

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Камчатский государственный технический университет»

*На правах рукописи
Седова*

СЕДОВА НИНА АНАТОЛЬЕВНА

ЛИЧИНКИ КАРИДНЫХ КРЕВЕТОК (DECAPODA, CARIDEA)
КАМЧАТСКИХ И ЧУКОТСКИХ МОРСКИХ АКВАТОРИЙ: ВИДОВОЙ
СОСТАВ, ЭКОЛОГИЯ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

03.02.08 экология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук

Петропавловск-Камчатский, 2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
Глава 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР	12
1.1. Состояние изученности фауны каридных креветок, биологии и распространения взрослых форм	12
1.2. Современные проблемы систематики каридных креветок	15
1.3. История описания личинок	17
1.4. Методические проблемы изучения креветочного меропланктона.....	20
1.5. Особенности экологии и распределения личинок креветок	22
ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ	27
Глава 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА	45
Глава 4. МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА КАРИДНЫХ КРЕВЕТОК РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ.....	54
4.1. Особенности морфологии личинок каридных креветок	54
4.2. Морфология личинок отдельных видов по стадиям развития	58
4.2.1 Семейство <i>Pandalidae</i>	58
4.2.2. Семейство <i>Crangonidae</i>	77
4.3. Изменчивость личинок каридных креветок	97
4.4. Таксономические ключи для определения видов личинок креветок из прикамчатских и чукотских морских вод.....	121
4.4.1. Ключ для определения стадии развития личинок креветок	121
4.4.2. Ключ для определения семейства личинок из прикамчатских и сопредельных вод	122
4.4.3. Ключ для определения личинок семейства <i>Pandalidae</i> из прикамчатских вод .	124
4.4.4. Ключ для определения личинок креветок рода <i>Argis</i> из прикамчатских вод ...	125
4.4.5. Ключ для определения личинок креветок сем. <i>Crangonidae</i> , проходящих нормальное развитие в планктоне	126
Глава 5. ВИДОВОЙ СОСТАВ КРЕВЕТОЧНОГО МЕРОПЛАНКТОНА, ЕГО ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В РАЗНЫХ РАЙОНАХ ПАЦИФИКИ	128
5.1. Креветочный меропланктон восточной части Охотского моря.....	128
5.1.1 Весеннее распределение личинок креветок в восточной части Охотского моря	130

<i>5.1.2. Распределение личинок в первой половине лета</i>	131
<i>5.1.3. Распределение личинок по акватории во второй половине лета</i>	134
<i>5.1.4. Осеннее распределение личинок креветок</i>	136
<i>5.1.5. Закономерности распределения отдельных видов</i>	138
5.2. Креветочный меропланктон юго-восточной Камчатки	163
<i>5.2.1. Численность и распределение личинок креветок по акватории юго-восточного района, Авачинского и Кроноцкого заливов</i>	164
<i>5.2.2. Закономерности распределения личинок отдельных видов креветок по акватории Восточной Камчатки</i>	168
5.3. Креветочный меропланктон северо-западной части Берингова моря	177
<i>5.3.1. Распределение личинок в июле-августе.</i>	178
<i>5.3.2. Распределение личинок креветок в западной части Берингова моря осенью...</i>	185
5.4. Креветочный меропланктон Чукотского моря	186
Глава 6. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЛИЧИНКАМИ КАРИДНЫХ КРЕВЕТОК ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫХ РЕСУРСОВ РАЗНЫХ РАЙОНОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ПАЦИФИКИ	188
6.1. Период встречаемости и длительность развития личинок креветок в восточной части Охотского моря	189
6.2. Период встречаемости и длительность развития личинок креветок у юго-восточного побережья Камчатки	201
6.3. Период встречаемости и длительность развития личинок креветок в северо-западной части Берингова моря	209
6.4. Сроки и длительность развития личинок отдельных видов каридных креветок в прикамчатских водах (общие закономерности)	211
Глава 7. ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА РАЗВИТИЕ КАРИДНЫХ КРЕВЕТОК	219
7.1. Влияние наиболее важных абиотических факторов на развитие креветок	219
<i>7.1.1. Влияние температуры</i>	219
<i>7.1.2. Влияние солености</i>	234
<i>7.1.3. Влияние течений</i>	236
7.2. Влияние биотических факторов на развитие личинок креветок	245
<i>7.2.1. Личинки креветок в зоопланктонном сообществе</i>	245
<i>7.2.2. Место креветок в пищевых цепях дальневосточных морей</i>	252

