

УДК 595.384.12–116(265.54)

Д.Н. Юрьев¹, И.А. Корнейчук^{2*}¹ Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
682800, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а;² Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4**РЕПРОДУКТИВНО-ЛИНОЧНЫЙ ЦИКЛ
СЕВЕРНОЙ КРЕВЕТКИ *PANDALUS EOUS* (CARIDEA, PANDALIDAE)
В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ**

По объединенным за 15-летний период наблюдений данным из северо-западной части Японского моря проанализированы изменения биологического состояния северной креветки *Pandalus eous*. Биологический год в популяции начинался с июля и заканчивался в июне по окончании преднерестовой линьки и линьки после выклева личинок в группах самок соответственно первого (I) и второго (II) годов двухлетнего репродуктивного цикла. Выклев личинок шел в марте-апреле, нерест — в апреле-мае. Длительность вынашивания яиц составляла 11 мес., развития гонад — 7 мес. Смена пола у самцов наблюдалась в августе-октябре, переходная стадия развития длилась 8 мес. Выявлены пять массовых групповых линек в году: зимняя линька самцов (с пиком во 2-й декаде февраля), преднерестовая линька самок группы I (1-я декада мая), линька самок группы II после выклева личинок (2-я декада мая), летне-осенняя линька самцов со сменой пола у части особей (1-я декада сентября) и осенняя ростовая линька самок группы I (1-я декада ноября). Продолжительность каждой линьки составляла около 3,0 мес., массовой линьки — около 1,5 мес. В разные годы на пиках этих линек отмечалось от 55 до 71 % креветок с мягким панцирем. Приводится схема репродуктивно-линочного цикла популяции северной креветки в северо-западной части Японского моря.

Ключевые слова: северная креветка, северо-западная часть Японского моря, динамика развития гонад, яиц, нереста, выклева личинок, смена пола, линочный цикл.
DOI: 10.26428/1606-9919-2019-199-98-116.

Yuriev D.N., Korneychuk I.A. Reproduction-molting cycle of northern shrimp *Pandalus eous* (Caridea, Pandalidae) in the northwestern Japan Sea // Izv. TINRO. — 2019. — Vol. 199. — P. 98–116.

The data on northern shrimp *Pandalus eous* from the northwestern Japan Sea are presented, as the bioanalysis results for 204,502 ind. in trawl catches of research and fishing vessels collected in 2004–2018. The data were combined in the common database that allowed to consider annual time-series of biological parameters with 10-day resolution and to reveal long-term cycles of these parameters and determine their periods and phases. Dynamics of the

* Юрьев Дмитрий Николаевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: dmyuriev@rambler.ru; Корнейчук Илья Анатольевич, главный специалист, e-mail: ilya.korneychuk@tinro-center.ru.

Yuriev Dmitry N., Ph.D., leading researcher, Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO), Amursky Boulevard, 13a, Khabarovsk, 680038, Russia, e-mail: dmyuriev@rambler.ru; Korneychuk Ilya A., chief specialist, Pacific branch of VNIRO (TINRO), Shevchenko Alley, 4, Vladivostok, 690091, Russia, e-mail: ilya.korneychuk@tinro-center.ru.

mass molting was clarified for certain years. Duration of reproductive cycle for the northern shrimp females in the Japan Sea is determined as 2 years. In the first year of this cycle, the gonads develop in intersexes and females (group I) that is finished with their pre-spawning molting and spawning. In the second year of the cycle, the females (group II) hatch the eggs on pleopods, release the larvae, and then molt, too. Appearance of the hairs for egg attaching to pleopods in the process of molting is considered usually as a sign of the females transverse from the group I to the group II. In the studied population, the females of both groups were presented in the catches in approximately equal proportion throughout the year. Molting of both groups occurred simultaneously, with the peaks in early-middle May and finish by the end of June. New reproductive cycle for one of the two groups started in July. The gonads of group I and the eggs of group II developed intensively from November to March-April. Hatching of the larvae proceeded actively in March-April, with the peak in early April, spawning — in April-May, with the peak in early May. Hence, in the scale of population, the time from the gonads appearance to completion of their development and spawning for 50 % of the group I individuals is 7 months and the time of gestation for the group II is 11 months. Sex change in males began in August-October, the transitional stage between the peaks of molting lasted about 8 months: from the summer-autumn molting of males to the pre-spawning molting of intersexes — during this time they change their secondary sexual characteristics. In total, five mass molts of northern shrimp in the northwestern Japan Sea are observed annually: i) winter molting of males, with the peak in middle February; ii) pre-spawning molting, with the peak in early May; iii) molting of females after hatching of larvae, with the peak in middle May; iv) summer-autumn molting of males with partial sex change, with the peak in early September; and v) autumn molting of females, with the peak in early November. All molts have similar dynamics: each of them lasts about 3 months with the intensive molting during 1.0–1.5 months, at the peak of molt the portion of molting shrimp in catches increases to 55–71 % of the respective group. Generalized scheme of reproduction-molting cycle of northern shrimp in the northwestern Japan Sea is proposed.

Key words: northern shrimp, gonad development, molting, spawning, larvae hatching, sex reverse.

Введение

Северная креветка *Pandalus eous* Макаров, 1935* — широко распространенный в Северной Пацифике вид, близкородственный атлантической северной креветке *Pandalus borealis* Kröyer, 1838. Северная креветка является одним из наиболее ценных и востребованных объектов креветочного промысла в Северном полушарии. Изучение ее биологии было тесно связано с развитием международного промысла, начавшегося в конце XIX в. сначала на тихоокеанском побережье США, а затем в Норвегии [Беренбойм, 1992; Иванов, 2001]. Огромные запасы этой креветки были открыты в 60-х гг. прошлого века в Беринговом и Баренцевом морях и чуть позже у западной Гренландии, после чего началось их ускоренное освоение.

Баренцево море до сих пор остается одним из важнейших районов мирового промысла северной креветки. В начале 1980-х гг. ее международный вылов здесь достигал примерно 130 тыс. т, а максимальный вылов российскими рыбаками превышал 30 тыс. т. Однако в 2000-е гг. по ряду технических причин отечественный промысел северной креветки в Баренцевом море был практически свернут, несмотря на хорошее состояние запаса [Баканев, 2016].

Запасы и плотность скоплений берингоморской северной креветки оказались крайне изменчивы [Иванов, 2001]. Так, крупнейшее скопление у о-вов Прибылова

* Относительно недавно Сквайрс [Squires, 1992], сравнив по девяти морфологическим признакам 56 экз. атлантической северной креветки *Pandalus borealis* Kröyer, 1838 и 8 экз. ее тихоокеанского подвида *Pandalus borealis eous* Makarov, 1935, обосновал выделение креветки, обитающей в Тихом океане, в отдельный вид *Pandalus eous* Makarov, 1935. В.И. Соколов [1997] в специальной статье на значительно большем по объему материале рассмотрел те же признаки и не нашел оснований для выделения подвида *Pandalus borealis eous* в самостоятельный вид. В настоящей работе для объекта наших исследований используется принятое международным регистром морских видов (<http://www.marinespecies.org/index.php>) латинское название *Pandalus eous* Makarov, 1935, а русское «северная креветка» употребляется в отношении обоих видов.

практически исчезло через семь лет после его открытия [Иванов, 1974]. В настоящее время добыча северной креветки в Беринговом море ведется нерегулярно и только в сохранивших промысловое значение Наваринском и Корякском подрайонах [Андронов, 2016], суммарный вылов креветки в которых измеряется лишь сотнями, а то и десятками тонн в год.

В Охотском и в северо-западной части Японского морей добыча северной креветки российскими судами, оснащенными креветочными тралами, началась практически одновременно — в 1993–1994 гг. Крупные размеры креветки, высокие и устойчивые по величине уловы на усилие в российских водах Японского моря способствовали быстрому и успешному развитию промысла в этой части ареала. Вылов креветки здесь постоянно возрастал и в последние годы достигал (при полном освоении ОДУ) 7 тыс. т. Это значительно больше, чем в Охотском море, где годовой вылов в последнее время составлял: в притауйском районе 1,90–3,30 [Овчинников и др., 2017], у западной Камчатки около 1,50 [Михайлова, 2016], у восточного Сахалина около 0,15 тыс. т. Таким образом, в настоящее время северо-западная часть Японского моря является основным районом отечественного промысла северной креветки, что подчеркивает практическую значимость всестороннего исследования данной популяции.

Широкая география промысла и сопутствующих научных исследований позволили получить сравнительный материал по биологии северной креветки из самых южных и северных районов ареала. Было показано, что такие важные ее черты, как сроки нереста и выклева личинок, время наступления половозрелости и смены пола, варьируют в чрезвычайно широких пределах в зависимости от термических условий в местах обитания креветок [Паленичко, 1941; Rasmussen, 1953; цит. по: Иванов, 1969]. В холодноводных районах длительность инкубационного периода у самок была в 2,4 раза больше, чем в относительно тепловодных [Беренбойм, 1992]. Отсюда становится понятной актуальность изучения региональных особенностей биологии вида и прежде всего репродуктивного и неразрывно связанного с ним личиночного циклов.

Систематические исследования северной креветки в дальневосточных морях, как и их промысел, были налажены относительно недавно [Букин, 2003; Михайлов и др., 2003]. К настоящему времени довольно полно описаны сезонные изменения ее биологического состояния в северной части Охотского моря [Бандурин, Карпинский, 2007, 2015а, б] и у западного побережья Камчатки [Лысенко, 2000; Михайлова, 2015, 2017]. В то же время для этого вида из северо-западной части Японского моря сведения о личином цикле ограничиваются указанием сроков прохождения только преднерестовой («брачной») линьки и линьки у самок, выпустивших личинок [Букин, 2003; Корнейчук, 2006]. Помимо этого, сообщалось о находках в Татарском проливе самок с мягким панцирем в октябре–декабре 1998 г. [Соколов, 2000].

Цель настоящей работы — описать репродуктивно-личинный цикл и динамику биологического состояния северной креветки в северо-западной части Японского моря.

