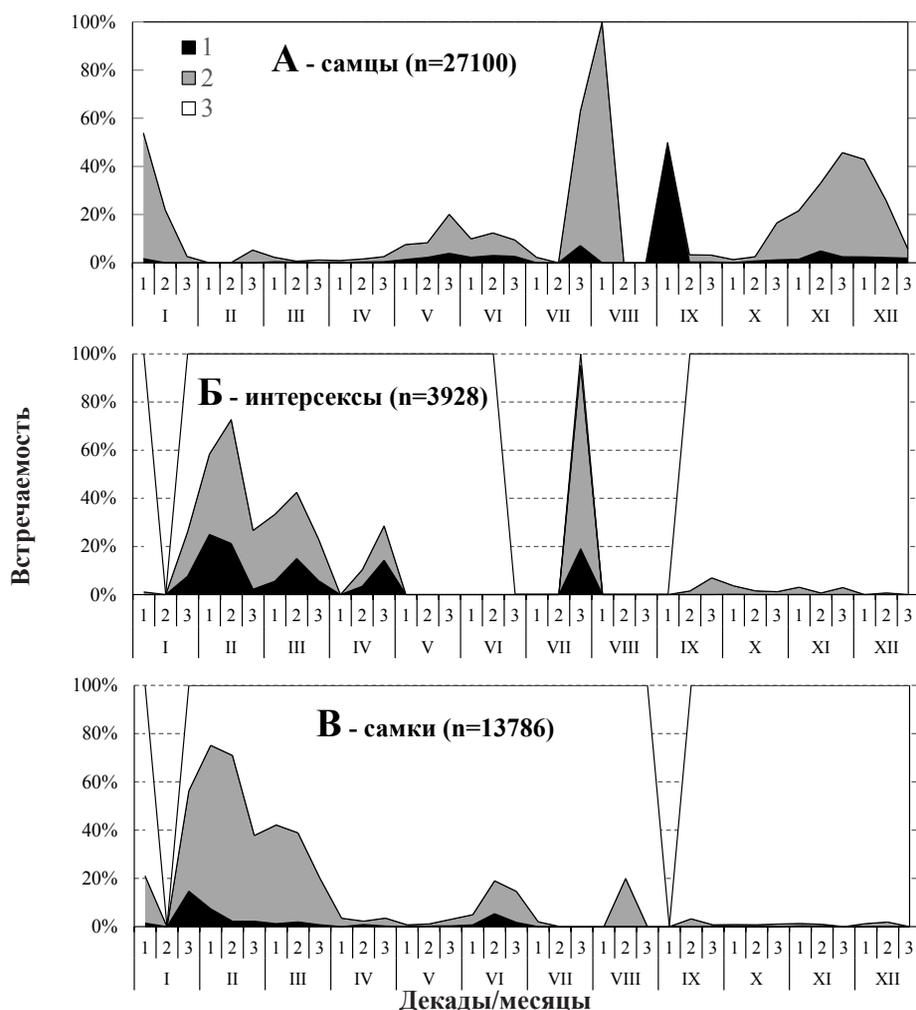


Рис. 1. Сезонные изменения линочного состояния гребенчатой креветки в Татарском проливе: А — самцы, Б — интерсексы, В — самки; здесь и далее 1, 2, 3 — стадии линочного цикла

Fig. 1. Seasonal changes of molting condition for *Pandalus hypsinotus* in the Tatar Strait: А — males, Б — intersexes, В — females; here in after 1, 2, 3 — molting stages

что во время летней линьки самцы гребенчатой креветки меняли пол. Высокая доля линяющих самцов и интерсексов одновременно позволяет допустить, что максимум летней линьки самцов приходится на третью декаду июля, а ее активная фаза — на июль-август.

Преднерестовая («брачная») линька у самок повторных нерестов почти полностью укладывалась в период январь-март с пиком в первой декаде февраля (рис. 1, В). У интерсексов пик этой линьки отмечался во второй декаде февраля, а продолжалась она до конца апреля (рис. 1, Б). В целом по многолетним данным период преднерестовой линьки и нереста у гребенчатой креветки в Татарском проливе отмечался с января по апрель, но большинство особей (около 90 %) нерестились до конца марта (рис. 2).

Второй период линочной активности самок отмечался в июне-июле (рис. 1, В) в группе особей, выпустивших личинок. Выклев личинок у подавляющей части самок проходил с третьей декады апреля по вторую декаду мая, продолжаясь в целом чуть больше месяца, а линька у них начиналась по окончании выклева (рис. 3).