Глава 8. СТРАТЕГИЯ ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ КАРИДНЫХ КРЕВЕТОК В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ	261
8.1. Общие закономерности личиночного развития каридных креветок	261
8.2. Экологическая классификация каридных креветок из прикамчатских вод по типу личиночного развития	266
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	279
ВЫВОДЫ	285
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	287
ПРИЛОЖЕНИЕ Список видов креветок из камчатских и чукотских вод.....	330

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Основопологающей задачей при изучении сообществ и экосистем является описание и анализ их структуры (Одум, 1986а,б). Знание структуры сообществ и количественные оценки взаимосвязей их компонентов должны служить основанием для направленных действий с целью управления биологическими ресурсами. Дальнейший прогресс в изучении динамики численности промысловых объектов, а тем более в управлении биоресурсами, невозможен без получения конкретных знаний структуры сообществ и основных биотических связей, определяющих функционирование экосистем (Шунтов, 2004; Шунтов и др., 1990).

У берегов Камчатки и Чукотки обитает 58 видов каридных креветок (инфраотряд Caridea). Промысловыми являются *Pandalus eous* Makarov, 1935, *P. goniurus* Stimpson, 1860, *P. hypsinotus* Brandt, 1851, *Argis lar* (Owen, 1839), *Sclerocrangon boreas* (Phipps, 1774), *S. salebrosa* (Owen, 1839), *Lebbeus armatus* (Owen, 1839) (Марин, 2013; Слизкин, 2006). Расширяющийся современный креветочный промысел диктует необходимость разведки и введения в ресурсную базу рыболовства новых запасов креветок из малоизученных районов (Калашников, 1984; Кобликов и др., 2002).

При исследованиях в области систематики и филогении десятиногих раков нужно учитывать личинок соответствующих форм. Известно, что если личинки двух видов отличаются одна от другой сильнее, чем соответствующие взрослые формы, то это может свидетельствовать об отдаленности их родства. И наоборот, когда в серии личинок одни и те же признаки повторяются у разных видов одной систематической группировки, можно с уверенностью говорить об общности их происхождения (Макаров, 1966).

Каридные креветки являются животными, образующими гемипопуляции в планктоне. Наименьшая экологическая валентность у этих гидробионтов отмечена на ранних стадиях развития, и лимитирующая роль факторов среды в это время проявляется в наибольшей степени (Константинов, 1986). Известно, что пелагический период жизни вида влияет на промысловый запас креветок (Pedersen *et al.*, 2002). Всестороннее исследование ранних стадий развития необходимо для определения устойчивости экосистемы в условиях изменений климата, особенно в высоких широтах. В планктонных пробах, взятых в водах северо-западной части Тихого океана, регулярно присутствуют личинки креветок, относящихся к трем семействам: Crangonidae, Pandalidae и Thoridae.

Высокая численность, плотность и биомасса делают мелких креветок хорошо известным доминантным компонентом эпибентосного сообщества. Они образуют иногда до 60–80% биомассы в мелководных прибрежных водах, особенно в песчаных районах без растительности

(Campos and van der Veer, 2008; Evans and Tallmark, 1985; Hostens and Hamerlynck, 1994; Hostens, 2000; Lapinska and Szaniawska, 2006; Neves *et al.*, 2007). Практически все стадии развития креветок входят в состав рациона многих пелагических и донных рыб. Кроме того, сами ракообразные оказывают значительное воздействие на популяции промысловых рыб, выедая икру и личинок, а также молодь оседающих камбал (Edwards and Steele, 1968; van der Veer, Bergman, 1987; Gibson *et al.*, 1995; Modin and Pihl, 1996; Wennhage and Gibson, 1998). Следовательно, креветки могут выступать в качестве структурирующей силы бентосных мелководных сообществ (Evans, 1984; Mattila *et al.*, 1990; Reise, 1985).

Исследования креветочного меропланктона во многом сдерживались слабой изученностью морфологических особенностей представителей отдельных видов на разных стадиях их личиночного развития, а также отсутствием определительных ключей. Неизученными оставались также вопросы географического, батиметрического распределения личинок каридных креветок, их видовых взаимоотношений, влияния факторов среды на формирование структуры креветочного меропланктона и ее изменений во времени и пространстве. Всестороннее изучение личиночного развития креветок необходимо для решения вопросов охраны и управления ресурсами этих и других ценных в хозяйственном отношении гидробионтов. Все сказанное выше определяет актуальность рассматриваемой в диссертации темы исследования.

