

Научная статья

УДК 595.384.12(265.546)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-134-145

EDN: BSVNYW



ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА
ГРЕБЕНЧАТОЙ КРЕВЕТКИ *PANDALUS HYP SINOTUS*
(DECAPODA, PANDALIDAE) В ТАТАРСКОМ ПРОЛИВЕ

Д.Н. Юрьев*

Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

Аннотация. По данным траловых и ловушечных сборов 2010–2022 гг. проведен модальный анализ размерно-возрастного состава гребенчатой креветки из Татарского пролива. Анализ выполнялся с учетом сезонных изменений биологического состояния популяции, динамики двухлетнего репродуктивно-линочного цикла самок и данных о росте урожайного поколения 2010 г. Модальные размеры самцов в возрасте 1–6 лет составляли 11–12, 20–22, 26–27, 29–30, 32–33 и 35–37 мм по длине карапакса, интерсексов — в среднем 38 мм. Смена пола происходит в возрасте 5+...6+ лет. Большая часть самок размножается три раза за жизнь, что занимает 6 лет. Продолжительность жизни гребенчатой креветки в Татарском проливе составляет 12 лет, особи, живущие дольше, малочисленны или редки. В период размножения репродуктивная часть популяции представлена четырьмя генерациями самцов, возраст от 2+ до 5+, и семью генерациями самок (включая интерсексов), возраст от 6+ до 12+.

Ключевые слова: гребенчатая креветка, размерно-возрастной состав, возраст смены пола, продолжительность жизни, Татарский пролив

Для цитирования: Юрьев Д.Н. Об особенностях жизненного цикла гребенчатой креветки *Pandalus hypsinotus* (Decapoda, Pandalidae) в Татарском проливе // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 1. — С. 134–145. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-134-145. EDN: BSVNYW.

Original article

On features of the life cycle of humpback shrimp *Pandalus hypsinotus*
(Decapoda, Pandalidae) in the Tatar Strait

Dmitry N. Yuriev

Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO),
13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia

Ph.D., leading researcher, dmyuriev@rambler.ru, ORCID 0009-0002-8246-0483

Abstract. The study is based on biological analyses of > 80,000 ind. of *Pandalus hypsinotus* collected in trawl surveys and trap fishery in the Tatar Strait in 2010–2022. Due to the lack of age-recording structures, the size-age structure of shrimp is usually determined

* Юрьев Дмитрий Николаевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, dmyuriev@rambler.ru, ORCID 0009-0002-8246-0483.

© Юрьев Д.Н., 2024

by various statistical methods, each of which has some limitations and drawbacks. The modal analysis of size-sex composition dynamics is used in this study, including tracing the growth of strong year-classes. The analysis takes into account the dynamics of major seasonal events such as group molting, spawning, and larval hatching. The reproductive cycle of females is assumed to be 2 years. Based on results of the analysis, the life cycle of humpback shrimp in the Tatar Strait is as follows. After the larvae hatch from eggs in April-May, immature shrimp spend the first year of their life at the depths < 70 m, where they reach the carapace length of 9–15 mm, with a modal size of 11–12 mm. In the second year, they grow to the length of 20–22 mm, on average, then become males and migrate to deeper layer where join the adults. Further growth is described on the data for the strong year-class of 2010: the modal size of males reaches 26–27 mm at age 3 years, 29–30 mm — at age 4, 32–33 mm — at age 5, and 35–36 mm — at age 6. Gender transition of shrimp begins at age 5+, but most males become hermaphroditic at the age 6+. The modal size of intersex hermaphrodites ranges from 37 to 39 mm. At the age of 6 years and 9 months, the intersexes spawn *en masse* and transform into females. The first larval hatching of new females occurs after 15 months, i.e. at exactly 8 years of age. At least three cycles of spawning (larvae release) are assumed for females, taking into account their polymodal size composition and dynamics of their size increments per molt by age. In assumption of 2-year reproductive cycle, the female stage lasts 6 years. Thus, the total life span for the most of humpback shrimps is estimated to be 12 years (6 years before gender transition and 6 years after). Apparently, a small number of them live 14 years and spawn four times, and some can live up to 16 years and spawn five times.

Keywords: *Pandalus hypsinotus*, size-age composition, age of sex change, life span, Tatar Strait

For citation: Yuriev D.N. On features of the life cycle of humpback shrimp *Pandalus hypsinotus* (Decapoda, Pandalidae) in the Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 1, pp. 134–145. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-134-145. EDN: BSVNYW.

Введение

В северо-западной части Японского моря гребенчатая креветка *Pandalus hypsinotus* Brandt, 1851 — самый крупный и ценный представитель промысловых пандалид. В Татарском проливе ее добыча ведется креветочными ловушками с 1979 г. в основном в центральной и северной частях пролива между 48°00' и 50°30' с.ш. Специализированный траловый лов запрещен.

Разумная эксплуатация и прогноз поведения запаса любого вида основываются, кроме прочего, на представлениях о возрастной структуре и темпах роста объекта добычи. Применительно к гребенчатой креветке Татарского пролива эти вопросы рассматривались в довольно давних публикациях [Табунков, 1982; Соколов, 2000; Буяновский, 2001, 2004; Букин, Юрьев, 2006], в которых продолжительность ее жизни оценивалась в 6–10 лет.

Анализ данных, собранных во время траловых съемок и научного мониторинга на промысле начиная с 2010 г., позволил более полно описать сезонные изменения биологического состояния гребенчатой креветки в Татарском проливе, включая подекадный анализ линочных и репродуктивных процессов в популяции [Юрьев, Жуковская, 2021]. Было установлено, что в течение двухлетнего цикла размножения (от нереста до нереста или от выклева до выклева) самки этого вида претерпевают только одну, а не две, как у близкородственного *Pandalus borealis* [Юрьев, Корнейчук, 2019], ростовую линьку. Данные наблюдений указывают и на явно большую, чем сообщалось ранее, продолжительность жизни гребенчатой креветки в стадии самки. Уточнение представлений о жизненном цикле гребенчатой креветки в Татарском проливе на основе новых данных и явилось целью настоящей работы.