Материалы и методы

Материал собран в основном авторами в северо-западной части Японского моря (рис. 1) при выполнении комплексных донных траловых съемок на НИС «Бухоро» и «Дмитрий Песков» и на траловом промысле северной креветки в 2004–2018 гг. главным образом в краткосрочных (менее 1,5 мес.) рейсах (см. таблицу). Для достижения поставленной цели данные за эти годы объединили в общую базу, охватившую весь календарный год, и в дальнейшем работали с ней, полагая приоритетным определение возможно более точных сроков наступления среднелетних максимумов (пиков), рассматриваемых циклических процессов.

Всего было проанализировано 204503 экз. северной креветки. Небольшая часть этих данных была отбракована по причине ошибок в определении стадий развития икры или личиночного состояния креветок, выявленных у сборщиков с небольшим опытом.

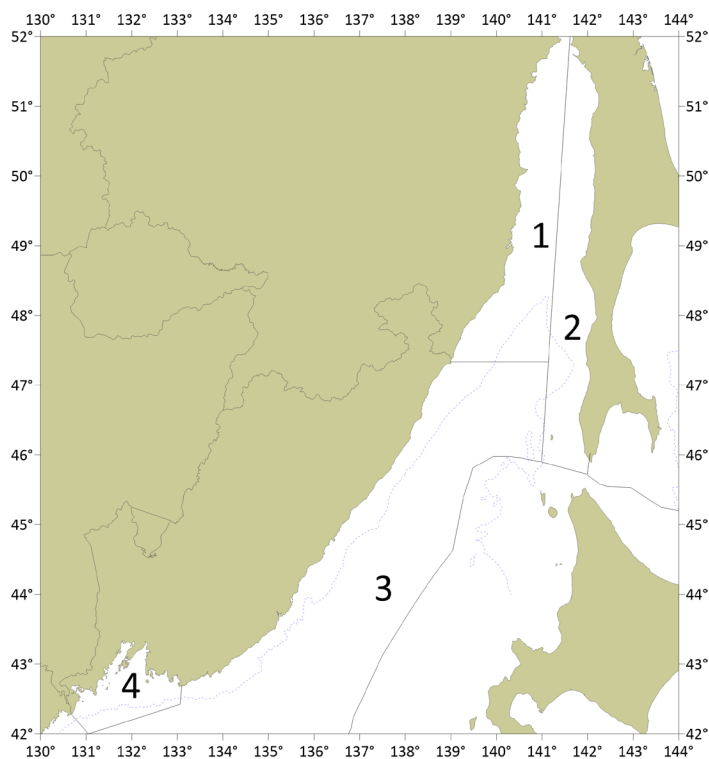


Рис. 1. Карта-схема районов работ в северо-западной части Японского моря. Биостатистические районы: 1 — северное Приморье; 2 — Западно-Сахалинская подзона; 3 — южное Приморье; 4 — зал. Петра Великого

Fig. 1. Scheme of the study areas in the northwestern Japan Sea. Biostatistical areas: 1 — northern Primorye; 2 — western Sakhalin; 3 — southern Primorye; 4 — Peter the Great Bay

В работе графический материал подан в рамках либо календарного, либо биологического года, в зависимости от того, как он лучше воспринимается. Здесь под биологическим годом будем понимать период времени, вмещающий ежегодно повторяющуюся последовательность популяционных процессов, связанных с размножением, имеющих вполне определенные начало и конец, которые и составляют границы биологического года.

При проведении биологических анализов креветок за основу были приняты методические рекомендации Б.Г. Иванова [Изучение..., 2004]. Пол креветок определяли по строению эндоподита 1-й пары плеопод (э1) и наличию стернальных шипов.

У интерсексов и самок выделяли четыре стадии развития гонад: 0 — гонады не развиты и практически не просматриваются через карапакс (стадия БИ, без икры); 1 — гонады слабо развиты, занимают до $\frac{1}{3}$ дорзальной поверхности карапакса (ВИ1); 2 — гонады умеренно развиты, занимают от $\frac{1}{3}$ до $\frac{2}{3}$ верхней части карапакса (ВИ2); 3 — гонады хорошо развиты, заполняют всю верхнюю часть карапакса (ВИ3). У самок, вынашивающих на плеоподах яйца, выделяли следующие стадии развития последних: 1 — недавно отложенные, без глазков (ИН, икра новая); 2 — яйца с глазками, но эмбрион еще не сформирован (ИГ); 3 — яйца бурого цвета, эмбрион сформирован, личинки готовы к выклеву (ИБ) или выклев личинок идет (ВЛ, кладка под абдоменом опустела наполовину или более); 4 — личинки выклюнулись, но на плеоподах еще остаются оболочки от яиц (ЛВО) или плеоподы уже без оболочек (ЛВ). Цифровые обозначения описанных стадий использовали для оценки динамики средней популяционной стадии развития гонад и яиц в баллах [Изучение..., 2004].

Для характеристики твердости панциря креветок использовали 3-балльную шкалу, соответствующую следующим стадиям линочного процесса: 1 — креветка только перелиняла, панцирь новый кожистый, очень мягкий; 2 — панцирь удерживает форму

Количество, сроки и районы сбора материала, использованного в работе
Data volume and dates and areas of data collection

Год	Судно	Районы работ	Широта	Глубина, м	Период	Биоанализ, экз.
2004	СТМ «Лавинный»	1	47°32'–48°37'	205–404	07–21.11	2135
2005	СТМ «Лавинный»	1, 2	47°54'–48°45'	184–355	16.01–13.02	2255
	СТМ «Лавинный»	1, 2	47°20'–48°53'	150–510	21.09–18.10	2930
	СТРН «Пилигрим»	1, 3	42°33'–48°05'	158–327	27.09–31.12	7630
2006	СТМ «Вулканный»	1	47°25'–48°50'	242–467	14.03–05.04	5122
	СТР «Дмитрий Песков»	1, 2, 3	46°13'–50°33'	66–603	28.04–07.06	4908
	СТР «Лососина»	1, 3	42°42'–48°10'	210–470	06.07–05.08	5856
	СТМ «Лавинный»	1	47°22'–48°57'	182–490	03.10–08.11	4705
2007	СТМ «Лавинный»	1	48°08'–48°53'	170–600	16.03–14.04	5428
	СТР «Дмитрий Песков»	1, 2, 3	46°00'–51°22'	19–614	07.04–23.05	6152
	РК МРТ «Бухоро»	1, 3, 4	42°15'–48°46'	120–616	10.06–07.08	7558
	СТМ «Лавинный»	1	47°23'–49°07'	248–539	16.11–13.12	3373
2008	СТМ «Лавинный»	1, 3	46°25'–48°33'	216–485	16–31.03	3689
	СТМ «Лавинный»	1, 2	47°30'–49°06'	193–480	06.11–30.12	5727
2009	СТМ «Лавинный»	1, 2, 3	46°28'–48°39'	208–528	03.01–24.02	4169
	СТМ «Вулканный»	1, 3	46°28'–48°52'	192–404	03–29.03	3141
	РК МРТ «Бухоро»	1	47°26'–51°40'	17–403	20.04–10.06	1973
	СТМ «Вулканный», «Лавинный»	2, 3	46°34'–48°46'	190–473	12–26.12	1348
2010	СТМ «Лавинный»	1	47°21'–48°43'	254–300	17–25.01	880
	РК МРТ «Бухоро»	1	47°20'–51°40'	15–781	23.04–07.06	6151
	СТМ «Лавинный»	1, 3	46°39'–48°45'	250–432	03–25.12	1870
2011	РК МРТ «Бухоро»	3, 4	42°15'–47°20'	18–762	30.03–20.05	7917
	РК МРТ «Бухоро»	1	47°20'–51°40'	14–783	23.09–12.10	3181
2012	СТМ «Лавинный»	1, 3	47°04'–48°54'	250–530	01–26.03	5574
	РК МРТ «Бухоро»	1	47°20'–51°40'	15–784	22.09–27.10	4291
2013	СТМ «Лавинный»	1, 2	47°51'–48°48'	170–508	01–30.03	4353
	РК МРТ «Бухоро»	1	47°20'–51°40'	14–660	13.09–21.10	2853
2014	СТМ «Аскур»	1, 2	47°54'–48°39'	187–425	12–20.03	2302
	РК МРТ «Бухоро»	1	47°20'–51°40'	15–754	15.09–20.10	3453
2015	СТМ «Лавинный»	1, 2	47°47'–48°55'	164–352	09–30.03	3792
	РК МРТ «Бухоро»	1, 2, 3, 4	42°14'–51°43'	10–750	01.04–06.07	16294
2016	СТМ «Аскур»	1, 2, 3	46°55'–48°53'	152–413	23.02–31.03	5788
	СТМ «Аскур», «Вулканный»	1, 3	46°26'–48°59'	290–590	03.07–27.08	13889
	РК МРТ «Бухоро»	1	47°20'–51°40'	15–724	22.09–27.10	4031
2017	СТМ «Аскур»	1, 2	47°45'–48°52'	156–394	17.02–31.03	6608
	СТМ «Лавинный»	1, 2	47°02'–48°51'	296–620	12.08–04.10	10938
2018	СТМ «Аскур»	1, 2	47°52'–49°00'	267–560	22.09–25.10	8035
	РК МРТ «Бухоро»	1, 3, 4	42°14'–50°45'	13–654	20.04–17.06	14204

креветки, но прогибается при легком нажатии пальцами (послелиночная и/или предлиночная, подготовительная стадии); 3 — панцирь твердый, крепкий (межлиночная стадия).

При исследовании линек, связанных со сменой пола, и некоторых деталей линочного процесса выделяли предлиночную стадию — 0 баллов. Для ее определения использовали способ слома роострума (или тельсона) у креветок стадии 2: если при слома обнаруживали формирующийся новый кожистый роострум (тельсон), от которого сломанный старый легко отделялся, это классифицировали как предлиночную стадию. Такой способ разделения пред- и послелиночной стадий использовался нами с 2007 г.