Степень разработанности выбранной темы. Данных о распределении личинок креветок в морях российского Дальнего Востока, и особенно в водах, прилегающих к Восточной Камчатке и Чукотке, очень мало. Имеются лишь отрывочные сведения о встречаемости личинок десятиногих раков в прикамчатских и чукотских водах Берингова моря и северо-западной части Тихого океана (Куликова и др., 1996, 2000; Коваль, 2010). Личинки многих видов креветок, особенно из семейства Thoridae, не описаны. Развитие личинок с укороченным развитием изучено хуже всего.

Определителей по личинкам каридных креветок на русском языке для дальневосточных морей не было. Имеются лишь описания отдельных стадий развития некоторых видов, обитающих в северо-западной части Тихого океана, в работах американских и канадских авторов (Haynes, 1978, 1981, 1985; Squires, 1965, 1993), а также в работах Р.Р. Макарова (1966, 1968) и Б.Г. Иванова (1965, 1968, 1971).

Сроки и длительность личиночного развития для большинства видов креветок неизвестны. Имеются лишь работы, в которых показано влияние абиотических факторов среды на развитие личинок (Allen, 1959; Bookhouet, 1964; Butler, 1971; Costlow, 1970, 1971; Costlow *et al.*, 1971; Johns, 1981; Knowlton, 1965; Poulsen, 1946; Rothlisberg, 1979; Sanifer 1973; Templeman, 1936; Wienberg, 1982). Описано влияние доступности пищи на выживаемость личинок (Bigford,

1978; Brick, 1974). Пищевые предпочтения личинок атлантической северной креветки *P. borealis* были изучены М. Лебюр и другими авторами (Lebour, 1922; Stickney, Perkins, 1981). А.П. Стикни и Х. С. Перкис (Stickney, Perkins, 1980) изучали пищевые особенности личинок и горизонтальные миграции *P. eous*. Другими авторами была установлена зависимость распределения численности личинок над различными глубинами (Criales and Mc Gowan, 1994; Rothlisberg and Pearsy, 1977). Г. Торсон выявил основные закономерности развития видов с пелагической жизненной стадией (Thorson, 1950).

До недавнего времени специальные исследования личинок креветок восточной Камчатки и вблизи Чукотки не проводили. В Чукотском море в последние годы происходит резкое сокращение морского льда как следствие глобального потепления, но биологические ресурсы и трофические связи в этом районе плохо изучены. Значению личинок и взрослых креветок в биоценозах уделяют недостаточно внимания.

Цель и задачи исследования. Цель исследования – выявить закономерности личиночного развития каридных креветок в морских водах Камчатки и Чукотки.

Задачи:

1. Определить видовой состав и стадии развития креветочного меропланктона в прибрежных водах Восточной и Западной Камчатки, северо-западной части Берингова моря и в российских водах Чукотского моря;
2. Описать личиночные стадии наиболее массовых видов каридных креветок, изучить их морфометрические особенности, морфологическую изменчивость, выделить устойчивые видовые таксономические признаки и разработать ключи для определения семейственной, родовой и видовой принадлежности креветок на разных стадиях их личиночного развития;
3. Охарактеризовать межгодовую и сезонную изменчивость качественного и количественного состава креветочного меропланктона и выявить закономерности пространственного распределения личинок креветок в морском планктоне;
4. Установить сроки развития и длительность развития личинок креветок в отдельных районах;
5. Определить влияние наиболее значимых абиотических и биотических факторов на развитие личинок креветок;
6. Выявить особенности стратегии развития каридных креветок в раннем онтогенезе.