Материалы и методы

В работе использованы материалы за период с 2010 по 2022 г., собранные в Татарском проливе от 46°00' до 51°40' с.ш. и от 138°13' до 142°04' в.д. при проведе-

нии учетных траловых съемок и на ловушечном промысле гребенчатой креветки. В качестве орудий лова во время учетных съемок использовался стандартный донный трал (ДТ/ТВ 27,1/24,4) с горизонтальным раскрытием 16 м, оснащенный 10-метровой мелкочечной вставкой (10 мм от узла до узла), на промысле — конические ловушки японского образца, обтянутые делью с ячейей 24 мм между узлами и собранные в порядки в среднем по 600 ловушек в каждом.

Биологический анализ креветки проводили по стандартным методикам [Иванов, 2004; Ниязев и др., 2006]. Было проанализировано более 80 тыс. особей. Измеряли длину карапакса (ДК) до десятых долей миллиметра электронным штангенциркулем. Линяющие особи из анализа исключались.

В качестве основного метода использовали модальный анализ размерного состава популяции в том виде, как он описан Б.Г. Ивановым [1978], при котором возрастная когорта маркируется модальным размерным классом. Дополнительную верификацию выделенных классов проводили по динамике модальных размеров высокоурожайного поколения. Модальный анализ выполняли, сверяясь со схемой сезонных изменений биологического состояния гребенчатой креветки (рис. 1) и с динамикой двухлетнего репродуктивного цикла самок, включающего 9 мес. вителлогенеза (роста гонад), нерест, 15 мес. эмбриогенеза и выклев личинок [Юрьев, Жуковская, 2021].

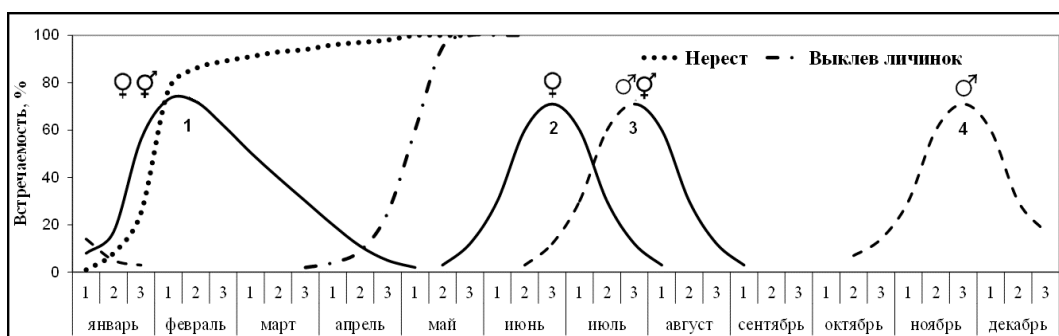


Рис. 1. Схема годового биологического цикла гребенчатой креветки в Татарском проливе (по: Д.Н. Юрьев, Г.В. Жуковская [2021]): 1 — преднерестовая линька; 2 — линька самок, выпустивших личинок; 3 — летняя линька самцов, смена пола; 4 — осенне-зимняя линька самцов

Fig. 1. Scheme of annual biological cycle for humpback shrimp *Panadalus hypsinotus* in the Tatar Strait according to Yuriev, Zhukovskaya [2021]: 1 — prespawning molting; 2 — molting of females who laid eggs; 3 — summer molting of males, with gender transition; 4 — fall-winter molting of males

Так, для анализа размерно-возрастного состава использовали материал, собранный в периоды отсутствия массовых ростовых линек — это апрель-май и сентябрь-октябрь. Для выявления числа поколений в общем пуле самок их выборку делили согласно стадии двухлетнего цикла развития на две разновозрастные группы — совокупности генераций условно четных и нечетных лет, поочередно обеспечивающих в популяции ежегодный нерест и выклев личинок, — и анализировали их отдельно. В нагульный период это были самки с интерсексами в стадии вителлогенеза — группа I — и яйценосные самки (стадия эмбриогенеза) — группа II. В период размножения отдельно анализировали выборки особей, участвующих в нересте, — группа «нерест» (преднерестовые особи с развитыми гонадами + недавно отнерестившиеся самки с яйцами на плеоподах) и самок, выпускающих личинок, — группа «выклев» (самки с яйцами на последних стадиях развития + самки, уже выпустившие личинок, но еще не линявшие). Также учитывались давность прохождения последней ростовой линьки в этих группах самок и тот факт, что инкубация яиц у гребенчатой креветки в Татарском проливе длится более года, вследствие чего в зимне-весенний период в популяции многочисленны самки с яйцами как в начальной, так и в конечной стадии развития, т.е. самки четных и нечетных лет [Юрьев, Жуковская, 2021].

Для определения младших размерно-возрастных классов использовали данные учетных траловых съемок, охватывавших прибрежную зону до глубины 15 м.

От применения методов расщепления размерного ряда на нормальные распределения отказались, поскольку практически всегда остаются сомнения в правильности расшифровки размерной структуры популяции и выделенных на этой основе возрастных классов [Алехнович, 2015].

Результаты и их обсуждение

Самые мелкие креветки (ДК 9,3–14,0 мм) были пойманы тралом на глубине 30–70 м (рис. 2). Поскольку поимки молоди гребенчатой креветки малочисленны, для анализа объединили выборки самцов из этого диапазона глубин за все годы, сгруппировав их по сезонам, и дополнительно выделили данные съемки 2015 г., представленные наибольшей по объему выборкой (рис. 3). В оба сезона, весенний и осенний,