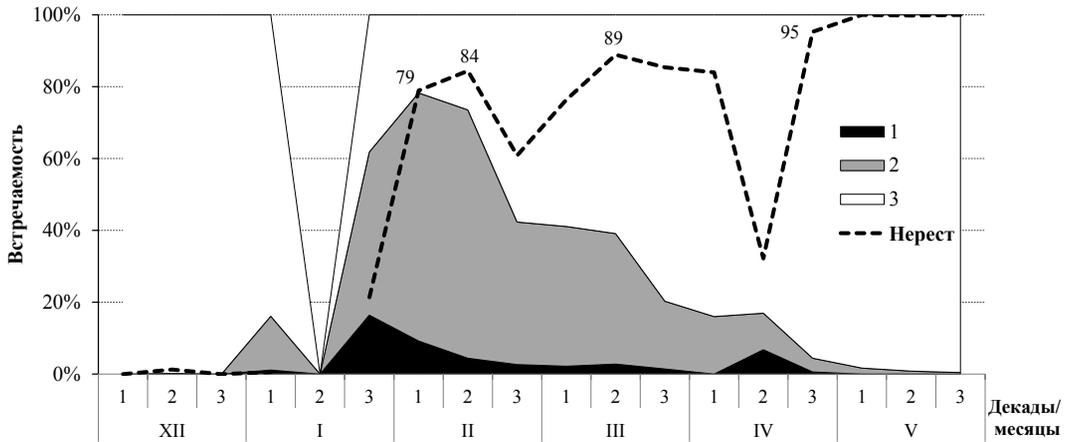


Рис. 2. Динамика преднерестовой линьки и нереста гребенчатой креветки в Татарском проливе (n = 4785): «нерест» — доля отнерестившихся особей (самки+интерсексы) в группе I

Fig. 2. Dynamics of prespawning molting and spawning for *Pandalus hypsinotus* in the Tatar Strait (n = 4785); «нерест» — the portion of spawned specimens (females and intersexes) in Group I

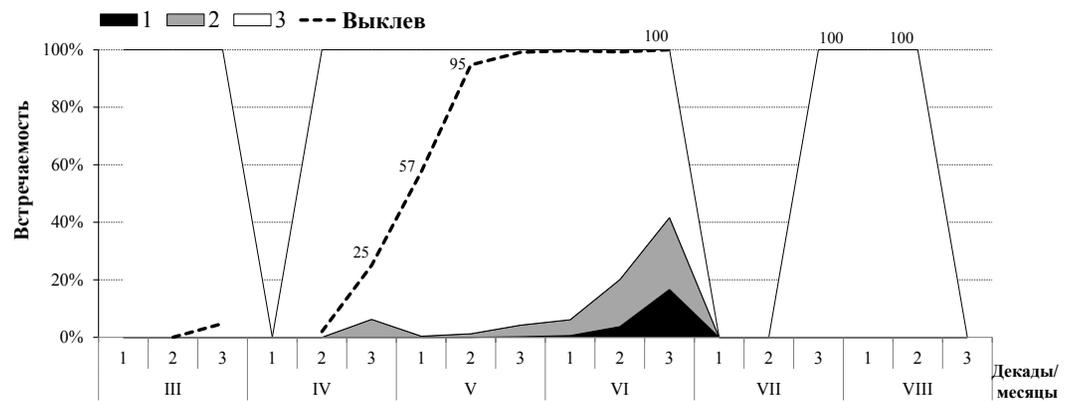


Рис. 3. Динамика выклева личинок у гребенчатой креветки (n = 5192) и следующей за ним линьки самок группы «выклев» в Татарском проливе (n = 1866)

Fig. 3. Dynamics of eggs laying (n = 5192) and following molting of spawned females in the Tatar Strait (n = 1866)

Сезонная динамика развития гонад и яиц. Репродуктивный цикл самок

В течение всего года в сборах гребенчатой креветки из Татарского пролива присутствовали особи с растущими гонадами (рис. 4, группа I) и самки, вынашивающие яйца на плеоподах (группа II).

Анализ сезонных изменений в развитии гонад у гребенчатой креветки в Татарском проливе показал, что его начало можно отнести на июнь, а конец — на май следующего календарного года (рис. 5, А, 6, А). С августа наблюдался закономерный рост средней популяционной стадии развития гонад до максимума в марте, затем — быстрое снижение ее значений до исходных в апреле-мае (рис. 5, А), происходившее по мере исчезновения из уловов самок со зрелыми гонадами (рис. 6, А) в процессе нереста (ВИЗ→ИН).

Примечательно, что ни в начале, ни в конце этого 12-месячного популяционного цикла средняя стадия развития гонад гребенчатой креветки не опускалась до нулевых (стадия БИ) или близких к нулю значений. Это обусловлено тем, что активный рост гонад у самок гребенчатой креветки начинался на последних стадиях эмбриогенеза, а

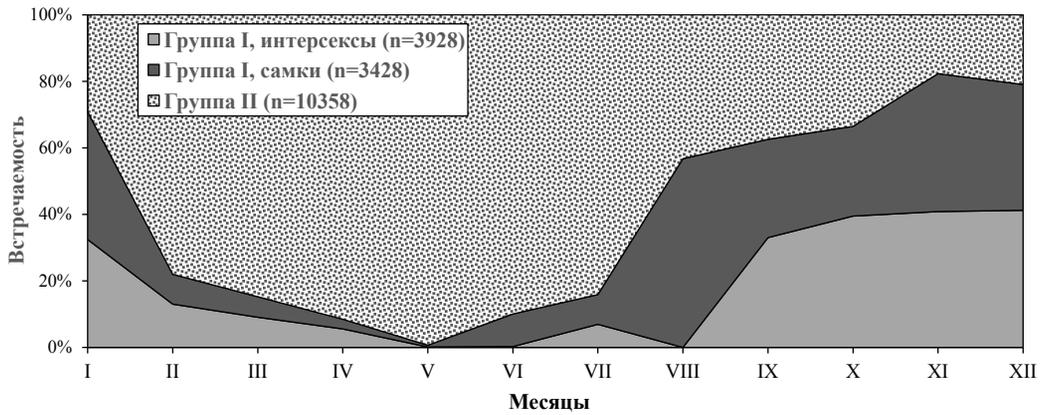


Рис. 4. Сезонные изменения соотношения особей гребенчатой креветки в стадии вителло- (группа I) и эмбриогенеза (группа II) в траловых уловах из Татарского пролива
 Fig. 4. Seasonal dynamics of the ratio between females with vitellogenesis (group I) and embryogenesis (group II) for *Pandalus hypsinotus* in trawl catches from the Tatar Strait