Научная новизна. Впервые сделаны подробные описания личиночных стадий 12 массовых видов креветок *Argis crassa*, *A. dentata*, *A. lar*, *A. ovifer*, *A. ochotensis*, *Crangon dalli*, *C. septemspinosa*, *Mesocrangon intermedia*, *Neocrangon communis*, *Pandalus eous*, *P. goniurus*, *P. tridens* из прикамчатских и чукотских вод. У личинок перечисленных видов изучена

экологическая, возрастная и индивидуальная изменчивость. Определены наиболее надежные признаки для идентификации личинок семейств Crangonidae и Pandalidae. На этой основе впервые составлены ключи для определения стадии развития личинок, семейства, рода и вида семейств Crangonidae и Pandalidae. Для изученных видов уточнено количество стадий развития личинок в районе исследования. Показано наличие факультативных стадий у рода *Argis*. Доказано, что в восточной части Охотского моря обитает 5 видов рода *Argis*, а не 4, как считалось ранее. Уточнены филогенетические связи внутри семейства Crangonidae на основании морфологического сходства личинок соответствующих стадий. Впервые изучено распределение личинок в районе юго-восточной Камчатки, Олюторо-Наваринского района, Анадырского залива, Чукотского моря, сроки раннего и массового выхода личинок отдельных видов и глубины, на которых он происходит. Установлены закономерности распределения личинок по акватории в разные сезоны и зависимость пространственного распределения от температуры. Показана зависимость сроков вылупления и длительности развития личинок от теплового баланса года. Предложена экологическая классификация каридных креветок по типу личиночного развития. Выделено 7 экологических гильдий каридных креветок в прикамчатских водах.

Теоретическая и практическая значимость работы. Разработанные автором ключи для определения таксономической принадлежности личинок креветок могут быть использованы специалистами для изучения креветочного меропланктона. Детальные сведения по морфологии личинок могут быть использованы для решения таксономических проблем ракообразных. Сведения по биологии развития промысловых и потенциально промысловых креветок необходимы для организации их рационального промысла. Информация о сроках встречаемости личинок в планктоне и плотности скоплений позволяет оценить особенности воспроизводства промысловых и потенциально промысловых видов. Знание структуры личиночного планктона позволит уточнить распределение половозрелых и ювенильных особей креветок. Изучение воздействия окружающей среды на наиболее уязвимые стадии может дать представление о пределах устойчивости вида к специфическим для окружающей среды ограничениям, особенно на границах распространения, где дальнейшее расширение ареала и поток генов ограничены абиотическими и биотическими факторами. Информация об ограничениях окружающей среды, в свою очередь, может предоставить предварительный обзор возможных последствий продолжающихся экологических изменений, например потепления климата, для жизненного цикла видов и, следовательно, их экологической роли. Данные по морфологии, анатомии, систематике и экологии креветок на ранних стадиях онтогенеза могут дополнить учебные курсы морской экологии и гидробиологии, и использованы в учебном

процессе при подготовке аспирантов и студентов по соответствующим профилям специальностей.

Методология и методы диссертационного исследования. В основу методологии проведенных исследований положен системный подход, при котором сообщества креветочного меропланктона рассматривались как связанные между собой элементы, составляющие функциональное единство. В ходе исследования были использованы современные методы морфометрических, экологических, гидробиологических исследований. Сбор и обработку материала осуществляли по стандартным и общепризнанным методикам изучения планктона. Планктонные пробы собирали в морских научных экспедициях в рамках выполнения научных программ КамчатНИРО, ЧукотТИНРО и ТИНРО-центра. Обработку планктонных проб производили в лабораторных условиях.

Положения, выносимые на защиту.

1. Развитие личинок креветок происходит, преимущественно, над средним и внутренним шельфом. У берегов юго-восточной Камчатки не выражен характерный «личиночный пояс», как в районе западнокамчатского шельфа, что связано, в первую очередь, с очень узким и неоднородным шельфом у восточных берегов Камчатки, а также с направлением геострофического переноса прибрежных вод.

2. Сроки выхода личинок в планктон зависят от показателей температуры. Разница во времени вылупления личинок между аномально теплыми и аномально холодными годами может достигать 30–50 суток. Выпуск личинок в планктон у юго-восточных берегов Камчатки происходит раньше на 3–4 недели, чем у западных берегов. В Авачинском заливе самые ранние личинки в отдельные годы появляются уже в конце февраля, в восточной части Охотского моря – не ранее середины марта, в Беринговом море – только в конце апреля.

3. Каридные креветки используют различные способы выхода из конкуренции и разграничения экологических ниш, главными из которых являются размерная, морфологическая и пространственная дифференциация, а также прямое и укороченное развитие.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов исследования обеспечивает использование стандартных методов обработки проб и большого объема материала (2276 планктонных проб). Полученные в ходе исследования результаты оформлены в виде научных статей, получивших экспертную оценку специалистов при публикации в отечественных и зарубежных научных изданиях. Применение методов математического анализа (описательной статистики и кластерного анализа) позволило выявить взаимосвязи между изученными факторами, определить пространственную и временную вариабельность показателей.