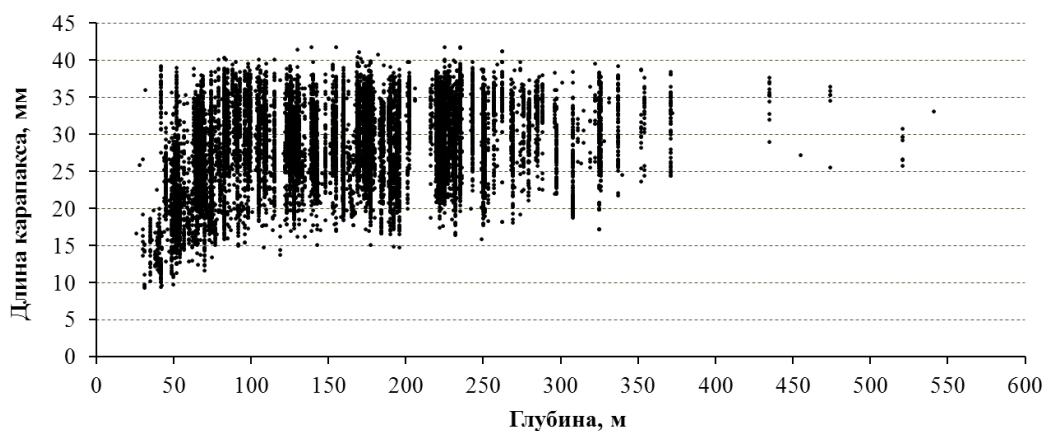


Рис. 2. Батиметрическое распределение самцов гребенчатой креветки в Татарском проливе по данным учетных траловых съемок 2010–2022 гг. ($n = 18262$)

Fig. 2. Bathymetric distribution of male humpback shrimp in the Tatar Strait on the data of trawl surveys in 2010–2022 ($n = 18262$)

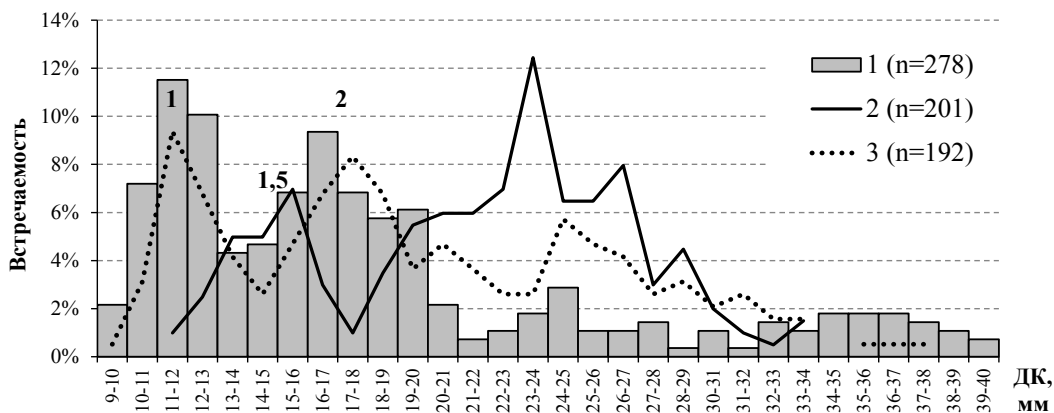


Рис. 3. Размерный состав самцов гребенчатой креветки, пойманных тралом на глубине 30–70 м при выполнении донных съемок в Татарском проливе: 1 — в апреле-июне 2010, 2015, 2018, 2020 и 2022 гг., глубины ≤ 50 м; 2 — в сентябре-октябре 2011–2014 и 2016 гг., глубины ≤ 50 м; 3 — в мае-июне 2015 г., глубины ≤ 60 м. Здесь и далее цифрами возле частотных пиков обозначен соответствующий размер/возраст (годы)

Fig. 3. Size composition of male humpback shrimp caught at the depths of 30–70 m in the bottom trawl surveys in the Tatar Strait: 1 — in April-June of 2010, 2015, 2018, 2020, and 2022, depths ≤ 50 m; 2 — in September-October of 2011–2014 and 2016, depths ≤ 50 m; 3 — in May-June 2015, depths ≤ 60 m. Hereinafter, the numbers at peaks of frequency indicate the age in years corresponded to the size

сроки проведения учетных работ удачно легли в промежутки между двумя массовыми линьками самцов, что положительно сказалось на выявлении потенциально разных размерно-возрастных групп особей.

Так, в весенних выборках четко проявились две обособленные группы самцов — 9–14 и 14–20 мм с модами 11–12 и 16–18 мм. Поскольку сборы проходили в период выклева личинок (апрель–май), эти моды можно отнести к возрасту 1 и 2 года ровно. Тогда хорошо различимая в осенней выборке когорта с модой 15–16 мм будет соответствовать возрасту 1,5 года: в сентябре–октябре эти самцы уже окрепли после летней линьки и стали больше годовиков, но еще не претерпели осенне-зимнюю линьку, поэтому они меньше двухлеток.

Учетные траловые съемки в Татарском проливе проводились в разные сезоны с 2010 по 2016 г. ежегодно, затем через год. Почти на всех диаграммах, построенных по данным весенне-летних съемок (рис. 4), в левой части отмечались небольшие размерные пики годовиков 11–13 мм. Двухлетнему возрасту, вероятно, соответствуют пики, которые наблюдались в диапазоне 17–22 мм. Если принять, как было показано выше, что в октябре креветки размером около 15–16 мм имеют возраст полтора года, то модальные классы 23–25 мм в 2012 г., 28–29 мм в 2013 г. и 31–32 мм в 2014 г. можно соотнести с возрастом соответственно 2,5, 3,5 и 4,5 года (рис. 4, справа). Судя по высоте и характеру смещения вправо этих пиков, все они представлены самцами одного урожайного поколения 2010 г.

Многочисленная когорта самцов с модальным классом 31–32 мм и малое число интерсексов близких размеров осенью 2014 г. (рис. 4, и) показывают, что летом этого года в возрасте 4+ самцы гребенчатой креветки пол не меняли. В мае–июле 2015 г. перед летней линькой в возрасте 5+ они также формировали самый высокий пик 33–34 мм (рис. 4, б). К осени 2016 г. данная когорта самцов полностью пропала из виду (рис. 4, к), из чего следует, что после летней линьки этого же года смена пола у них закончилась. Также можно предположить, что в возрасте 5+ смена пола у самцов 2010 г. началась, но наиболее интенсивно она протекала в 2016 г. в возрасте 6+. Об этом можно было бы судить более определенно, располагая осенними данными 2015 г. и весенними 2016 г., но, к сожалению, траловые съемки в это время не проводились. Тем не менее это предположение было подтверждено данными по размерному составу ловушечных уловов, полученных на промысле.