Под «линькой» будем понимать совокупность процессов, включающих размягчение старого панциря (стадия 0), собственно линьку (1) и отвердевание нового панциря (2). Под «мягкими» или «линяющими» креветками будем иметь в виду сумму особей этих стадий, под «массовой» или «наиболее активной» линькой — ситуацию, когда эта сумма превышает 25 % общего числа особей в рассматриваемой группе.

Анализ сезонных изменений биологического состояния особей в популяции проводили отдельно в трех половых группах креветок: самцы (включая неполовозрелых), интерсексы — меняющие пол переходные особи со стермальными шипами, еще не участвовавшие в нересте, и самки без стермальных шипов, ранее уже нерестившиеся.

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 (ВИЗ), и недавно отнерестившихся самок (ИН). Для описания выклева личинок в популяции в анализируемую группу (условно группа «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 неразвитыми гонадами (БИ, редко ВИ1–2). Для изучения динамики линьки самок, выпустивших личинок, брали эту же группу, за исключением самок с яйцами на плеоподах (ЛВО, ЛВ, БИ, ВИ1, ВИ2).

Репродуктивный цикл самок северной креветки Японского моря длится два года [Sadakata, 1999, 2000; Корнейчук, 2006]. В первый год у интерсексов и самок происходит развитие гонад (стадии БИ, ВИ1, ВИ2, ВИЗ), заканчивающееся нерестом, т.е. выметыванием зрелых ооцитов из гонад на плеоподы (ВИЗ → ИН). Непосредственно перед нерестом, в процессе предшествующей ему линьки, на плеоподах появляются волоски для прикрепления яиц. На втором году цикла самки вынашивают яйца (стадии ИН, ИГ, ИБ), выпускают личинок (ВЛ) и через некоторое время (ЛВО, ЛВ) линяют, после чего волоски на плеоподах исчезают (ЛВ → БИ). В уловах самки с гонадами под карапаксом и яйцами на плеоподах могут встречаться в самых разных соотношениях, в зависимости от глубины, сезона или района работ [Юрьев, 2008]. Поэтому для анализа динамики биологического состояния самок и интерсексов их общую выборку разделяли на две группы, которые обозначают как *самки первого и второго годов развития* [Бандурин, Карпинский, 2007], *гонадные особи и икряные самки* [Юрьев, 2008]. Здесь мы для краткости чаще будем называть их *группа I* и *группа II*.

Развитие гонад и яиц анализировали ежемесячно, динамику личиночного состояния, нереста и выклева личинок — подекадно. Зараженные жаберными и абдоминальными паразитами особи из анализов исключались.

Результаты и их обсуждение

Динамика развития самок и интерсексов

Анализ изменений биологического состояния северной креветки показал, что динамика развития самок первого и второго годов двухлетнего репродуктивного цикла в своих главных чертах была очень похожа (рис. 2, 3).

Биологический год условно делился на три периода. Период с июля по октябрь характеризовался отсутствием значительных изменений в состоянии гонад у большей части особей группы I и яиц у самок группы II. Очевидно, что у креветок обеих групп это время нагула и отдыха после нереста, размножения и сопутствующих линек. С ноября начинались динамичные изменения в состоянии гонад и яиц. В марте-апреле и те, и другие достигали наибольшего развития. Затем, в период примерно с середины марта по середину июня, самки (и интерсексы) группы I претерпевали линьку и нерестились, а самки группы II выпускали личинок и тоже линяли, после чего эти две группы самок менялись ролями на весь следующий биологический год.

Отметим, что с сентября по декабрь развитие гонад у ранее уже нерестившихся самок заметно опережало таковое у интерсексов, поэтому последние, по-видимому,

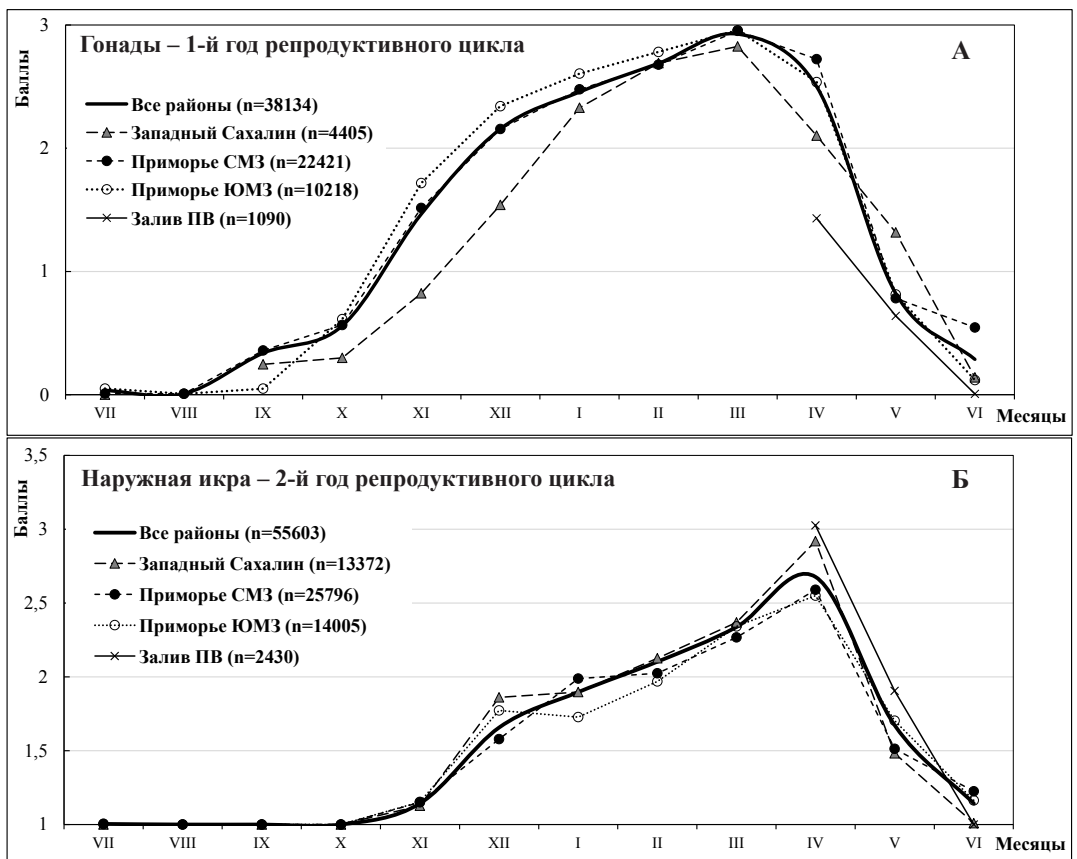


Рис. 2. Изменения средней популяционной стадии развития (в баллах) гонад в группе I (А) и яиц в группе II (Б) северной креветки в разных районах северо-западной части Японского моря в течение биологического года. *Приморье СМЗ* и *ЮМЗ* — севернее и южнее мыса Золотого; *залив ПВ* — зал. Петра Великого

Fig. 2. Changes of the mean population stage of development (points) for gonads in the group I (A) and eggs in the group II (Б) of northern shrimp during the reproductive cycle, by areas of the northwestern Japan Sea (*Приморье СМЗ* — Primorye northward from Cape Zolotoy, *Приморье ЮМЗ*, *ЮМЗ* — Primorye southward from Cape Zolotoy, *залив ПВ* — Peter the Great Bay)

начинали нереститься позже самок (рис. 4). В январе-марте доля интерсексов, т.е. особей, готовящихся к своему первому нересту, составляла 45–48 % в общем пуле креветок группы I. С началом нереста она последовательно снижалась: до 21,0 % в апреле и до 0,1 % в июле.

Нерест самок протекал наиболее интенсивно в апреле-мае. В это время в уловах быстро росла доля отнерестившихся особей с яйцами на плеоподах (ИН) и, соответственно, уменьшалось количество особей с развитыми гонадами (ВИЗ) (см. рис. 3). Выпуск личинок активно шел в марте-апреле, о чем можно судить по увеличению относительной численности стадий ИБ, ВЛ, ЛВО и ЛВ в группе II (рис. 3).

По окончании нереста и выклева личинок (точнее, линьки, следующей за ним) значения средней популяционной стадии развития гонад и яиц резко снижались и достигали минимума в июле (см. рис. 2). Более детально динамика нереста и выклева личинок будет рассмотрена ниже при подекадном анализе связанных с ними линек.

Из результатов проведенного анализа следует, что как в северо-западной части Японского моря в целом, так и в отдельных районах репродуктивный цикл самок первого и второго годов развития начинался в июле и заканчивался в июне следующего календарного года, после чего в популяции следовало повторение представленных (см. рис. 2, 3) циклических процессов с той лишь разницей, что самки групп I и II менялись местами. Одновременная смена года развития (типа) икры у самок этих групп