Личный вклад автора. Автор принимала участие в организации работ по изучению планктонных сообществ. Все собранные планктонные пробы были обработаны при непосредственном участии автора. Автором определены вид и стадия развития всех личинок, выполнены оригинальные рисунки, составлены ключи для видового определения личинок креветок. Анализ и обобщение полученных результатов, формулировка выводов и основных защищаемых положений выполнены лично автором.

Апробация. Основные результаты исследования были представлены на третьем международном симпозиуме по зоопланктону в Испании (Gijon, 2003), на IX Всероссийской конференции по проблемам рыбопромыслового прогнозирования (Мурманск, 2004), на конференции «Чтения памяти академика К. В. Симакова» (Магадан, 2013), на международной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2002, 2013), на Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование» (Петропавловск-Камчатский, 2016, 2017).

Публикации. Всего по теме диссертации опубликовано 22 научные работы, из них 13 – статьи в рецензируемых научных журналах, входящих в перечень ВАК РФ, 1 монография. В международную базу данных Scopus входят 6 статей (версия на английском языке) (идентификатор автора в Scopus: 7003300397), 8 работ опубликовано в других научных изданиях и сборниках материалов конференций.

Структура и объем диссертационной работы. Диссертация изложена на 335 страницах, состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения, включает 145 рисунков и 31 таблицу. Список литературы включает 590 источников, из них 289 иностранных.

Благодарности. Автор выражает благодарность ведущему специалисту ВНИРО к.б.н. Б.Г. Иванову за поддержку и ценные советы. Считаю приятной обязанностью выразить благодарность сотрудникам лаборатории морских промысловых рыб КамчатНИРО, участвующих в организации морских экспедиций, любезно предоставивших мне материалы для исследований и оказывающих полезное содействие: А.В. Четвергову, д.б.н. П.А. Балыкину, к.б.н. А.И. Варкентину, к.б.н. Д.А. Терентьеву, Н.П. Сергеевой и другим сотрудникам этой лаборатории, принимавшим участие в разборе планктонных проб. Выражаю также благодарность сотрудникам лаборатории океанографии КамчатНИРО О.Б. Тепнину и В.В. Коломейцеву за содействие в получении океанографических данных и ценные консультации по гидрологии моря, а также заведующему отделом фоновых исследований КамчатНИРО к.б.н. М.В. Ковалю за содействие в работе. Отдельную признательность выражаю сотрудникам Чукотского отделения ТИНРО-центра к.б.н. А.В. Винникову, П.Ю. Андронову и Р.Л. Батанову

за любезное предоставление планктонных проб из Чукотского морского бассейна и содействие в работе, а старшему научному сотруднику лаборатории гидробиологии КФ ТИГ ДВО РАН, к.б.н. С.С. Григорьеву. Отдельную благодарность выражаю директору КФ ТИГ ДВО РАН А.М. Токранову за ценные замечания и поддержку. Выражаю также благодарность экипажам и научным группам научно-исследовательских судов, в тяжелых морских условиях собравшим богатый планктонный материал, что явилось физически самой трудоемкой частью представленной работы. Не могу не выразить благодарность моим иностранным коллегам, К. Бартилотти (Catia Bartilotti, Instituto Português do Mar e da Atmosfera, Lisbon, Portugal) и Дж. Гой (Dr. Joseph W. Goy, Department of Biology, Harding University, USA), а также редакторам и рецензентам журнала *Zoosystematica Rossica*, чьи замечания, советы и содействие позволили повысить уровень научной работы.

Глава 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

1.1. Состояние изученности фауны каридных креветок, биологии и распространения взрослых форм

Фауна креветок Охотского моря считается хорошо изученной (Бандурин, Карпинский, 2015а, б). Сборы, сделанные в 19 веке, были описаны В.К. Бражниковым (1907), З.И. Кобяковой (1936), В.В. Макаровым (1941). Большинство авторов пользуются давними сводками о распространении десятиногих ракообразных Российских морей, сделанными еще в прошлом веке. Сводка по фауне креветок Охотского моря, сделанная Л.Г. Виноградовым (1947), включает 91 вид и подвид. Новые и редкие десятиногие ракообразные Охотского моря были описаны Я.А. Бирнштейном и Л.Г. Виноградовым (1951). В более позднее время по сложившимся в СССР условиям исследователи в большинстве случаев не имели возможности публиковать сведения о положении станций (Иванов, 1992) и точном местонахождении отдельных видов. Часть этих материалов впоследствии была утеряна.