В размерном составе самок часто выделялись одна мода и ряд неявных пиков (рис. 4). При разделении их выборки на две разные по своему биологическому и возрастному статусу группы («нерест» и «выклев» в весенне-летний период, I и II — в осенний) полимодальность размерно-возрастного состава проявлялась лучше, что допускало наличие пяти (и более) поколений в каждой группе (рис. 5).

Многолетние наблюдения на ловушечном промысле гребенчатой креветки дают возможность проследить динамику ее размерного состава в одни и те же сроки (конец марта — начало мая), в ограниченном районе Татарского пролива (49–50° с.ш.), в узком диапазоне глубин (130–280, в среднем около 180 м) (рис. 6). В это время самки группы «выклев» выпускали личинок в прибрежной зоне на глубинах менее 100 м, поэтому в данном случае облавливались нерестовые скопления, совершавшие нагульные миграции и состоявшие из недавно отнерестившихся самок и половозрелых самцов.

На этом материале тоже хорошо прослеживался рост самцов урожайного поколения 2010 г., рассмотренный выше по траловым данным. Сопоставление размерных пиков с их возрастом (см. рис. 3, 4 и 6, таблицу) показало, что если в первые два года жизни креветок их годовой прирост составлял 6–12 мм, то перед сменой пола у самцов — около 3 мм.

При сравнении размерного состава самцов до и после осенне-зимней линьки можно видеть, что их прирост за линьку с увеличением размеров замедлялся и в правой

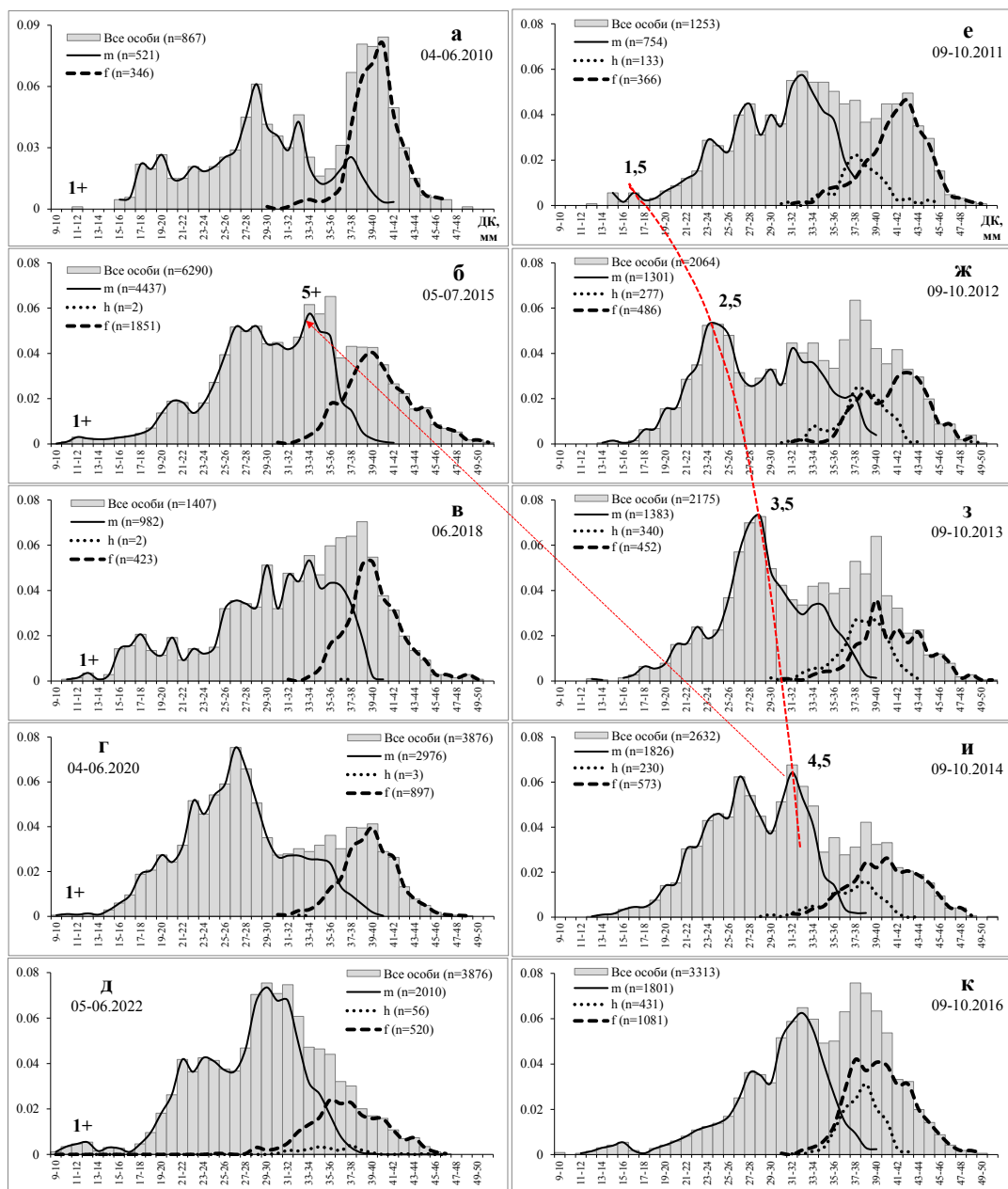


Рис. 4. Размерно-половой и возрастной состав гребенчатой креветки в Татарском проливе по данным весенне-летних (слева) и осенних (справа) учетных траловых съемок 2010–2022 гг. Здесь и далее: красные линии — смещение вправо размерных мод креветок одного поколения; *m* — самцы; *h* — интерсексы; *f* — самки

Fig. 4. Size-sex and age composition of humpback shrimp in the Tatar Strait on the data of bottom trawl surveys in spring-summer (left panel) and fall (right panel) of 2010–2022. Hereinafter: red lines — rightward shift of the size modes for shrimp of same year-classes; *m* — males; *h* — intersex hermaphrodites; *f* — females

части диаграммы также составлял около 2–3 мм (рис. 7). Кроме того, число синхронно смещавшихся во время линек размерно-возрастных мод свидетельствует о наличии в популяции гребенчатой креветки шести генераций самцов (возрастной класс 1+ на рис. 7 не представлен, поскольку в ловушечных уловах он отсутствовал).