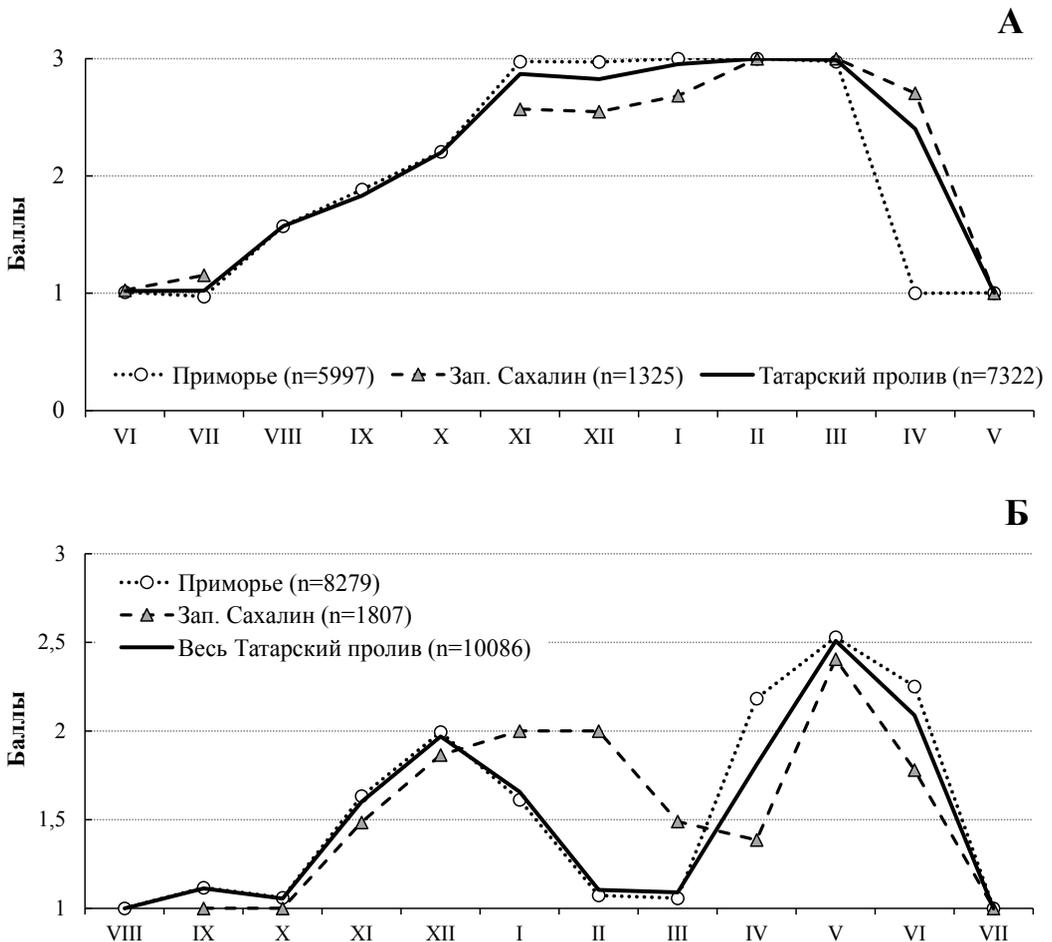


Рис. 5. Сезонная динамика развития (средняя популяционная стадия в баллах) гонад в группе I (А) и яиц в группе II (Б) самок гребенчатой креветки в Татарском проливе, в его западной и восточной частях
 Fig. 5. Seasonal dynamics of gonads development in Group I (A) and eggs development in Group II (B) for *Pandalus hypsinotus* females in the Tatar Strait, separately for its western and eastern parts