Биология креветок изучена значительно хуже. В северной части дальневосточных вод наиболее активно изучали восточную и северную части Охотского моря, а также глубоководную часть Берингова моря. Основное внимание уделяли камчатскому крабу и креветкам из семейства Pandalidae. Распределение и биологию других промысловых видов ракообразных этого района изучали в меньшей степени. Непромысловые виды десятиногих раков практически не изучены. По двум видам – *Argis ochotensis* Komai, 1997 и *A. ovifer* (Rathbun, 1902) – имеются лишь отрывочные сведения о глубинах обитания и температурных условиях (Слизкин, 2006). Лучше изучены *A. dentata* (Rathbun, 1902) и *A. lar* (Owen, 1839) (Соколов, 2001).

В 1996 г. в южной части западнокамчатского шельфа было собрано 32 вида десятиногих ракообразных (Sokolov, 2001). Впервые для Охотского моря были отмечены *Argis ochotensis* и *Spirontocaris brevidigitata* Kobjakova, 1935. Показано, что *Spirontocaris spinus intermedia* Makarov & Kobjakova, 1936 хорошо обособлен от *S. spinus* (Sowerby, 1805) и не является его синонимом. В.И. Соколовым было выяснено, что *Neocrangon communis* Rathbun, 1899 не является видом с протерандрическим гермафродитизмом, как предполагалось ранее. Этим же автором в другой работе (Соколов, 2001) были сделаны замечания о распространении и морфологической изменчивости пяти видов рода *Argis* в Охотском и Японском морях. Был описан новый подвид *Argis ochotensis kamtshatica* Sokolov 2001, расширены известные границы вертикального распространения *A. ochotensis*. В.И. Соколов (2000) приводит также замечания по биологии северной, гребенчатой и японской креветках в дальневосточных морях. Этот же

автор изучал особенности биологии полосатой креветки в западной части Берингова моря (Соколов, 2001).

Специалисты по креветкам-пандалидам собирались в Кодьяке (1979), Ste. Foy, Quebec (1981), Dartmouth, N.S. (Канада) (1981), в Рейкьявике (1989, 1993), в Копенгагене (1990), ежегодно проводятся встречи Рабочих групп НАФО и ИКЕС. С 1995 г. в рамках ИКЕС функционирует Рабочая группа по *Pandalus*. Доклады по креветкам-пандалидам, кроме того, были опубликованы в трудах конференций и конгрессов по ракообразным, в Proceedings of the World Scientific Conference on the Biology and Culture of Shrimps and Prawns, Mexico-City, Mexico, 12-21 June 1967 и др. Однако по широте тематики и географическому охвату Симпозиум в Халифаксе сопоставим, пожалуй, только с Симпозиумом по пандалидным креветкам (International Pandalid Shrimp Symposium, February 13—15, 1979, Kodiak, Alaska, U.S.A.). В работе Симпозиума приняли участие около 100 специалистов из 15 стран. Наиболее многочисленными были делегации Канады (36 специалистов) и США (13), из России было 8 человек. Симпозиум на Кодьяке (Аляска) проходил на фоне почти повсеместного спада численности главного промыслового вида *Pandalus borealis* Kröyer, 1838 (Иванов, 2001).

Западнокамчатский шельф является одним из наиболее изученных рыбопромысловых районов российского Дальнего востока. На основании данных учетных траловых съемок, проведенных в 2000–2001 гг., рассмотрена динамика численности промысловых запасов основных видов креветок и крабов (Шагинян и др., 2012). О.М. Михайлова (2014) изучала биологию и распределение северной креветки на западнокамчатском шельфе. На основании данных, полученных в зимне-весенний промысловый период, рассмотрено распределение и миграции северной креветки в Камчатско-Курильской подзоне. Оконтурированы промысловые скопления креветки в зимне-весенние месяцы. Показаны закономерности распределения уловов по глубинам в разные месяцы.