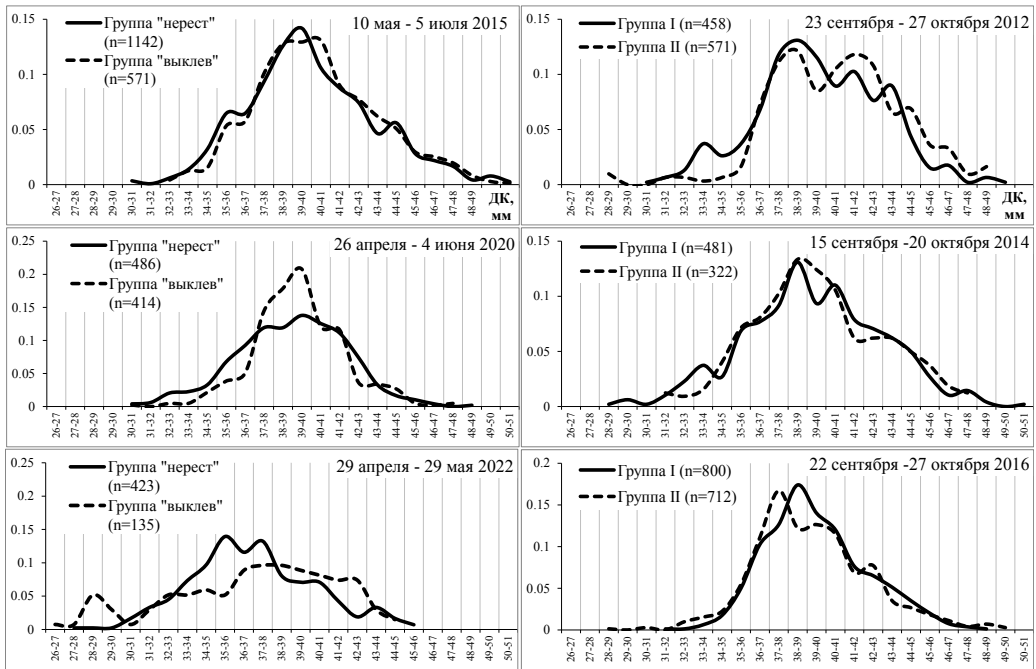


Рис. 5. Размерный состав самок гребенчатой креветки условно четных и нечетных поколений по данным траловых съемок

Fig. 5. Size composition of humpback shrimp females belonged to even and odd year-classes on the data of bottom trawl surveys

Соответствие возраста и модальных размеров самцов (ДК, мм) гребенчатой креветки в Татарском проливе по данным наблюдений за ростом урожайного поколения 2010 г. на ловушечном промысле весной и при проведении осенних траловых съемок
Correspondence of age and modal size (carapace length, mm) for males of humpback shrimp belonged to the strong year-class of 2010 in the samples collected from trap catches in spring and bottom trawl catches in fall surveys in the Tatar Strait

Год	Возраст, годы	Ловушки, апрель-май	Трал, сентябрь-октябрь
2011	1,5		15–17
2012	2,0	21–22	
	2,5		23–25
2013	3,0	26–27	
	3,5		28–29
2014	4,0	29–30	
	4,5		31–32
2015	5,0	32–33	

Возвращаясь к возрасту смены пола, можно отметить, что в апреле 2016 г. самцы урожайного поколения 2010 г. все еще были многочисленными (класс 35–36 на рис. 6, е), а в апреле 2017 г. их мода уже не просматривалась (рис. 6, ж). Это указывает на то, что в июне 2016 г. самцы данного поколения в возрасте 6+ в массе меняли пол.

Модальные размеры интерсексов варьировали в разные годы независимо от орудия лова в узких границах — 37–39 мм, что соответствует результату прироста 6-летних самцов за летнюю линьку (35–36 мм) на 2–3 мм. По данным В.И. Соколова [2000] они составляли у гребенчатой креветки из Татарского пролива 37,5 мм в ловушечных сборах и 36,5 мм — в траловых.

В составе самок группы «нерест» насчитывалось от одного до 4–5 размерных пиков (см. рис. 6). После смены пола рост поколения 2010 г. уже не прослеживался. Кроме того, можно видеть (см. рис. 5), что размерные моды самок разновозрастных