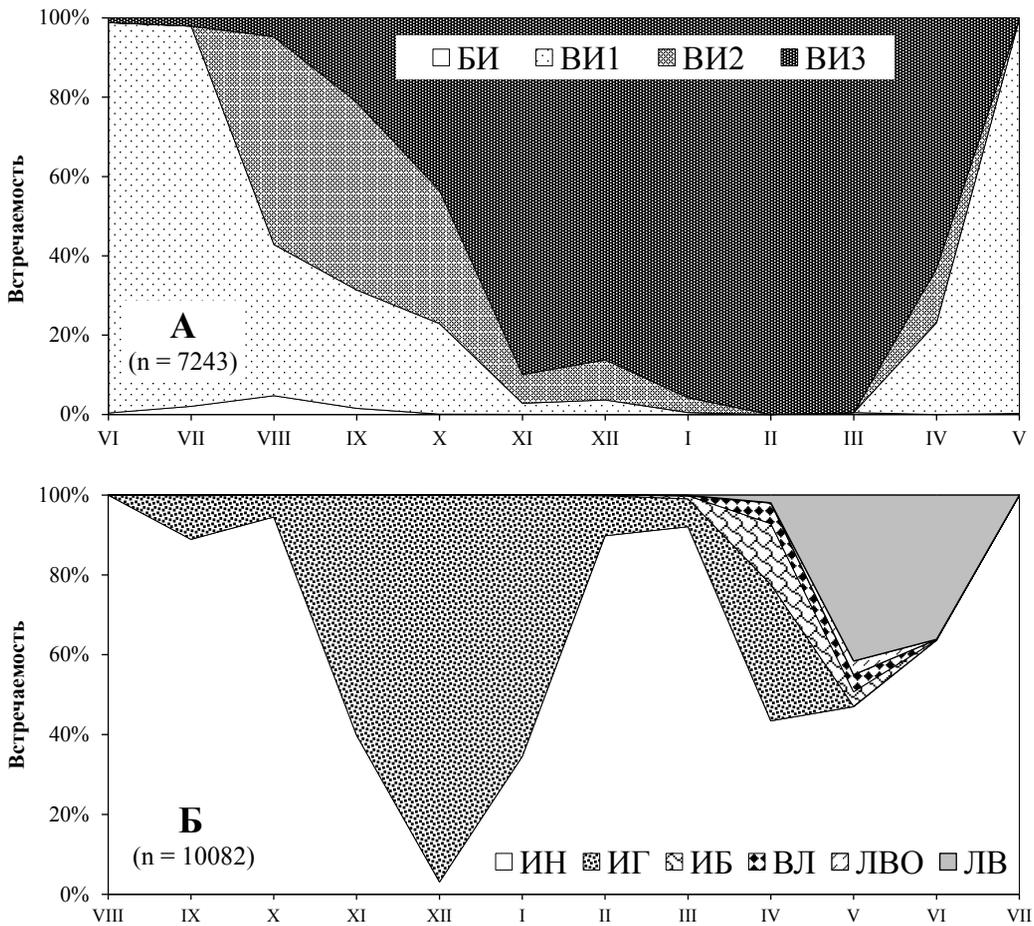


Рис. 6. Сезонные изменения соотношения различных стадий развития гонад в группе I (А) и яиц в группе II (Б) самок гребенчатой креветки

Fig. 6. Seasonal change of stage of gonads development in Group I (А) and eggs development in Group II (Б) for *Pandalus hypsinotus* females in the Tatar Strait

к линьке после выклева личинок большая часть самок группы II подходила с зелеными гонадами под карапаксом, что соответствует смешанной стадии развития ЛВ–ВИ1. Так, в мае, т.е. примерно за месяц до линьки, средняя доля таких особей в общем числе выпустивших личинок самок (n = 488) составляла 94,4 %. Во всей многолетней выборке самок стадии ЛВ (n = 1736) гонады ВИ1 имелись у 40,0 % особей, у самок стадии ВЛ (n = 160) эта доля составляла 8,8 %, зеленые гонады отмечались также у самок на стадии ИБ и даже ИГ. Поэтому понятно, почему самки гребенчатой креветки в стадии БИ почти не встречались в уловах (рис. 6, А). В наших материалах имеются находки всего лишь четырех самок в стадии БИ в июне-августе и 26 БИ-интерсексов в сентябре-ноябре.

Сезонные изменения биологического состояния самок гребенчатой креветки группы II представляют собой более сложную, чем в случае с ростом гонад, картину (см. рис. 5, Б, 6, Б). После нереста, длящегося с января по апрель (см. рис. 2) года *t*, в популяции появляются многочисленные яйценосные самки в начальной стадии развития ИН, в которой они пребывают без видимых изменений до конца лета (см. рис. 6, Б). В сентябре среди них начинают появляться особи с яйцами на стадии «глазка», а к концу календарного года почти все самки группы II в Татарском проливе находятся в стадии ИГ.

В январе-марте следующего ($t+1$) года в популяцию вливается очередная многочисленная группа вновь отнерестившихся самок (стадия ИН), которые вместе с отнерестившимися годом ранее (t) образуют еще более многочисленную группу яйценосных самок (II). В апреле-мае года $t+1$ у самок, отнерестившихся в январе-марте года t , происходит выклев личинок, сопровождающийся быстрой сменой стадий развития ИБ→ВЛ→ЛВО→ЛВ (рис. 6, Б). В июне эти самки линяют, после чего (с июля) «переходят» из биологической группы II в группу I и у них с развития гонад начинается новый репродуктивный цикл* (рис. 6, А). Соответственно, в популяции с этого момента и до начала следующего нереста, т.е. с июля по декабрь, группа II представлена только самками нереста года $t+1$ (с гонадами на стадиях развития ИН→ИГ), а после очередного нереста — с января по июнь года $t+2$ — смесью самок, отнерестившихся в годы $t+1$ (ИГ→ИБ→ВЛ→ЛВО→ЛВ→ЛВ-ВИ1) и $t+2$ (ИН). Появлением последних в период нереста в основном и объясняется излом кривой закономерно плавного роста средней популяционной стадии развития яиц — ее провал в январе-апреле (см. рис. 5, Б). Надо отметить, что подавляющее преобладание в наших сборах недавно отнерестившихся самок стадии ИН над самками предыдущего нереста стадии ИГ в феврале-марте (см. рис. 6, Б) связано также с трудностями облова последних промысловыми тралами. В это время они мигрируют в прибрежные воды на выклев личинок, который у 82 % самок стадии ВЛ ($n = 160$) происходил на глубинах менее 100 м, где они недоступны для тралов, ведущих добычу северной креветки на больших глубинах за пределами территориального моря.