Опубликованы многочисленные сведения о распространении, росте и биологии *P. borealis* и *P. eous* Makarov, 1935, но многие авторы рассматривали их вместе как один вид (Aschan, Godo, 1997; Shumway *et al.*, 1985). В.Н. Лысенко (2000) приводит данные по размерному составу, особенностям линьки и размножения северной креветки у побережья Западной камчатки. О.С. Куцак с соавторами (2001) дополнили имеющиеся сведения по распределению этого вида новыми данными, полученными в 1999–2000 г.

Большая часть исследований углохвостой креветки *P. goniurus* Stimpson, 1860 выполнена в Беринговом море, где были обнаружены уникальные запасы (Андронов, 2004; Згуровский, Иванов, 1982; Иванов, Столяренко, 1992; Исупов, 1999). Описаны распределение и особенности биологии вида в Охотском море (Бандурин, 2007; Михайлов и др., 2003). Углохвостая креветка

Татарского пролива изучена хуже (Березова, Букин, 2009; Галимзянов, 1993; Табунков, 1982; Юрьев и др., 2016).

Биологию, распространение и величину запасов углохвостой креветки в Беринговом море подробно изучал К.А. Згуровский (1979, 1982, 1983, 1990; 1991; 1988, 1986, 1987). П.Ю. Андронов (2004) дает некоторые сведения по репродуктивной биологии углохвостой креветки в западной части Берингова моря. Б.Г. Иванов и Д.А. Столяренко (1992) проводили мониторинг запаса углохвостой креветки в Беринговом море. В.В. Исупов (1999) изучал особенности распределения и некоторые черты биологии креветок Анадырского залива.

Сотрудники ЧукотНИРО приводят сведения о десятиногих ракообразных в Олюторо-Наваринском районе Берингова моря в 2004 г. (Мясников, 2005). Показана изменчивость таксономического состава и встречаемости от глубины. Имеются сведения о распределении и биологии массовых видов креветок из северной части Охотского моря (Михайлов и др., 2003). В южной части Охотского моря также изучены пандалидные креветки (Табунков, 1982; Юрьев, 2011, 2016).

Описания пандалидных популяций разных географических мест даны А.А. Беркли (Berkeley, 1930) для Британской Колумбии. Пайк и Уильямсон (Pike and Williamson, 1964) сделали такие описания для Северного моря, Х. Курата (Kurata, 1964) – для тихого океана, Э. Хейнс – для вод Аляски (Haynes, 1978, 1979, 1980). В Британской Колумбии развитие и биологию пандалид изучал А.А. Беркли (Berkeley, 1931). Указаны сроки, в которые самец начинает превращаться в самку для каждого из пяти изученных видов. Темп роста для всех видов оказался сходным в течение всего первого лета, а затем начинает варьировать. Вертикальное распределение взрослых креветок и личинок *P. jordani* изучали в американских водах (Rothlisberg and Pearsy, 1977).

Считалось, что колебания численности *P. eous* в водах Аляски в основном зависят от физических факторов среды (Apollonio and Dunton, 1969). Было обнаружено, что динамика температуры морской воды является постоянным фактором, влияющим на численность (Dow, 1979). Б.Г. Иванов (1969) предположил, что большая летняя численность определяется более мягкими температурными условиями. П. Нунес (Nunes, 1984) считал, что температура воды влияет на интенсивность размножения и выживаемость личинок.

История поисковых креветочных исследований изложена в одной из последних работ выдающегося карцинолога Б.Г. Иванова (2005), внесшего наибольший вклад в изучение всех стадий развития основных видов креветок дальневосточных российских морских вод.

Последняя сводка о фауне десятиногих ракообразных дальневосточных морей была сделана А.Г. Слизкиным (2006). Приводятся краткие описания креветок и крабов, синонимия, данные по экологии и распространению креветок в дальневосточных морях России.

Оригинальные фотографии и некоторые биогеографические данные для массовых видов креветок России даны в работе И.Н. Марина (2013).

1.2. Современные проблемы систематики каридных креветок

Род *Pandalus* подвергался неоднократной ревизии. Вид *P. borealis* в 1992 году был разделен Х. Сквайрсом на 2 вида – *P. borealis* и *Pandalus eous* (Squires, 1992). Некоторые исследователи не признали выделение *P. eous* как отдельного вида из-за большой индивидуальной изменчивости признаков, использованных для разделения видов (Bergstrom, 2000, Shumway *et al.*, 1985; Sokolov, 2001). Т. Комаи подтвердил правомерность такого выделения, добавив ряд дополнительных признаков (Komai, 1999).