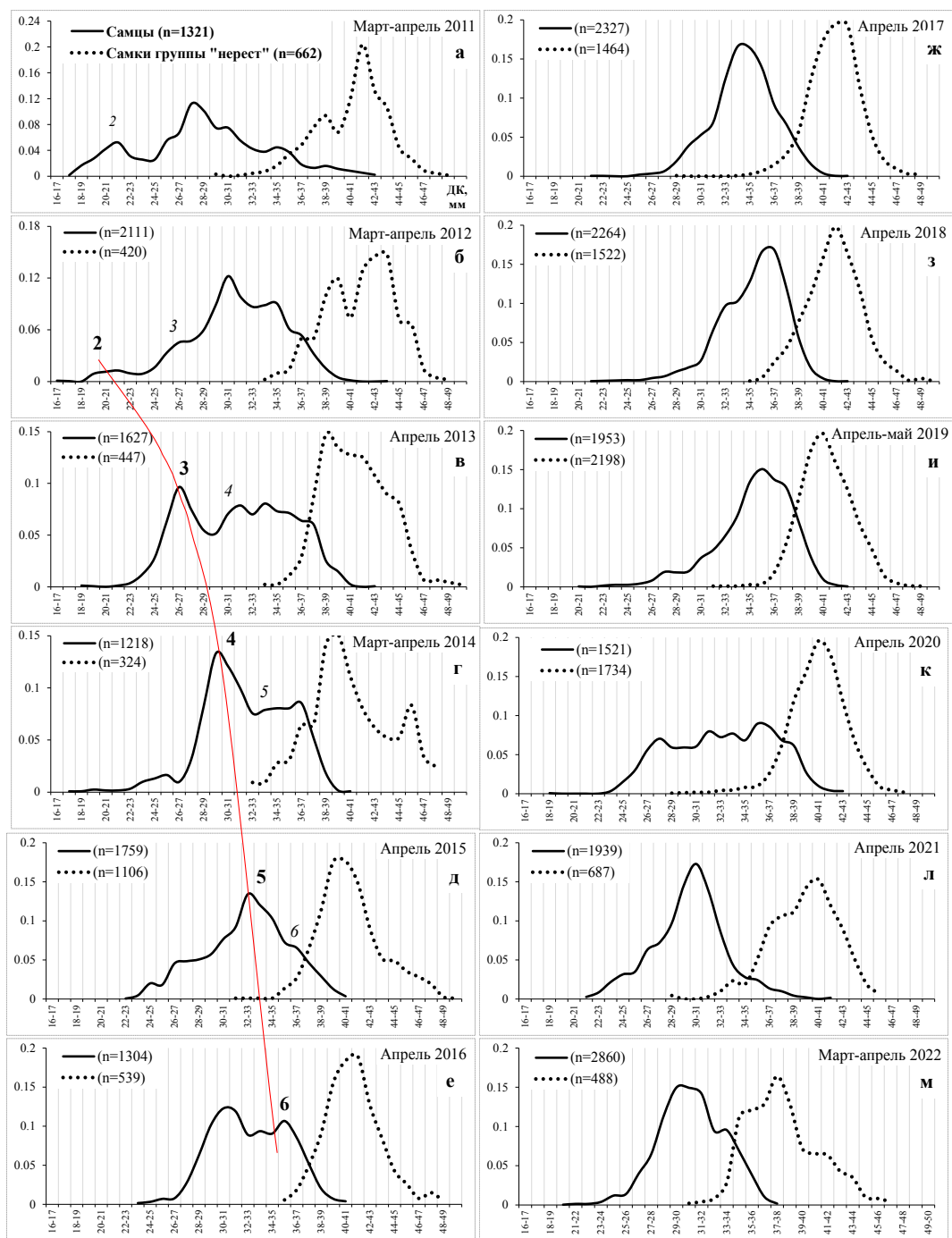


Рис. 6. Динамика размерно-возрастного состава самцов и самок группы «нерест» гребенчатой креветки, пойманных ловушками в северной части Татарского пролива (49–50° с.ш.) весной 2011–2022 гг. Выборка каждой половой группы принята за единицу

Fig. 6. Dynamics of size and age composition for males and females of spawning humpback shrimp caught by traps in the northern Tatar Strait (49–50°N) in spring of 2011–2022 (relative to the total number of shrimp in each sex group)

групп четных и нечетных лет часто совпадают или различаются всего на 1 мм. Это связано с тем, что, например, у самок группы I из осенних сборов последняя линька была летней ростовой 3–4 мес. назад, а у самок группы II — зимней преднерестовой,

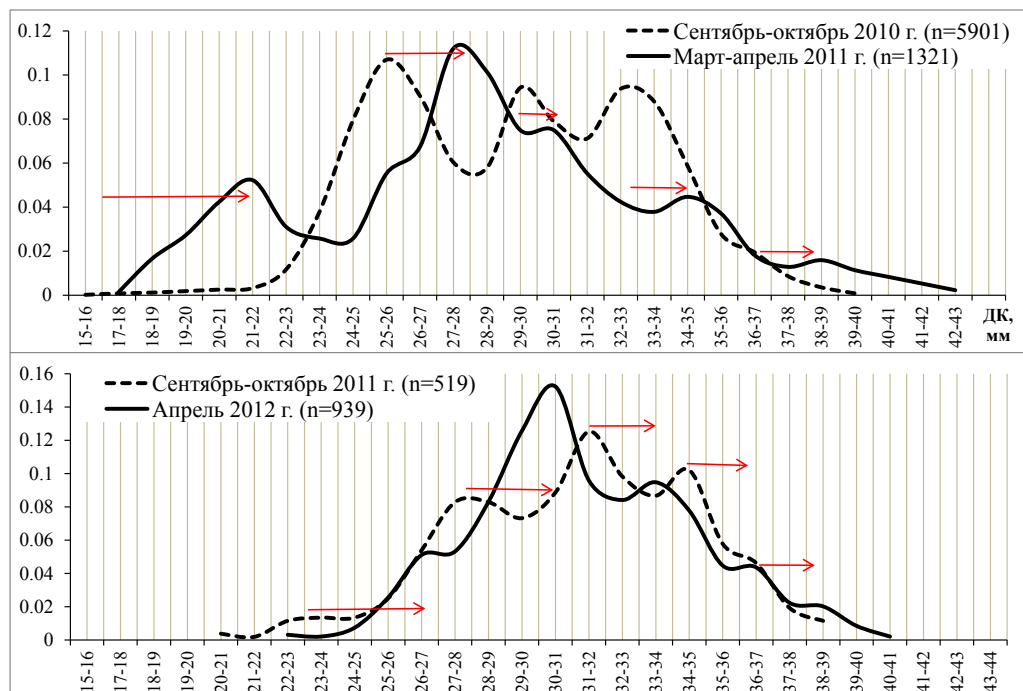


Рис. 7. Изменения в размерном составе самцов гребенчатой креветки в ловушках на промысле в Татарском проливе после осенне-зимней линьки 2010 и 2011 гг.

Fig. 7. Changes in size composition of humpback shrimp males in trap catches in the Tatar Strait after the fall-winter molt in 2010 and 2011

которая прироста не дает. Последняя же ростовая линька у них была примерно 16 мес. назад. В результате младшие по возрасту самки (из группы I) сравнялись в размерах с самками, которые старше их на год (из группы II). Все это затрудняет анализ размерно-возрастного состава самок.

Однако в рамках данной публикации важнее оценить наиболее вероятное число циклов размножения, ростовых линек, продолжительность жизни и возрастной состав самок. Учитывая полимодальный характер размерного состава самок (рис. 5), можно предположить, что кратность нереста и выпуска личинок для большинства самок составляет не менее трех. С учетом двухлетнего цикла размножения на это у самок уходит 6 лет.