Результаты проведенного анализа позволяют получить общее представление о сезонной динамике основных биологических процессов, составляющих репродуктивно-линочный цикл гребенчатой креветки в Татарском проливе, определить среднесезонные сроки наступления максимумов нереста, выклева личинок, групповых линек. Поскольку подекадные данные за июль-август неполны и малочисленны (см. таблицу), с разной долей уверенности можно указать следующее положение последних на сезонной шкале: преднерестовая линька самок повторного и первого (интерсексы) нерестов (см. рис. 2) — первая декада февраля (соответствует перегибу линочной кривой — 79 % мягких самок стадий 1 и 2); нерест (там же) — начало февраля (за пик приняли состояние, когда отнерестилось около 50 % особей группы «нерест»); выклев личинок (см. рис. 3) — первая декада мая (около 50 % самок группы «выклев» освободились от личинок); линька самок, освободившихся от личинок (там же), — предположительно третья декада июня; летняя линька самцов и смена пола самец → интерсекс (см. рис. 1, А, Б) — предположительно конец июля — начало августа; осенне-зимняя линька самцов (рис. 1, А) — третья декада ноября.

Таким образом, продолжительность развития гонад у большинства самок гребенчатой креветки повторного нереста оценивается в 9 мес. (с первой декады мая по первую декаду февраля) — от пика выклева личинок, вскоре после которого у еще не перелинявших самок появляются зеленые гонады (стадия ЛВ–ВИ1), до пика нереста. Для самок первого нереста (интерсексов) она может составлять приблизительно 7 мес. (конец июля — вторая декада февраля) — от максимума линьки смены пола до пика первого нереста (рис. 1, Б). Средняя продолжительность инкубации яиц оценивается в 15 мес. (с первой декады февраля по первую декаду мая следующего года) — от пика нереста до пика выклева личинок. Таким образом, репродуктивный (межнерестовый) цикл самок гребенчатой креветки — от выклева личинок до следующего выклева (от нереста до нереста) — составляет 24 (9 + 15) мес.

Обобщенное представление о сезонной динамике популяционных биологических процессов, связанных с размножением и линьками гребенчатой креветки в Татарском проливе, дает приведенная ниже схема (рис. 7).

* Как было показано выше, видимый невооруженным глазом рост гонад зеленого цвета начинается уже на стадии ЛВ примерно за месяц до линьки.

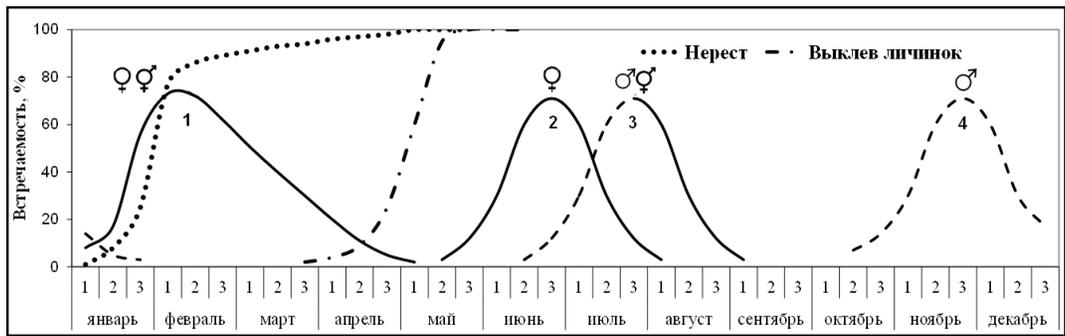


Рис. 7. Схема годового биологического цикла гребенчатой креветки в Татарском проливе: 1 — преднерестовая линька; 2 — линька самок, выпустивших личинок; 3 — летняя линька самцов, смена пола; 4 — осенне-зимняя линька самцов

Fig. 7. Scheme of annual biological cycle for *Panadalus hypsinotus* in the Tatar Strait: 1 — pre-spawning molting; 2 — females molting who laid eggs; 3 — male summer molting; gender change; 4 — male fall-winter molting

Интересно сравнить особенности биологии и сезонную динамику развития самок гребенчатой креветки с таковыми у близкородственного вида — северной креветки. У обоих видов в Татарском проливе репродуктивный цикл составляет 24 мес., но фаза быстрого роста гонад и инкубация яиц у самок северной креветки занимают меньше времени, чем у гребенчатой, а именно: соответственно 7 и 11 мес. [Юрьев, Корнейчук, 2019] против 9 и 15. Такое различие связано с неодинаковым у этих видов положением на сезонной шкале пиков нереста, выклева личинок и сопряженных с ними линек. В популяции северной креветки весной сначала происходит выклев и через месяц нерест, а линьки, преднерестовая и после выклева личинок, знаменующие «переход» креветок из одной биологической группы в другую (I→II, II→I), идут почти одновременно. В популяции гребенчатой креветки иначе. Сначала зимний нерест, затем, через три с небольшим месяца, выклев личинок, что в итоге и составляет 15-месячный период яйценошения (с февраля по май следующего года). Разница же во времени между максимумами линек преднерестовой (начало февраля) и после выклева личинок (конец июня — начало июля) составляет около 5 мес. (рис. 7).