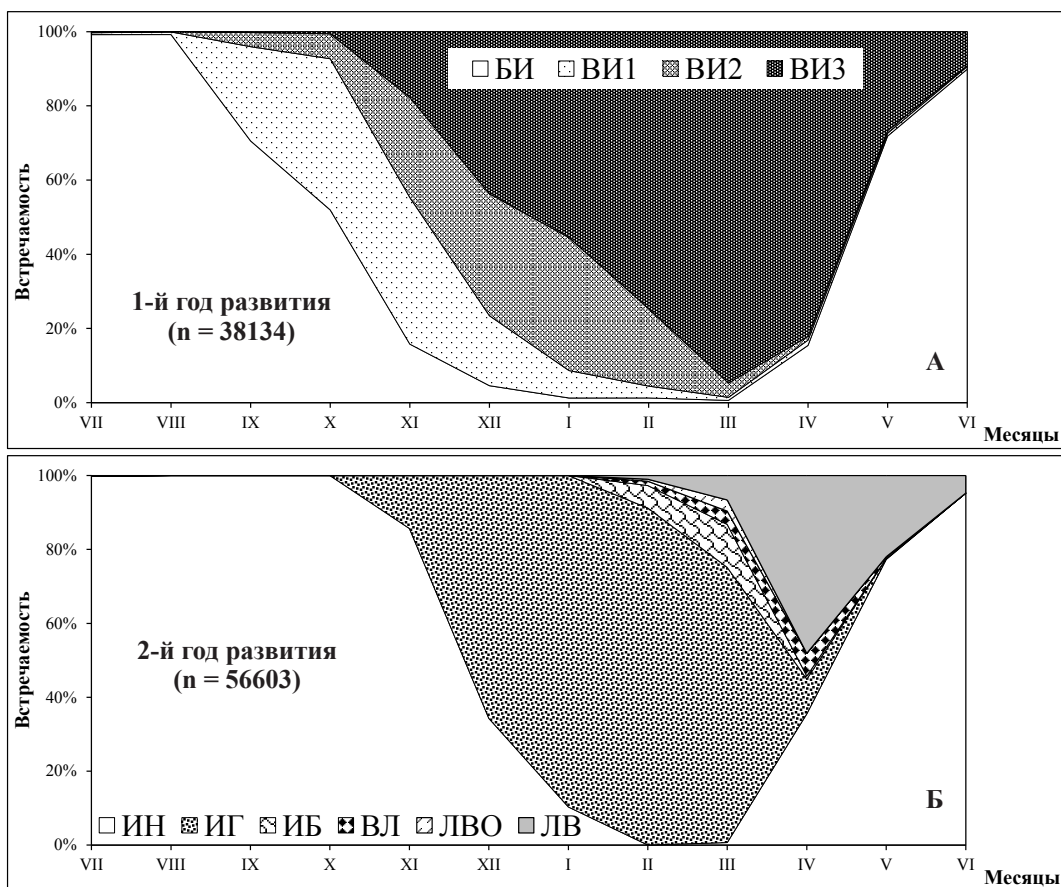


Рис. 3. Изменение соотношения различных стадий развития гонад в группе I (А) и яиц в группе II (Б) самок северной креветки

Fig. 3. Percentage dynamics for certain stages of gonad development in the group I (А) and eggs development in the group II (Б) of northern shrimp females

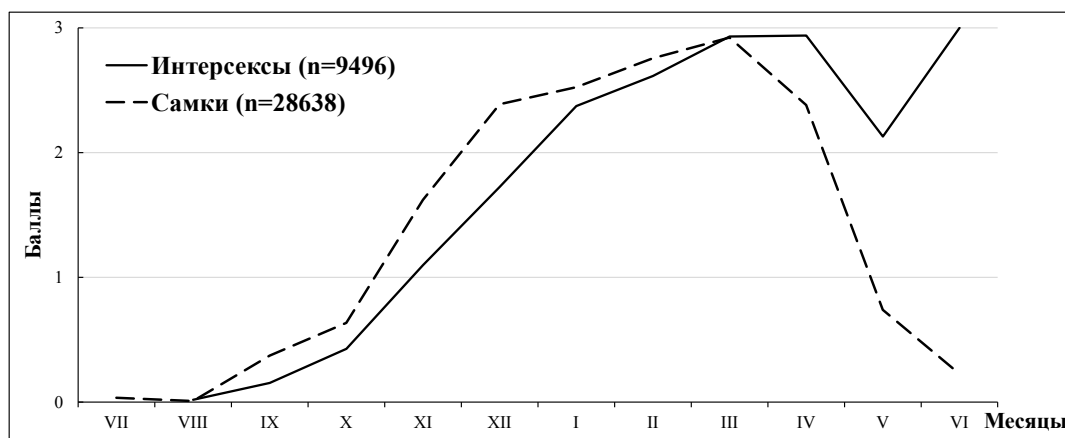


Рис. 4. Динамика развития гонад у особей северной креветки группы I первого (интерсексы) и повторного (самки) нерестов

Fig. 4. Dynamics of gonad development for northern shrimp of the group I, cases of the first spawning (intersexes) and repeated spawning (females)

объясняет, почему те и другие присутствуют в популяции на протяжении всего года примерно в равном количестве (рис. 5). Таким образом, биологический год северной креветки на исследованной акватории Японского моря составляет период времени от начала июля до конца июня следующего календарного года.

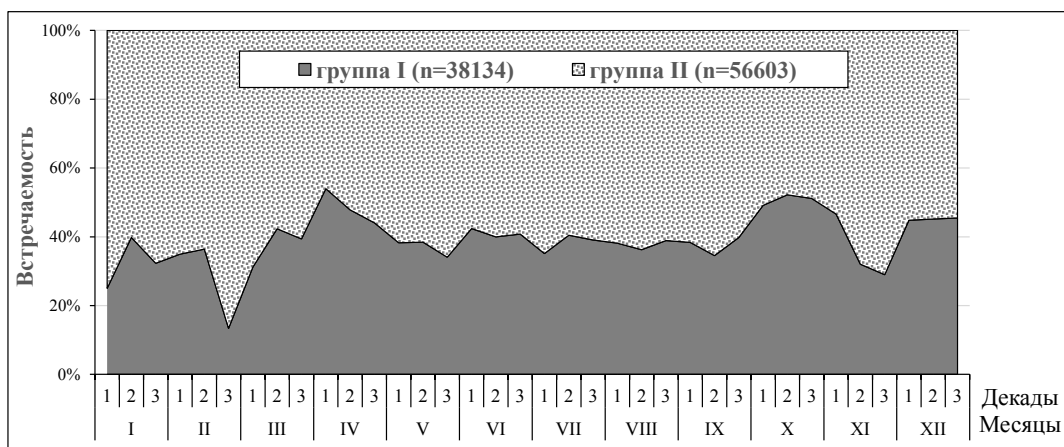


Рис. 5. Сезонные изменения соотношения в уловах северной креветки самок первого (группа I) и второго (группа II) годов развития

Fig. 5. Seasonal changes of ratio between northern shrimp females of the first (group I) and second (group II) years of development in trawl catches

Линочный цикл

Подекадный анализ данных показал, что доля особей северной креветки с мягким панцирем (стадии 0, 1 и 2) в течение года была относительно невелика и достигала максимума (28 %) в первой декаде мая (рис. 6, А). Разделение данных по половому признаку выявило в течение года по две области повышенной численности линяющих особей в каждой группе креветок (рис. 6, Б-Г).

Первая массовая линька самцов (условно «зимняя») происходила в январе-марте (рис. 6, Б). Ее общая продолжительность составляла чуть более трех месяцев, пик приходился на первую-вторую декады февраля. Заканчивалась линька самцов перед их спариванием с самками первого (интерсексы) и повторного нерестов накануне их преднерестовой линьки (рис. 6, В и Г, слева).

Вторая линька самцов наблюдалась в летне-осенний период и протекала наиболее активно в августе-сентябре (рис. 6, Б, справа). В это же время года в результате начавшейся смены пола у части крупных самцов в популяции появлялись новые интерсексы, после того, как предшествующие превратились в период нереста в самок и перестали встречаться в уловах (рис. 6, В).

Соответствующие изменения (самец → интерсекс) в строении эндоподита 1-й пары плеопод происходили в процессе линьки. Так, среди 213 новых интерсексов, пойманных в августе-сентябре (т.е. на пике линьки), не было ни одного в предлиночной стадии (0), а недавно перелинявшие особи (стадия 2) с морфологическими признаками интерсексов составили 57 %.

Однако далеко не все крупные самцы меняли пол в процессе данной линьки. Так, в группе из 274 недавно перелинявших самцов размерами ≥ 29 мм (модальный класс интерсексов 29–30 мм), пойманных в эти же месяцы, почти у половины (48 %) строение э1 в процессе линьки не изменилось.

Суммируя результаты анализа, приведенные на рис. 6, Б и В (правая часть), можно определить наиболее активное прохождение летне-осенней линьки самцов периодом времени примерно с начала августа по середину сентября, а ее пик приурочить к третьей декаде августа — первой декаде сентября.

Рост числа интерсексов с мягким панцирем в апреле-июне (рис. 6, В, слева), был связан с их подготовкой к линьке, предшествующей первому в жизни нересту, после которой по строению э1 и стернитов они все становились самками.

У ранее уже нерестившихся самок высокая линочная активность также отмечалась в апреле-июне (рис. 6, Г). Выше отмечалось, что в это время в популяции происходят две групповые линьки — преднерестовая у самок (и интерсексов) группы I и линька