Кроме того, число поколений самок, одномоментно присутствующих в популяции, можно приблизительно оценить по приведенным выше данным о приростах за линьку и за год (рис. 4–7, см. таблицу). Согласно этим данным и в силу снижения темпов роста гребенчатой креветки с возрастом, особенно после смены пола [Букин, 2001*; Букин, Юрьев, 2006], прирост самок не должен превышать в среднем 2,5 мм по ДК за двухлетний цикл размножения, включающий одну ростовую линьку. Тогда, чтобы новая самка (интерсекс) возраста 6+ и среднего размера 38 мм доросла до 45–46 мм (класс самок с численной среднемноголетней долей в размерном составе популяции, равной 1 %), ей надо пройти 3 ростовых линьки, прожив те же 6 лет. Поэтому в популяции одновременно должны функционировать 6 численно значимых поколений самок (не считая интерсексов) — 3 четных лет и 3 — нечетных.

Вышесказанное позволяет представить жизненный цикл гребенчатой креветки следующим образом. В первый год жизни, после выклева личинок из яиц в апреле-мае, неполовозрелые особи, оставаясь на глубинах менее 70 м, достигают 9–15 мм по ДК при модальных размерах 11–12 мм. За второй год они вырастают в среднем до 20–22 мм,

* Букин С.Д. Распределение и основные биологические характеристики гребенчатого чилима Сахалина : отчет о НИР (промежуточный) / СахНИРО. № 8628. Южно-Сахалинск, 2001. 51 с.

становятся половозрелыми самцами и мигрируют вглубь, присоединяясь к взрослым особям. Возрасту 3 года соответствуют модальные размеры около 26–27 мм, 4 года — 29–30 мм, 5 лет — 32–33 мм, возрасту 6 лет — 35–36 мм. Смена пола, по-видимому, начинается в возрасте 5+, но по большей части самцы превращаются в интерсексов в 6+ лет. Последние в возрасте 6 лет и 9 мес. отнерестятся, став самками, а первый выклев личинок у них произойдет еще через 15 мес., т.е. в возрасте 8 лет (у первых — в 7 лет). Далее большинство самок проходит еще два повторных цикла нереста–выклева, достигая возраста 12 лет. С учетом максимального размера гребенчатой креветки в Татарском проливе, равного 52 мм по ДК, в популяции должны присутствовать самки, дожившие до 14 лет после четырех циклов размножения и даже до 16 лет после пяти циклов. Однако они малочисленны и редки.

Добавим к вышесказанному несколько уточняющих замечаний.

Рост урожайного поколения 2010 г. отчетливо прослеживался у самцов как по весенним ловушечным сборам, так и по осенним траловым, которые дополнили друг друга, показав хорошую сходимость (рис. 4 и 6, см. таблицу). Поэтому соотношение размер–возраст можно считать достаточно надежно установленным для самцов данного поколения в возрасте от 2,5 до 5,0 года, представленных в обоих случаях самыми высокими модальными пиками.

Модальные размеры самцов возраста 2+ варьировали по разным данным от 16–18 (см. рис. 3) до 21–22 мм (см. рис. 6). Здесь более вероятно второе, большее, значение. Во-первых, потому что оно относится непосредственно к поколению 2010 г., а не получено по многолетним данным. Во-вторых, рис. 3 содержит данные только с малых глубин, где более крупные двухлетки, мигрирующие вглубь, были представлены как минимум неполно.

Средняя ДК сеголеток гребенчатой креветки, собранных в октябре–декабре 1998 г. в возрасте 6–7 мес. (см. рис. 1) на мелководье (0,2–55,0 м) у г. Невельск ручным сачком и из ловушек, поставленных на волосатого краба, составляла 10 мм [Соколов, 2000]. Это почти совпадает с установленным выше модальным размером годовиков — 11–12 мм. Данное несоответствие в оценках возраст–размер снимается, если учесть, что сборы в 1998 г. проводились на пике массовой осенне-зимней линьки самцов, когда половина из них уже перелиняла и подросла. Кроме того, самые мелкие креветки, очевидно, легче других покидали крабовые ловушки через ячею, что могло привести к завышению средней ДК сеголеток. Вероятно, в сентябре–октябре средняя ДК еще не перелинявших 6-месячных сеголеток должна составлять не более 7–8 мм.

Предполагалось, что процесс смены пола у гребенчатой креветки в Японском море сильно растянут по времени [Соколов, 2000; Букин, 2001*]. У самцов урожайного поколения 2010 г. он занял не более двух лет. В возрасте 4+ смена пола у гребенчатой креветки Татарского пролива если и идет [Табунков, 1982; Буяновский, 2001], то вряд ли носит массовый характер (см. рис. 4, б, и). Отмеченное согласуется с результатами расчетов возраста 50 %-ной половозрелости самок гребенчатой креветки из Татарского пролива — 5,2 года и зал. Анива — 5,8 года*.

Что касается продолжительности жизни гребенчатой креветки в Татарском проливе, то ее оценка, предполагающая дожитие максимум до 10 лет (там же), кажется нам несколько заниженной. Так, в среднем за 12 лет наблюдений в возрастном составе этой креветки доля особей возраста 10+ составляла всего лишь 0,1 % (чаще всего — 0), 9+ — 1,0, 7+ — 2,3, 8+ — 6,3 %. При таком составе популяции первый выклев личинок, который происходит у новых самок в возрасте 7–8 лет, окажется единственным относительно массовым, поскольку для второго цикла размножения 9–10-летних самок уже почти не остается.

Выводы

Первый год жизни неполовозрелые особи гребенчатой креветки держатся на глубинах менее 70 м и достигают 9–15 мм по ДК при модальном размере 11–12 мм. На

* Букин С.Д. Распределение и основные биологические характеристики гребенчатого чилима Сахалина : отчет о НИР (промежуточный) / СахНИРО. № 8628. Южно-Сахалинск, 2001. 51 с.

втором году они становятся самцами и мигрируют вглубь, присоединяясь к взрослым особям. Модальные размеры самцов урожайного поколения 2010 г. в возрасте 2, 3, 4, 5 и 6 лет были близки соответственно к 20–22, 26–27, 29–30, 32–33 и 35–37 мм.