Вследствие этого соотношение особей групп I и II, близкое в популяции северной креветки к 50 : 50 в течение всего года, у гребенчатой креветки составляло приблизительно 20 : 80 одну половину года и 70 : 30 — другую (см. рис. 4). Преобладание яйценосных самок в феврале-июле объясняется тем, что в период нереста происходит объединение в одной группе вновь отнерестившихся самок (стадия ИН) и самок прошлогоднего нереста, находящихся на поздних стадиях эмбриогенеза. Почти полное отсутствие в уловах особей группы I в мае (с оговоркой, что в мае около 95 % самок, выпустивших личинок, но еще не перелинявших, уже имели зеленые гонады под карапаксом, т.е. находились в промежуточной стадии развития ЛВ–ВИ1) обусловлено тем, что в это время нерест (I→II) уже закончился, а линька у самок группы «выклев» (II→I) еще не началась. По ее окончании (конец июля — линька 2, см. рис. 7) последние «переходят» из группы II в группу I, и примерно в это же время, после линьки и смены пола у самцов (линька 3, рис. 7), к ним присоединяются многочисленные новые интерсексы. Соответственно, с августа по январь соотношение в уловах самок двух биологических групп столь же сильно меняется в пользу группы I.

Другим следствием видовых различий в продолжительности вителло- и эмбриогенеза является почти полное отсутствие в течение года самок стадии БИ у гребенчатой креветки (см. выше) и их преобладание в течение шести месяцев в составе группы I у северной креветки [см. Юрьев, Корнейчук, 2019, рис. 3, А]. Таким образом, активный рост гонад у самок северной креветки, выпустивших личинок, начинается после

длительного периода «отдыха» (стадия БИ), а у гребенчатой креветки — на последних стадиях эмбриогенеза, т.е. без «отдыха» после размножения. Таким образом, самки смешанной стадии развития ЛВ-ВИ1 в массе встречаются после выклева личинок у гребенчатой креветки и относительно редко — у северной.

Из пяти массовых групповых линек в году, выявленных у северной креветки [см. Юрьев, Корнейчук, 2019, рис. 12], у гребенчатой креветки наблюдались только четыре (рис. 7) — отсутствует аналог осенней ростовой линьки самок с неразвитыми — умеренно развитыми гонадами. В течение двухлетнего репродуктивно-линочного цикла самка северной креветки линяет три раза с интервалом в полгода и затем около года вынашивает яйца, не линяя. У самки гребенчатой креветки в связи с более длительной инкубацией яиц период, когда она может линять, сокращается до 9 мес. Вряд ли за это время взрослая самка способна перелинять три раза. Поэтому даже с оглядкой на неполноту наших летних данных можно утверждать, что такой линьки у гребенчатой креветки в Татарском проливе нет. Отсюда следует, что у самок этого вида должны быть относительно низкие темпы роста. Так, если учесть, что преднерестовая линька ростом не сопровождается [Буяновский, 2001], то в течение двухлетнего репродуктивного цикла самка гребенчатой креветки может расти только один раз — во время летней линьки после выклева личинок.

Динамика зимней линьки самцов и преднерестовой линьки самок, построенная по наиболее полным данным (см. рис. 1), показывает, что продолжительность групповых линек у гребенчатой креветки составляет около трех месяцев, как это наблюдалось и у северной.

Большинство предыдущих исследований гребенчатой креветки в Татарском проливе проводились на промысловых ловушечных судах. Настоящая работа основана на анализе многолетних траловых данных, охвативших весь район и широкий диапазон глубин (см. таблицу), что позволило получить представление о годовой динамике линочного состояния популяции, ранее не описанной. Кроме того, были определены значительно более длительные, чем приводились ранее для Татарского пролива [Буяновский, 2001] и других районов обитания гребенчатой креветки [Batler, 1964; Igarashi, 1951 — цит. по Буяновский, 2001], сроки инкубации яиц, в динамике описан двухлетний репродуктивный цикл самок.

Полученные результаты оказались близки к данным предыдущих исследований в части сроков нереста и смены пола самец → интерсекс [Буяновский и др., 1999; Буяновский, 2001], выклева личинок и длительности созревания гонад [Букин, 2001]. Сроки протекания летних линек самцов и самок (номера 2 и 3 на рис. 7) нуждаются в уточнении путем проведения дополнительных исследований, результаты которых, однако, вряд ли существенно повлияют на представленную картину сезонных изменений (см. рис. 4, 7 и др.).