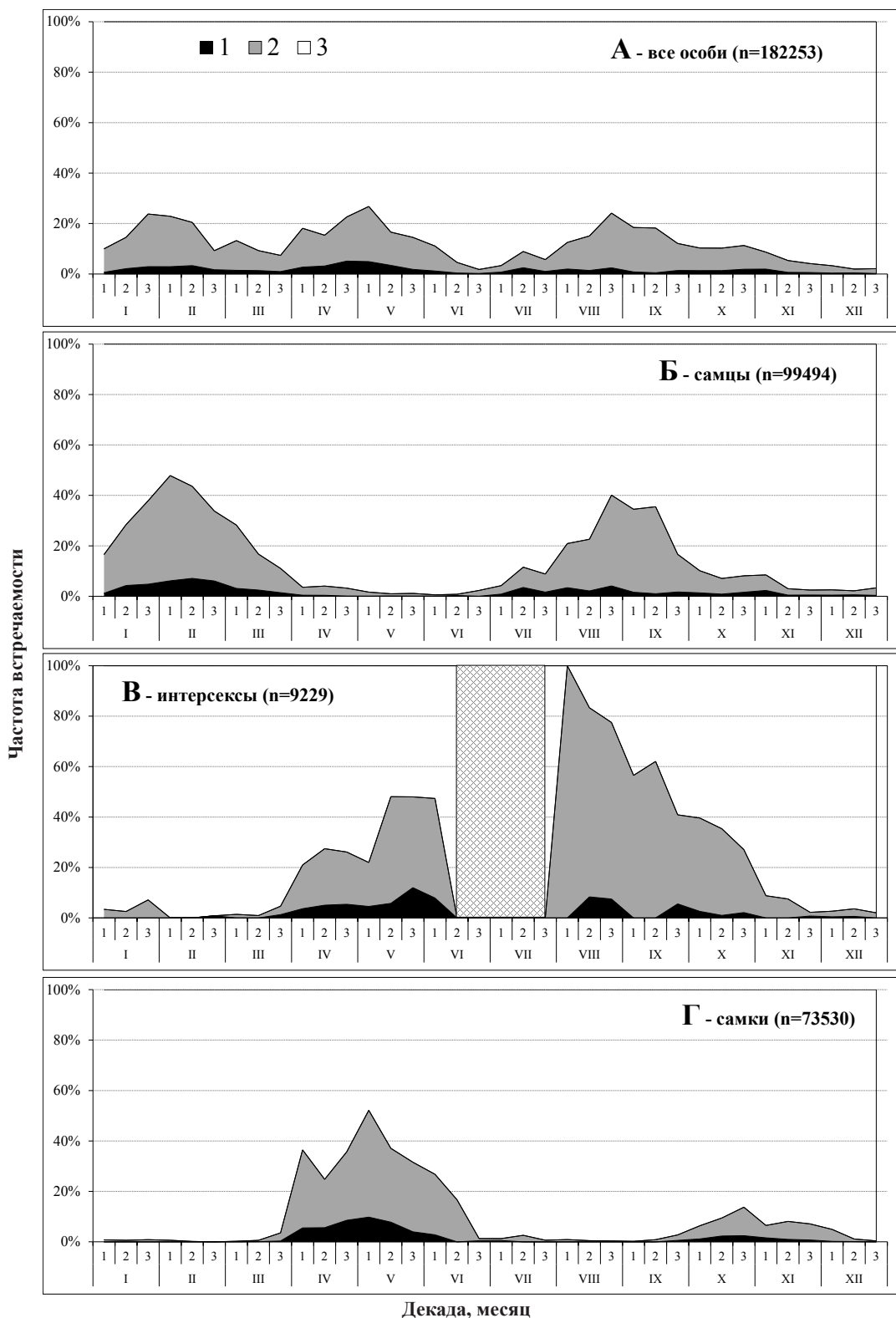


Рис. 6. Сезонные изменения личиночного состояния в разных половых группах северной креветки (А–Г). Здесь и далее: 1, 2, 3 — стадии личиночного цикла; заштрихованная область на рис. В — период отсутствия интерсексов в популяции

Fig. 6. Seasonal changes of molting state for certain sex groups of northern shrimp (А–Г): 1, 2, 3 — stages of molting cycle; the shaded area at Fig. 6B shows the period of intersexes absence

после выклева личинок у самок группы II. Раздельный анализ биологического состояния особей этих групп показал, что обе линьки протекали одновременно (рис. 7). Рассмотрим динамику этих линек, а также нереста и выклева личинок.

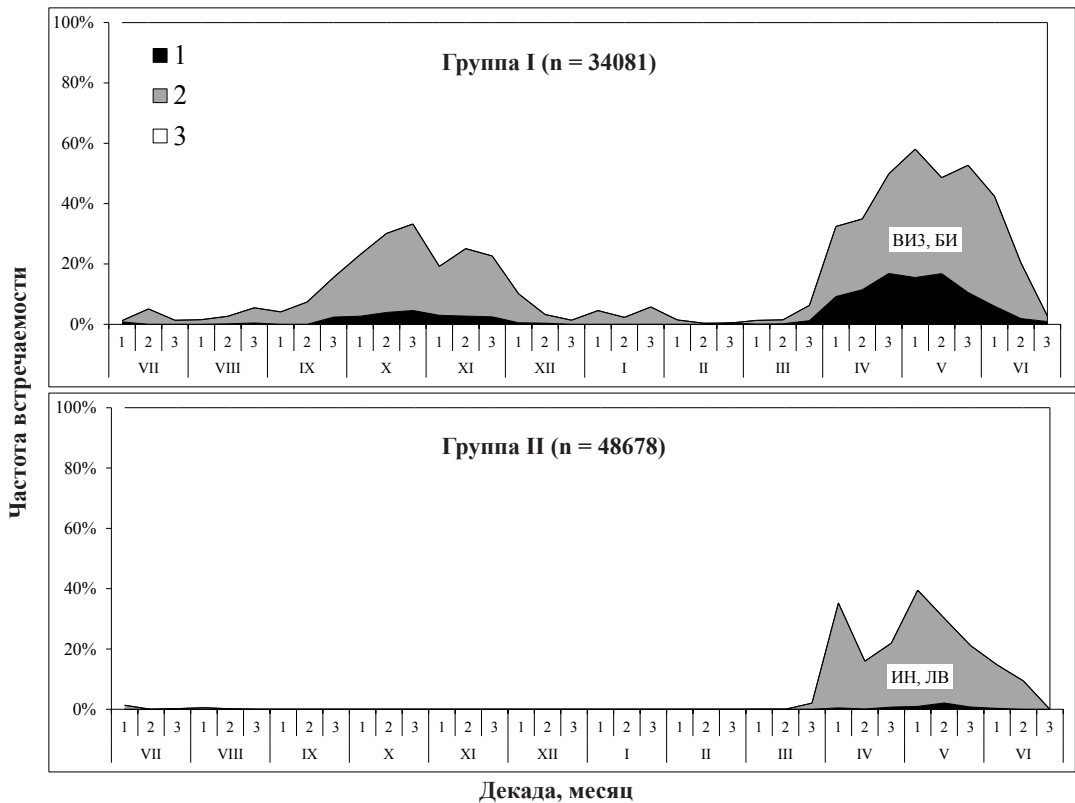


Рис. 7. Динамика линочного состояния особей группы I и самок группы II северной креветки в течение биологического года. Отмечены стадии зрелости икры мягких самок в группах
 Fig. 7. Dynamics of molting state for the groups I and II of northern shrimp during the reproductive; stages of maturity for soft females are indicated

Преднерестовая линька северной креветки длилась с конца марта до конца июня — около трех месяцев, ее пик отмечался в первой декаде мая, как и пик нереста, если определить его как состояние, когда отнерестилось 50 % особей группы «нерест» (рис. 8). Наибольшая интенсивность линьки и нереста приходилась на апрель-май. За этот период отнерестилось около 90 % самок группы I. Сколько-нибудь заметного временного разрыва между линькой и нерестом не наблюдалось.

Почти синхронно с линькой самок группы I протекала и линька самок группы II, которые в марте-мае выпустили личинок (рис. 9). Ее общая продолжительность также составила около трех месяцев, длительность массовой линьки — около полутора месяцев, пик был приурочен ко второй декаде мая.

Выклев личинок у подавляющей части самок наблюдался в период со второй декады марта по первую декаду мая. Его пик можно приурочить к первой декаде апреля, к концу которого выпустили личинок 92 % самок (рис. 9). Период между датами, когда 50 % самок выпустили личинок и 50 % перелиняли после выклева, составил полтора месяца (отмечен на рис. 9 вертикальными линиями). Таким образом, самки группы II начинают линять в среднем через 45 дней после выклева личинок.

Период между пиками выклева личинок (начало апреля; рис. 9) и нереста (первая декада мая; см. рис. 8) составил месяц. Отсюда следует, что вынашивание яиц у северной креветки северо-западной части Японского моря длится 11 мес.

Длительность развития гонад можно определить периодом времени между второй декадой октября, когда у одной половины (50,6 %) особей группы I они появлялись, а

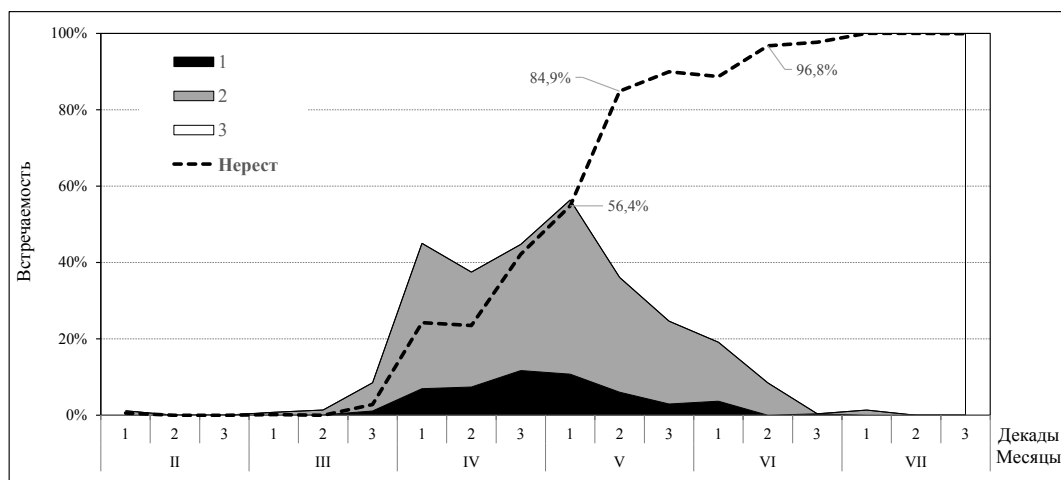


Рис. 8. Динамика преднерестовой линьки и нереста северной креветки (n = 26842). «Нерест» — доля отнерестившихся самок (и интерсексов) группы I

Fig. 8. Dynamics of pre-spawning molting and spawning for northern shrimp (n = 26842) and portion of spawning females and intersexes in the group I