По многолетним данным модальный размер интерсексов варьировал в пределах 37–39 мм. Смена пола у самцов начинается в возрасте 5+, но наиболее интенсивно протекает в 6+. Соответственно, в возрасте 6 лет и 9 мес. интерсексы нерестятся, а первый выклев личинок у новых самок происходит в возрасте 8 лет.

Большая, численно значимая, часть самок нерестится и выпускает личинок, по-видимому, три раз за жизнь, доживая таким образом до 12 лет. Самки, осуществляющие четыре репродуктивно-линочных цикла и доживающие до 14 лет, малочисленны, достигающие 16-летнего возраста после пяти циклов размножения, редки.

В период размножения (январь–май) репродуктивная часть популяции гребенчатой креветки в Татарском проливе представлена четырьмя генерациями самцов, возраст от 2+ до 5+, и семью генерациями самок (включая интерсексов), возраст от 6+ до 12+.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Помимо собственных данных, автор с благодарностью использовал в работе сборы В.С. Лукьянова (ХабаровскНИРО), И.А. Корнейчука (ТИНРО), А.Ю. Андропова (ВНИРО). Автор выражает искреннюю признательность д-ру биол. наук А.И. Буяновскому (ВНИРО), канд. биол. наук Н.И. Селину (ННЦМБ ДВО РАН) за ценные замечания при подготовке рукописи, а также благодарит экипаж промыслового судна СРТМ-К «Залив Находка» (ООО «Оплот Мира»), на котором была получена значительная часть материала, за содействие при сборе данных в море.

The author is thankful to the crew of fishing vessel Zaliv Nakhodka (Oplot Mira Ltd.) for assistance in collecting a significant part of the data for the study. In addition to the author's data, the collections of V.S. Lukyanova (KhabarovskNIRO), I.A. Korneychuk (TINRO), and A.Yu. Andronov (VNIRO) were used for the study, with thanks to. The author is sincerely grateful to A.I. Buyanovsky (VNIRO) and N.I. Selin (NSCMB FEB RAS) for their valuable comments to the manuscript draft.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование проведено на бюджетные средства.

Budget funding was used for the study.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Сбор материалов к статье не сопровождался нанесением ущерба природе.

All materials for the study were collected without harm to the nature.

Список литературы

Алехнович А.В. Особенности группового роста особей в популяциях длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* // Гидробиол. журн. — 2015. — Т. 51, 5(305). — С. 3–16.

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 оценке возрастной структуры популяции гребенчатой креветки, *Pandalus hypsinotus* (Decapoda, Pandalidae), в Татарском проливе (Японское море) // Зоол. журн. — 2001. — Т. 80, № 4. — С. 398–402.

Буяновский А.И. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных : моногр. — М. : ВНИРО, 2004. — 306 с.

Иванов Б.Г. Методическое пособие по промыслово-биологическим исследованиям морских креветок (съемки запасов и полевые анализы) : Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. — М. : ВНИРО, 2004. — Вып. 2. — 109 с.

Иванов Б.Г. О возможности разделения одного возрастного класса у ракообразных на две размерные группы на примере *Pandalus borealis* (Crustacea, Decapoda) // Зоол. журн. — 1978. — Т. 57, № 5. — С. 673–681.

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

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

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.

Юрьев Д.Н., Жуковская Г.В. Сезонные изменения биологического состояния и репродуктивный цикл гребенчатой креветки *Pandalus hypsinotus* (Caridea, Pandalidae) в Татарском проливе // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 3. — С. 547–560. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-547-560.

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: 10.26428/1606-9919-2019-199-98-116.

References

Alekhnovich, A.V., Features of group growth of individuals in populations of the long-fingered crayfish *Astacus leptodactylus*, *Gidrobiol. Zh.*, 2015, vol. 51, no. 5(305), pp. 3–16.

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.

Buyanovsky, A.I., Estimating the age structure of the humpback shrimp, *Pandalus hypsinotus* (Decapoda, Pandalidae), population in the Tartar Strait, *Zool. Zh.*, 2001, vol. 80, no. 4, pp. 398–402.

Buyanovsky, A.I., *Prostranstvenno-vremennaya izmenchivost' razmernogo sostava v populyatsiyakh dvustvorchatykh mollyuskov, morskikh ezhei i desyatinogikh rakoobraznykh* (Spatio-temporal Variability of Size Structure in Populations of Bivalve Mollusks, Sea Urchins, and Decapod Crustaceans), Moscow: VNIRO, 2004.

Ivanov, B.G., Methodological manual for commercial biological research of marine shrimp (stock surveys and field analyses), *Izucheniye ekosistem rybokhozyaystvennykh vodoymov, sbor i obrabotka dannykh o vodnykh biologicheskikh resursakh, tekhnika i tekhnologiya ikh dobychi i pererabotki* (Study of ecosystems of fishery reservoirs, collection and processing of data on aquatic biological resources, equipment and technology for their extraction and processing), Moscow: VNIRO, 2004, no. 2.

Ivanov, B.G., On possibility of the division of one age class into two size groups, with special reference to *Pandalus borealis* (Crustacea, Decapoda), *Zool. Zh.*, 1978, vol. 57, no. 5, pp. 673–681.

Nizyaev, S.A., Bukin, S.D., Klitin, A.K., Perveeva, E.R., Abramova, E.V., and Krutchenko, A.A., *Posobiye po izucheniyu promyslovykh rakoobraznykh dal'nevostochnykh morei Rossii* (Handbook for the Study of Commercial Crustaceans in the Far Eastern Seas of Russia), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2006.

Sokolov, V.I., The biology of *Pandalus borealis*, *P. hypsinotus*, and *Pandalopsis japonica* (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) in the far east seas, *Zool. Zh.*, 2000, vol. 79, no. 7, pp. 787–799.

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.

Yuriev, D.N. and Zhukovskaya, G.V., Seasonal changes of biological condition and reproductive cycle of humpback shrimp *Pandalus hypsinotus* (Caridea, Pandalidae) in the Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 3, pp. 547–560. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-547-560

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

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.

Поступила в редакцию 19.10.2023 г.

После доработки 28.02.2024 г.

Принята к публикации 1.03.2024 г.

The article was submitted 19.10.2023; approved after reviewing 28.02.2024;
accepted for publication 1.03.2024