Заключение

По результатам проведенного исследования основные этапы сезонных изменений биологического состояния гребенчатой креветки в Татарском проливе сменяли друг друга в следующем порядке. С января по апрель протекали преднерестовая линька и нерест у особей группы I — самок повторных нерестов и интерсексов. Максимум линьки отмечался у самок в первой декаде февраля, у интерсексов — во второй. В апреле-мае за 30–40 дней успевали выпустить личинок почти все самки группы II, а примерно через 50–55 дней они линяли; пик выклева личинок приходился на начало мая, максимум линьки — на третью декаду июня. В июле-августе линяли самцы, после чего наиболее крупные из них меняли пол и в популяции появлялись новые интерсексы. В октябре-декабре у самцов происходила вторая в году массовая линька с максимумом активности в конце ноября. Заканчивалась она в январе следующего года с началом очередной преднерестовой линьки самок и нового годового популяционного цикла.

Репродуктивный цикл самок гребенчатой креветки в Татарском проливе составляет 24 мес. Из них на вителлогенез приходится 9 мес., на эмбриогенез — 15. Большинство самок в течение двухлетнего цикла размножения проходят следующие этапы развития. В апреле-мае года t сразу после выклева личинок у самок активизируется рост гонад. Еще до летней линьки практически у всех самок группы «выклев» (до 95 % в мае) под карапаксом появляются зеленые гонады, что соответствует смешанной стадии развития ЛВ-ВИ1. Во время летней линьки все они теряют волоски на плеоподах и до конца июля пребывают в стадии ВИ1. С августа развитие гонад ускоряется и завершается к концу года практически у всех самок (стадия ВИ3), а в январе-марте года $t+1$ у них происходит повторный нерест. Вместе с ними, но с некоторым отставанием и по апрель включительно нерестятся самки первого нереста (интерсексы).

После нереста и в течение всего лета яйца самок находятся в начальной стадии развития ИН. С сентября по декабрь происходит развитие глазков у формирующихся личинок. С декабря года $t+1$ по март года $t+2$ подавляющая часть самок пребывает в стадии ИГ, с конца марта до конца мая у них происходит выклев личинок, в июне-июле — линька и далее повторение двухлетнего репродуктивно-линочного цикла.

Благодарности

Помимо собственных данных, авторы использовали в работе сборы своих коллег В.С. Лукьянова, А.Ю. Поварова, В.П. Овсянникова (все ХабаровскНИРО), И.А. Корнейчука (ТИНРО) и С.Д. Букина (СахНИРО), в связи с чем выражают им свою признательность. Авторы искренне благодарят д-ра биол. наук Н.В. Колпакова (СахНИРО) за ценные замечания при подготовке рукописи, а также экипажи промысловых судов СТМ «Лавинный», «Вулканый» и «Аскур», на которых была получена значительная часть материала, и руководителей предприятий-судовладельцев ООО «Оплот Мира», «ДВ креветка» и «Компания БИНОМ» за помощь и содействие, оказанные при сборе данных в море.

Финансирование работы

Исследование проведено на бюджетные средства.

Соблюдение этических стандартов

Сбор материалов к статье не сопровождался нанесением ущерба природе. Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

Информация о вкладе авторов

Постановка проблемы и концепция исследования, сбор биологического материала — Д.Н. Юрьев; обсуждение результатов, написание статьи, редактирование — совместно.

Список литературы

- Букин С.Д. Распределение и основные биологические характеристики гребенчатого чилима Сахалина : отчет о НИР (промежут.) / СахНИРО. № 8628. — Южно-Сахалинск, 2001. — 51 с.
- Букин С.Д., Згуровский К.А. Особенности распределения, биологии и поведения гребенчатой креветки *Pandalus hypsinotus* в северо-западной части Японского моря // Морские промысловые беспозвоночные. — М. : ВНИРО, 1988. — С. 108–119.
- Букин С.Д., Юрьев Д.Н. Динамика состояния запасов и перспективы промысла гребенчатой креветки в Татарском проливе // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 144. — С. 112–121.
- Буяновский А.И. К сезонным изменениям в популяции гребенчатой креветки *Pandalus hypsinotus* (Crustacea, Decapoda) в Татарском проливе (Японское море) // Зоол. журн. — 2001. — Т. 80, № 2. — С. 165–169.

Буяновский А.И., Сергиева З.М., Милютин Д.М. и др. Распределение и биология гребенчатой креветки в Татарском проливе в 1996–97 гг. // Прибрежные гидробиологические исследования. — М. : ВНИРО, 1999. — С. 109–125.

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

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

Мизюркин М.А., Кобликов В.Н., Кручинин О.Н., Корнейчук И.А. Некоторые аспекты ловушечного промысла гребенчатой креветки (*Pandalus hypsinotus*) и ее биологическое состояние в южной части подзоны Приморье (Японское море) в осенний период 2013 г. // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 178. — С. 234–245. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-178-234-245.

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

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

Чучукало В.И., Корнейчук И.А., Шебанова М.А., Долганова А.С. Питание и некоторые черты экологии гребенчатой креветки *Pandalus hypsinotus* у побережья Приморья // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 167. — С. 91–99.

Юрьев Д.Н., Корнейчук И.А. Репродуктивно-линочный цикл северной креветки *Pandalus eous* (Caridea, Pandalidae) в северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 199. — С. 98–116. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-98-116.