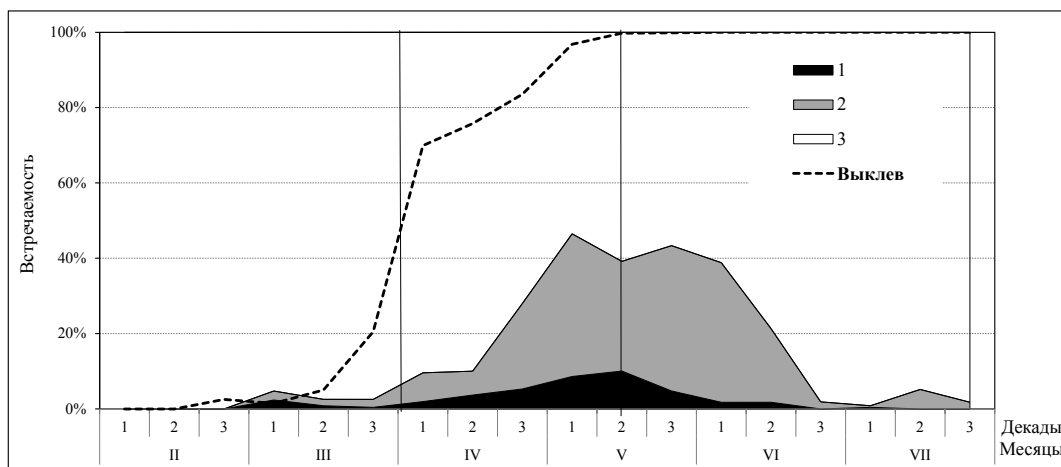


Рис. 9. Динамика выклева личинок (n = 25406) и линьки самок группы II после выклева (n = 11042)

Fig. 9. Dynamics of larvae hatching (n = 25406) and molting of group II females after hatching (n = 11042) for northern shrimp

у другой (49,4 %) еще нет (см. рис. 3), и первой декадой мая, когда половина особей группы I отнерестились (рис. 8), что составляет 7 мес.

Второй период личинной активности у ранее уже нерестившихся самок группы I отмечался в октябре-ноябре (см. рис. 6, Г). В это время гонады у них были слабо или среднеразвитыми (см. рис. 2, 3), что характеризует данную линьку как ростовую. Продолжительность «осенней» линьки самок составляла три месяца, ее пик приходился на первую декаду ноября (рис. 10).

Необходимо отметить, что полученные по объединенным данным среднедекадные максимумы групповых линек были заметно ниже соответствующих им перегибов личинных кривых, построенных по данным какого-то одного года*. Объяснение заключается в том, что в разные годы положение пиков групповых линек может отклоняться от среднееголетнего в ту или другую сторону, что при объединении данных

* Ввиду малой продолжительности большинства рейсов (см. таблицу) этих перегибов (пиков) наблюдалось немного.

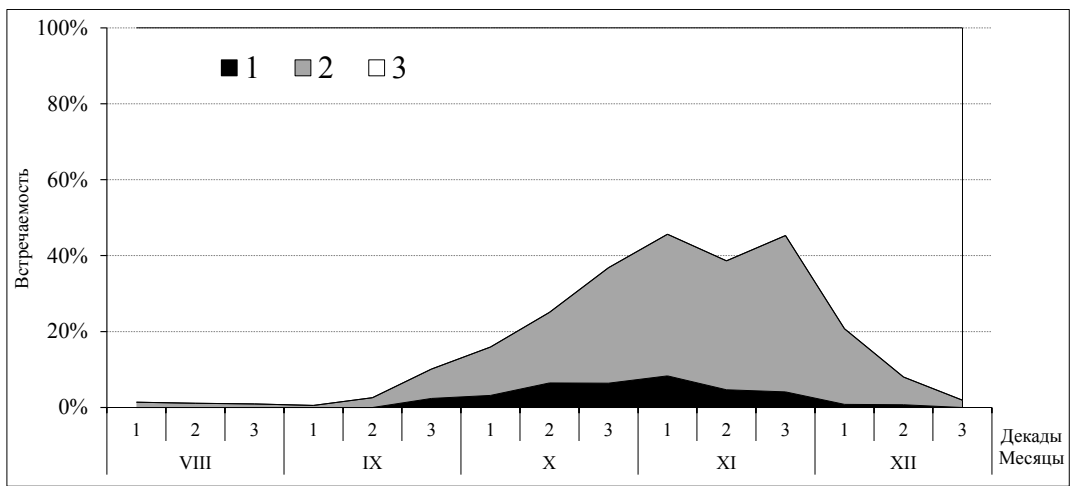


Рис. 10. Динамика осенней линьки самок северной креветки группы I (n = 9685)
 Fig. 10. Dynamics of autumn molting for northern shrimp females of group I (n = 9685)

занижает пик. В этом можно убедиться, например, при сравнении динамики зимней линьки самцов на рис. 6 (Б) и 11, построенных по сборам одного из авторов.

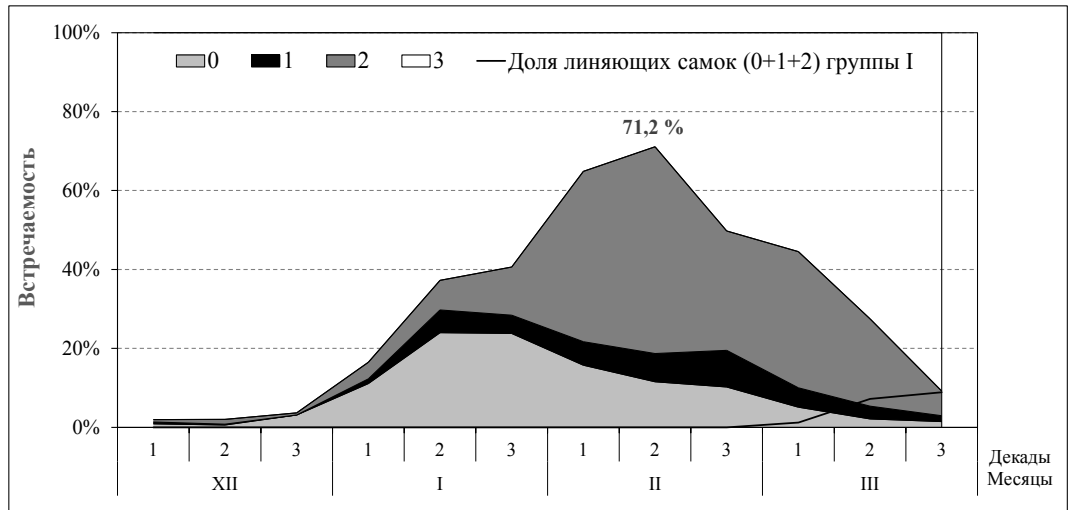


Рис. 11. Динамика зимней линьки самцов (n = 6017) и начало преднерестовой линьки самок (n = 1831) северной креветки в Татарском проливе в декабре 2008 — марте 2009 г.

Fig. 11. Dynamics of winter molting for males (n = 6017) and pre-spawning molting beginning for females (n = 1831) of northern shrimp in the Tatar Strait from December 2008 to March 2009

Для остальных групповых линек наблюдались следующие наибольшие средне-декадные значения: преднерестовая линька — 65,5 % в первой декаде мая 2009 г. и 55,0 % в первой декаде мая 2015 г.; линька самок после выклева личинок — 57,8 % в третьей декаде мая 2006 г., 56,3 % во второй декаде мая 2010 г. и 67,6 % в первой декаде мая 2015 г.; летне-осенняя линька самцов — 57,4 % в третьей декаде августа 2016 г.; осенняя линька самок — 56,3 % в третьей декаде ноября 2007 г. и 69,7 % в первой декаде ноября 2008 г. Исходя из этого можно принять, что средняя декадная доля особей с мягкими покровами на пике любой групповой линьки составляет около 60–65 %. В отдельных же уловах эта доля может быть значительно больше — до 89 % у самцов в феврале 2009 г.

На диаграмме зимней линьки самцов 2008/09 г. (рис. 11) также можно видеть, что доля особей подготовительной предлиночной стадии (0) была значительно ниже, чем недавно перелинявших (2), — соответственно 8,6 и 14,5 % общего числа вы-

борки. Отсюда следует, что размягчение старого панциря северной креветки перед линькой длится как минимум не дольше, чем процесс отвердевания нового панциря после линьки, который предположительно составляет у особи около 2–3 нед [Михайлов и др., 2003].

Таким образом, у северной креветки выявлено пять ежегодно повторяющихся групповых массовых линек. Сглаженные кривые всех этих линек имели в целом сходные черты. Полная продолжительность каждой из них составляла около трех месяцев, массовой линьки — около полутора, при подекадном анализе на пиках отмечалось 55–71 % мягких особей в группе.

Наглядное представление о сезонной динамике основных биологических процессов в популяции северной креветки северо-западной части Японского моря дает приведенная ниже обобщенная схема (рис. 12).

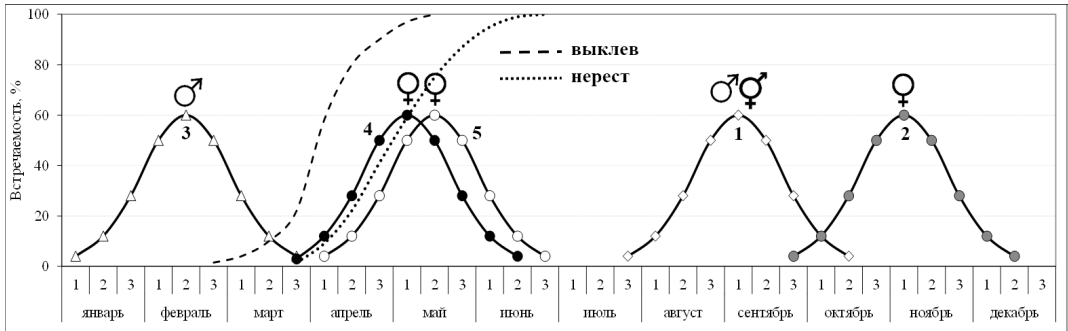


Рис. 12. Схема репродуктивно-линочного цикла в популяции северной креветки северо-западной части Японского моря: 1 — летне-осенняя линька самцов, сопровождающаяся превращением части крупных самцов в интерсексов; 2 — осенняя линька самок с развивающимися гонадами; 3 — зимняя линька самцов; 4 — преднерестовая линька (конец первого года репродуктивного цикла и начало второго); 5 — линька самок, выпустивших личинок (конец второго года развития и начало первого (либо элиминация)). Линьки пронумерованы от начала биологического года

Fig. 12. Scheme of reproduction-molting cycle for northern shrimp in the northwestern Japan Sea: 1 — summer-autumn molting of males accompanied by transformation of some large-sized males into intersexes; 2 — autumn molting of females with developing gonads; 3 — winter molting of males; 4 — pre-spawning molting (end of the first year of reproductive cycle and beginning of the second year); 5 — molting of females after larvae releasing (end of the second year of reproductive cycle and beginning of the first year, or elimination). Molts are numbered from the beginning of the biological year

У северной креветки из различных районов обитания присутствует значительная вариабельность сроков размножения в зависимости от температурных условий [Беренбойм, 1992; Sadakata, 2000]. Репродуктивно-линочный цикл как у *P. borealis* в Северной Атлантике, так и у *P. eoos* в Северной Пацифике может быть двух- или однолетний. В общем виде первый наблюдается при температурах примерно от -1 до $+3$ °C, при этом выклев личинок и нерест происходят весной, длительность эмбриогенеза составляет 8–12 мес. Второй — осуществляется при температурах свыше 3 °C, выклев личинок совершается весной, нерест — осенью, период яйценошения сокращается до 4,5–6,5 мес. [Иванов, 1969; Sadakata, 2000].

В Японском море вынашивание яиц у северной креветки длится 9–12 мес. [Ito, 1976; Сапрыкина, 1996; Sadakata, 2000; Букин, 2003], в тихоокеанских водах Хоккайдо — 8–9 мес. [Kurata, 1981].

В северо-западной части Японского моря северная креветка встречалась при температурах воды у дна от -1 до $+3$ °C [Букин, 2003], чему вполне соответствует продолжительный (11 мес.) эмбриогенез и двухлетний цикл размножения. По-видимому, такая же, как на рис. 12, последовательность биологических событий наблюдается у *P. eoos* в северной части Охотского моря [Бандурин, Карпинский, 2015а, б] и у западного побережья Камчатки [Михайлова, 2015, 2017], но со сдвигом на 1–2 мес. позднее.

Личинный цикл исследованной популяции северной креветки (рис. 12), учитывая значительный объем проанализированного материала, представлен полно и точно, с указанием декадных среднемноголетних максимумов всех групповых массовых линек. Зимняя линька самцов с высоким пиком в феврале заканчивалась к началу нерестовой линьки самок (см. рис. 11, 12), так что подросшие, окрепшие самцы могли успешнее участвовать в конкурентной борьбе за самку в период спаривания [Иванов, 1972]. Вторая массовая линька самцов — летне-осенняя — сопровождалась превращением части крупных самцов в интерсексов.

Продолжительность переходной стадии у северной креветки Японского моря оценена приблизительно в 8 мес. — от пика летне-осенней линьки меняющих пол самцов до пика преднерестовой линьки интерсексов и их первого нереста уже в качестве самок (рис. 12). В период между этими двумя линьками интерсексы с мягким панцирем практически не встречались (см. рис. 6, В), из чего следует, что линьки, не сопровождающейся сменой пола («самостоятельной»), у интерсексов нет.

Самки в течение двухлетнего репродуктивного цикла линяли три раза с интервалом в полгода — после выклева личинок, осенью и перед нерестом — так что пики всех трех линек укладывались в 12-месячный период — со второй декады мая одного календарного года по первую декаду мая следующего года (рис. 12). После нереста следующие 12 мес. самки не линяли, вынашивая яйца. Таким образом, после смены пола самка, пока способна размножаться, линяет с периодичностью три раза в год через год (биологический). Ежегодное же и почти одновременное протекание нереста и выклева личинок осуществляется благодаря наличию в популяции двух примерно равночисленных, но разновозрастных (условно четных и нечетных лет) самок первого и второго годов развития. Вышеуказанное чередование линек у самок приводит к тому, что младшие по возрасту, но способные линять особи группы I в определенное время года (например, после осенней ростовой линьки) догоняют в размерах старших на один год, но не линяющих самок группы II, смешиваясь с ними на размерной шкале. Это обстоятельство необходимо учитывать при анализе размерно-возрастного состава популяции.

Заключение

В северо-западной части Японского моря весенний нерест и выклев личинок у северной креветки происходят благодаря наличию в популяции одновременно двух примерно равночисленных групп самок первого и второго годов развития. Возможность линьки у самок тесно связана с их репродуктивным циклом и главным образом с продолжительностью вынашивания яиц (около 11 мес.), когда линька невозможна. Всего было выявлено пять ежегодно повторяющихся групповых массовых линек, когда готовящиеся к линьке, линяющие и перелинявшие особи с мягким панцирем составляют до половины и более всех особей в группах самцы, самки первого и второго года развития. Весной в период размножения обе группы самок практически одновременно линяют, после чего в июле у одной группы самок начинается второй год развития, а у другой — новый репродуктивный цикл. У самцов линька происходит два раза в год — зимняя с пиком в середине февраля и летне-осенняя с пиком в первой половине сентября.

Действующие правила рыболовства запрещают специализированный промысел северной креветки в зоне Японское море с 1 апреля по 30 июня. Данное ограничение не требует значительных корректировок, поскольку почти полностью охватывает период размножения и линьки всех самок и интерсексов в популяции (рис. 12). В случае значительного снижения численности последней как дополнительную охранную меру можно рассматривать определенные ограничения по глубине тралений с целью уменьшения прилова непромысловых особей.

Приведенная схема (рис. 12) дает возможность довольно точно оценить биологическое состояние любой группы северной креветки в любое время, что значительно облегчает интерпретацию данных полевых сборов. Предварительное разделение ана-

лизируемых выборок на разновозрастных самок первого и второго годов развития, интерсексов и самцов, а также анализ личиночного состояния креветок в период сбора материала (рис. 12), и в частности выделение предличинной стадии у особей линияющих групп, позволит более точно оценивать размерно-возрастную структуру популяции.

Благодарности

Помимо собственных данных, авторы использовали в работе сборы своих коллег В.С. Лукьянова, В.П. Овсянникова, О.Б. Ткачевой, А.В Харитоновой, В.С. Шемякина, С.Д. Букина и О.Ю. Борилко и выражают им свою признательность. Авторы искренне благодарят Н.И. Селина за ценные замечания при подготовке рукописи, а также экипажи и капитанов промысловых судов (особенно СТМ «Лавинный», «Вулканный» и «Аскур», на которых была получена большая часть материала) и руководителей предприятий-судовладельцев ООО «Оплот Мира», «ДВ креветка», «Компания БИНОМ» — за всестороннюю помощь при сборе данных в море.

Финансирование работы

Исследование проведено на бюджетные средства.

Соблюдение этических стандартов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

Информация о вкладе авторов

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

Список литературы

- Андронов П.Ю.** Многолетняя динамика пространственного распределения и межгодовая изменчивость уловов северной креветки в Беринговом море и зал. Аляска // Тр. ВНИРО. — 2016. — Т. 163. — С. 3–24.
- Баканев С.В.** Промысловые беспозвоночные Баренцева моря: состояние ресурсов и промысел // Вопр. рыб-ва. — 2016. — Т. 17, № 4. — С. 406–420.
- Бандурин К.В., Карпинский М.Г.** Изменения биологического состояния северной креветки в Притауйском районе Охотского моря // Тр. ВНИРО. — 2007. — Т. 147. — С. 173–180.
- Бандурин К.В., Карпинский М.Г.** Изменения состояния северной креветки в северной части Охотского моря в ходе репродуктивного и личиночного циклов // Тр. ВНИРО. — 2015а. — Т. 154. — С. 16–30.
- Бандурин К.В., Карпинский М.Г.** Креветки северной части Охотского моря : моногр. — М. : ВНИРО, 2015б. — 214 с.
- Беренбойм Б.И.** Северная креветка (*Pandalus borealis*) Баренцева моря (биология и промысел) : препр. — Мурманск : ПИПРО, 1992. — 135 с.
- Букин С.Д.** Северная креветка *Pandalus borealis eous* сахалинских вод : моногр. — М. : Нац. рыб. ресурсы, 2003. — 135 с.
- Иванов Б.Г.** Биология северного шримса (*Pandalus borealis* Kr.) в Беринговом море и заливе Аляска // Тр. ВНИРО. — 1969. — Т. 65. — С. 392–416.
- Иванов Б.Г.** Географическое распространение северного шримса *Pandalus borealis* Kr. (Crustacea, Decapoda) // Тр. ВНИРО. — 1972. — Т. 77. — С. 93–109.
- 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.
- Иванов Б.Г.** Состояние запасов креветок (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) в Беринговом море // Тр. ВНИРО. — 1974. — Т. 99. — С. 18–28.
- 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.

Корнейчук И.А. К оценке параметров роста северной креветки (*Pandalus borealis*) в северо-западной части Японского моря // 7-я Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова) : тез. докл. — М. : ВНИРО, 2006. — С. 159–161.

Лысенко В.Н. Биология северной креветки *Pandalus borealis* у побережья юго-западной Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2000. — Вып. 5. — С. 113–120.

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

Михайлова О.Г. Биология северной креветки *Pandalus eous* Makarov, 1935, обитающей у берегов Западной Камчатки : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2017. — 24 с.

Михайлова О.Г. Новые данные о линьке северной креветки *Pandalus borealis* у западного побережья Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2015. — Вып. 36. — С. 42–47. DOI: 10.15853/2072-8212.2015.36.42-47.

Михайлова О.Г. Промысел северной креветки *Pandalus borealis* у Западной Камчатки в 2004–2015 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2016. — Вып. 40. — С. 42–49. DOI: 10.15853/2072-8212.2016.40.42-49.