Юрьев Д.Н., Харитонов А.В. К размножению гребенчатой креветки в западной части Татарского пролива // 10-й съезд Гидробиол. о-ва при РАН : тез. докл. — Владивосток : Дальнаука, 2009. — С. 458–459.

Okumura T., Yoshida K., Nikaido H. Ovarian development and hemolymph vitellogenin levels in laboratory-maintained protandric shrimp, *Pandalus hypsinotus*: measurement by a newly developed time-resolved fluoroimmunoassay (TR-FIA) // Zoological Society (of Japan). — 2004. — Vol. 21, № 10. — P. 1037–1047. DOI: 10.2108/zsj.21.1037.

References

Bukin, S.D., *Raspredeleniye i osnovnyye biologicheskiye kharakteristiki grebenchatogo chilima Sakhalina : otchet o NIR (promezhutochnyy)* (Distribution and main biological characteristics of Sakhalin comb chillimr: interim report), Available from SakhNIRO, 2001, Yuzhno-Sakhalinsk, no. 8628.

Bukin, S.D. and Zgurovsky, K.A., Distribution patterns, biology and behavior of humpback shrimp in the north-western Sea of Japan, in *Marine commercial invertebrates*, Moscow: VNIRO, 1988, pp. 108–119.

Bukin, S.D. and Yuriev, D.N., Dynamics of the humpback shrimp *Pandalus hypsinotus* stocks and the perspectives of its catch in the Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2006, vol. 144, pp. 112–121.

Buyanovskii, A.I., On temporal variations of *Pandalus hypsinotus* (Crustacea, Decapoda) population from the Tatar Strait (the Sea of Japan), *Zool. Zh.*, 2001, vol. 80, no. 2, pp. 165–169.

Buyanovskiy, A.I., Sergieva, Z.M., Milyutin, D.M., Sadikhova, I.A., Talberg, N.B., and Zubarevich, V.L., Distribution and biology of crested shrimp in the Tatar Strait in 1996–97, *Pri-brezhnye gidrobiologicheskie issledovaniya* (Coastal Hydrobiological Studies), Moscow: VNIRO, 1999, pp. 109–125.

Ivanov, B.G., Studies and fisheries of pandalid shrimps (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) in the Northern Hemisphere: A review in the XXI century eve (with special reference to Russia), in *Issledovaniya biologii promyslovykh rakoobraznykh i vodorosley morey Rossii* (Biology studies of commercial crustaceans and algae of the Russian seas), Moscow: VNIRO, 2001, pp. 9–31.

A study of ecosystems in fishery water areas, collection and processing of data on aquatic biological resources, and techniques and technology for their harvesting and processing, in *Metodicheskoye posobiye po promyslovo-biologicheskim issledovaniyam morskikh krevetok (s "yemki zasposov i polevyye analizy)* (Methodological manual for commercial and biological research of sea shrimp (stock surveys and field analyzes)), Ivanov, B.G., ed. Moscow: VNIRO, 2004, vol. 2.

Mizyurkin, M.A., Koblikov, V.N., Kruchinin, O.N., and Korneychuk I.A., Some aspects of pot fishery on humpback shrimp *Pandalus hypsinotus* and its biological condition in the southern part of the subzone Primorye (Japan Sea) in autumn 2013 t, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 178, pp. 234–245. doi 10.26428/1606-9919-2014-178-234-245
Saprikina, M.I., Data on biology of coon-stripe shrimp (*Pandalus Brandt*) spawning in the Japan sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1997, vol. 122, pp. 579–590.

Tabunkov, V.D., Ecology, reproductive cycle and conditions of three species of shrimp of *Pandalus* gen. in Tatarsky Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1982, vol. 106, pp. 42–53.

Chuchukalo, V.I., Korneychuk, I.A., Shebanova, M.A., and Dolganova, A.S., Feeding and some ecological features of humpback shrimp *Pandalus hypsinotus* at the coast of Primorye (Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 167, pp. 91–99.

Yuriev, D.N. and Korneychuk, I.A., Reproduction-molting cycle of northern shrimp *Pandalus eous* (Caridea, Pandalidae) in the northwestern Japan Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 199, pp. 98–116. doi 10.26428/1606-9919-2019-199-98-116

Yuriev, D.N. and Kharitonov, A.V., Breeding comb shrimp in the western part of the Tatar Strait, in *Tez. dok. go s'yezda Gidrobiol. o-va pri RAN* (Proc. 10th Congress of Gidrobiol. Islands at the Russian Academy of Sciences), Vladivostok: Dal'nauka, 2009, pp. 458–459.

Okumura, T., Yoshida, K., and Nikaido, H., Ovarian development and hemolymph vitellogenin levels in laboratory-maintained protandric shrimp, *Pandalus hypsinotus*: measurement by a newly developed time-resolved fluoroimmunoassay (TR-FIA), *Zoological Society (of Japan)*, 2004, vol. 21, no. 10, pp. 1037–1047. doi 10.2108/zsj.21.1037

Lotsiya Tatarskogo proliva, Amurskogo limana i proliva Laperuza (Pilottage of the Tatar Strait, Amur estuary and La Perouse Strait), St. Petersburg, 2003.

Поступила в редакцию 14.07.2021 г.

После доработки 13.08.2021 г.

Принята к публикации 16.08.2021 г.