Овчинников В.В., Прикоки О.В., Клинушкин С.В. и др. Водные биологические ресурсы северо-западной части Охотского моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2017. — Вып. 44. — С. 5–15. DOI: 10.15853/2072-8212.2017.44.5-15.

Паленичко З.Г. Распределение и биология креветки в Баренцевом море // Зоол. журн. — 1941. — Т. 20, № 3. — С. 392–416.

Сапрыкина М.И. Данные по биологии размножения северной креветки у побережья Приморья и в Татарском проливе // Биологические ресурсы Тихого океана и дальневосточных морей, их рациональное использование и переработка. Биологическая характеристика, закономерности распределения и рекомендации к промыслу промысловых видов крабов, креветок, трубачей и морских ежей в 1996 г. (промежуточный) : отчет о НИР / ТИНРО-центр. № 22358. — Владивосток, 1996. — С. 284–310.

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.

Соколов В.И. Изменчивость северной креветки *Pandalus borealis* (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) // Зоол. журн. — 1997. — Т. 76, № 3. — С. 281–286.

Юрьев Д.Н. Миграции северной креветки Татарского пролива, связанные с размножением // Исследования Мирового океана : мат.-лы Междунар. науч. конф. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2008. — С. 78–83.

Юрьев Д.Н., Овсянников В.П. Суточные изменения уловов и выбросов северной креветки на траловом промысле в Татарском проливе // Мат.-лы исследований ХфТИНРО. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — Вып. 1. — С. 93–105.

Ito H. On the distribution and life history of a deep-sea shrimp, *Pandalus borealis* Kroyer, in the Japan Sea // Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab. — 1976. — Vol. 27. — P. 75–89.

Kurata H. Pandalid shrimp fisheries of Japan // Proc. Intern. Pandalid Shrimp Symp. — Alaska, 1981. — P. 89–159.

Rasmussen B. On the geographical variation in growth and sexual development of the deep-sea prawn (*Pandalus borealis* Kr.) : Report on Norw. Fish. Mar. Invest. — 1953. — Vol. 10, № 3. — 160 p.

Sadakata T. On the breeding of northern shrimp *Pandalus eous* in the waters off Noto Peninsula, the Sea of Japan // Nippon Suisan Gakkaishi. — 2000. — Vol. 66, № 1. — P. 18–24. DOI: 10.2331/suisan.66.18.

Sadakata T. On the Growth of Northern Shrimp *Pandalus eous* in the Waters off Noto Peninsula, the Sea of Japan // Nippon Suisan Gakkaishi. — 1999. — Vol. 65, № 6. — P. 1010–1022.

Squires H.J. Recognition of *Pandalus eous* Makarov, 1935, as a pacific species not a variety of the atlantic *Pandalus borealis* Krøyer, 1838 (Decapoda, Caridea) // Crustaceana. — 1992. — Vol. 63, № 3. — P. 257–262. <https://doi.org/10.1163/156854092X00406>

References

Andronov, P.Yu., Long-term dynamics of spatial distribution and interannual variability of catches of Northern shrimp in the Bering Sea and Gulf of Alaska, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 163, pp. 3–24.

- Bakanev, S.V.**, Fishing invertebrates of the Barents Sea: state of resources and fishing, *Vopr. Rybolov.*, 2016, vol. 17, no. 4, pp. 406–420.
- Bandurin, K.V.**, The northern prawn biological conditions changes in Pritauiskiy area of the Sea of Okhotsk, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 147, pp. 173–180.
- Bandurin, K.V. and Karpinsky, M.G.**, Changes of the Northern Shrimp's States in the Northern Part Sea of Okhotsk during Reproductive Cycle and Molting, Cycle, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015a, vol. 154, pp. 16–30.
- Bandurin, K.V. and Karpinsky, M.G.**, *Krevetki severnoy chasti Okhotskogo morya* (Shrimps of the northern part of the Sea of Okhotsk), Moscow: VNIRO, 2015b.
- Berenboim, B.I.**, *Severnaya krevetka (Pandalus borealis) Barentseva morya (biologiya i promysel)* (Northern shrimp (*Pandalusborealis*) of the Barents Sea (biology and fishing)), Murmansk: PINRO, 1992.
- Bukin, S.D.**, *Severnaya krevetka Pandalus borealis eous sakhalinskikh vod* (Northern shrimp *Pandalus borealis eous* Sakhalin waters), Moscow: Natsionalnye Rybnye Resursy, 2003.
- Ivanov, B.G.**, Biology of northern shrimp (*Pandalus borealis* Kr.) in the Bering Sea and Alaska Bay, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1969, vol. 65, pp. 392–416.
- Ivanov, B.G.**, The geographical distribution of northern shrimp *Pandalus borealis* Kr. (Crustacea, Decapoda), *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1972, vol. 77, pp. 93–109.
- 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.
- Ivanov, B.G.**, The status of shrimp stocks (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) in the Bering Sea, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1974, vol. 99, pp. 18–28.
- 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 zapasov 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.
- Korneichuk, I.A.**, On the estimation of growth parameters of the northern shrimp (*Pandalus borealis*) in the northwestern part of the Sea of Japan, in *Tezisy dokl. 7 Vseross. konf. promysl. bespozvon. (pamyati B.G. Ivanova)* (Proc. 7th All-Russ. Conf. Commer. Invertebr. (Commem. B.G. Ivanov)), Moscow: VNIRO, 2006, pp. 159–161.
- Lysenko, V.N.**, Biology of the northern shrimp *Pandalus borealis* off the coast of southwestern Kamchatka, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2000, vol. 5, pp. 113–120.
- Mikhailov, V.I., Bandurin, K.V., Gornichnykh, A.V., and Karasev, A.N.**, Commercial invertebrates of shelf and continental slope of the northern part of the Okhotsk sea, Magadan: Magadan. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr., 2003.
- Mikhailova, O.G.**, Biology of the northern shrimp *Pandalus eous* Makarov, 1935, which lives off the coast of Western Kamchatka, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky, 2017.
- Mikhaylova, O.G.**, Recent data about moulting of north shrimp *Pandalus borealis* on the western coast of Kamchatka, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2015, vol. 36, pp. 42–47. doi 10.15853/2072-8212.2015.36.42-47
- Mikhaylova, O.G.**, Fishing of northern shrimp *Pandalus borealis* on West Kamchatka in 2004–2015, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2016, vol. 40, pp. 42–49. doi 10.15853/2072-8212.2016.40.42-49
- Ovchinnikov, V.V., Prikoki, O.V., Klinushkin, S.V., Rakitina, M.V., and Volobuev, V.V.**, Aquatic biological resources of the northwest part of the Sea of Okhotsk, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2017, vol. 44, pp. 5–15. doi 10.15853/2072-8212.2017.44.5-15
- Palenichko, Z.G.**, Shrimp distribution and biology in the Barents Sea, *Zool. Zh.*, 1941, vol. 20, no. 3, pp. 392–416.
- Saprykina, M.I.**, Breeding biology for northern shrimp off the coast of Primorye and in the Tatar Strait, *Otchet Nauchn. Issled. Rab. "Biologicheskkiye resursy Tikhogo okeana i dal'nevostochnykh morey, ikh ratsional'noye ispol'zovaniye i pererabotka. Biologicheskaya kharakteristika, zakonovernosti raspredeleniya i rekomendatsii k promyslu promyslovykh vidov krabov, krevetok, trubachey i morskikh yezhey v 1996 g."* (Rep. Res. Work "Biological resources of the Pacific Ocean and Far Eastern Seas, their rational use and processing. Biological characteristics, distribution patterns and

recommendations for fishing for commercial species of crab, shrimp, trumpeter and sea urchin in 1996”), Available from TINRO, 1996, Vladivostok: TINRO-Tsentr, no. 22358, pp. 284–310.

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.

Sokolov, V.I., Variability of deep sea prawn *Pandalus borealis* (Crustacea, Decapoda, Pandalidae), *Zool. Zh.*, 1997, vol. 76, no 3, pp. 281–286.

Yuryev, D.N., Migration of the northern shrimp of the Tatar Strait associated with reproduction, in *Mater. Mezhdunar. konf. “Issledovaniya Mirovogo okeana”* (Proc. Int. Conf. “World Ocean Studies”), Vladivostok: Dal’rybvuz, 2008, pp. 78–83.

Yuryev, D.N. and Ovsyannikov, V.P., Daily changes in catches and emissions of northern shrimp in the trawl fishery in the Tatar Strait, *Mat-ly issledovaniy KhfTINRO* (Materials of research KhfTINRO), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2010, no. 1, pp. 93–105.

Ito, H., On the distribution and life history of a deep-sea shrimp, *Pandalus borealis* Kroyer, in the Japan Sea, *Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab.*, 1976, vol. 27, pp. 75–89.

Kurata, H., Pandalid shrimp fisheries of Japan, *Proc. Intern. Pandalid Shrimp Symp.*, Alaska, 1981, pp. 89–159.

Rasmussen, B., On the geographical variation in growth and sexual development of the deep-sea prawn (*Pandalus borealis* Kr.), *Report on Norw. Fish. Mar. Invest.*, 1953, vol. 10, no. 3.

Sadakata, T., On the breeding of northern shrimp *Pandalus eous* in the waters off Noto Peninsula, the Sea of Japan, *Nippon Suisan Gakkaishi*, 2000, vol. 66, no. 1, pp. 18–24. doi 10.2331/suisan.66.18

Sadakata, T., On the Growth of Northern Shrimp *Pandalus eous* in the Waters off Noto Peninsula, the Sea of Japan, *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1999, vol. 65, no. 6, pp. 1010–1022.

Squires, H.J., Recognition of *Pandalus eous* Makarov, 1935, as a pacific species not a variety of the atlantic *Pandalus borealis* Krøyer, 1838 (Decapoda, Caridea), *Crustaceana*, 1992, vol. 63, no. 3, pp. 257–262. <https://doi.org/10.1163/156854092X00406>

Поступила в редакцию 22.07.2019 г.

После доработки 16.09.2019 г.

Принята к публикации 29.10.2019 г.