Систематика семейства Crangonidae до сих пор окончательно не сложилась. Современная классификация основана на морфологических признаках только взрослых форм. При ревизии системы Crangonidae Н.А. Заренков (1965) выделяет новый род *Mesocrangon* Zarenkov, 1965, к которому относит прежний *Sclerocrangon intermedia* (Stimpson, 1860), а также новый подрод *Neocrangon* Zarenkov, 1965, к которому относит бывший *S. communis* Rathbun, 1899. Анализ данных по морфологии, биологии размножения и личиночному развитию позволил автору прийти к заключению, что виды, относимые ранее к родам *Crangon* и *Sclerocrangon*, в действительности относятся к пяти различным родам. В работе обсуждаются некоторые закономерности эволюции креветок семейства Crangonidae.

Обыкновенного шримса в результате очередной ревизии исключили из рода *Crangon*, а подрод *Neocrangon* Zarenkov, 1965 получил статус рода. Позднее было проведено еще несколько ревизий внутри семейства. Тем не менее, среди специалистов нет единого мнения по поводу родовой принадлежности некоторых видов (Campos *et al.*, 2012). В частности, не все согласились с ревизией, проведенной К. Хаяси и Д. Ким, которые большинство форм *S. septemspinosa* Say, 1818 отнесли к виду *S. amurensis* Brashnikov, 1907 (Hayashi and Kim, 1999).

Проведена эко-географическая ревизия видов рода *Crangon* из Атлантического и Тихого океанов (Campos *et al.*, 2012). Виды, принадлежащие к роду *Crangon* Fabricius, 1798, встречаются только в северном полушарии как в атлантических, так и в тихоокеанских водах. Большое число видов *Crangon* в Тихом океане предполагает, что они произошли из этой области. На сегодняшний день несколько исследований выявили некоторые общие черты между членами рода, но виды в значительной степени игнорировались в таксономических и экологических исследованиях. Показано, что таксономический статус в пределах рода *Crangon* и генетические отношения между популяциями в пределах видов все еще не урегулированы. Кроме того, их географические диапазоны и общие характеристики жизненного цикла плохо

документированы. Виды рода *Crangon* изначально являются умеренно-водными видами, несмотря на то, что встречаются они только в северном полушарии,

Несмотря на недавний взгляд на филогению каридных креветок, основанный на митохондриальных и ядерных генах (Bracken *et al.*, 2009), взаимоотношения внутри рода *Crangon* до сих пор не полностью установлены. Существует большая неопределенность относительно отношений между всеми 20 видами и подвидами рода *Crangon*, даже между наиболее изученными. Некоторое морфологическое и экологическое сходство между видами *Crangon* очевидно. В прошлом типовой вид *C. crangon* (Linnaeus, 1758) был включен в список, с одной стороны, как тесно связанный с таксоном северо-восточной Атлантики *C. septemspinosus*, который встречается в устьевой зоне (Holthuis, 1980), а с другой – в северо-восточной части Тихого океана *C. alaskensis* Lockington, 1877. Однако они могут быть подвидами одного вида или даже полными синонимами друг друга (Tiews, 1970). То же самое может относиться к *C. affinis* De Haan, 1849 [in De Haan, 1833–1850] из Северо-Восточной Азии. Кроме того, южноевропейская форма типовых видов, обитающих в Средиземном море (Holthuis, 1977) и в Черном море, иногда считалась подвидом, хотя обычно подвиды формально не различаются. Европейский *C. crangon* также тесно связан с *C. uritai* Hayashi and Kim, 1999 из Азии; Эти два вида и *C. alaskensis* встречаются на глубинах до 3550 м (Campos, van der Veer, 2008; Li and Hong, 2007; Squires, 1965). Наконец, были отмечены некоторые случаи гибридизации у встречающихся видов, например, между *C. alaskensis* и *C. nigricauda* Stimpson, 1856 (Jensen, 1995). Однако до настоящего времени предпринимались только предварительные попытки проанализировать филогению рода *Crangon* (Luttikhuisen *et al.*, 2008). Необходим подробный генетический анализ различных видов для устранения существующих неопределенностей.

К. Хаяси и Д. Ким (Hayashi and Kim, 1999) провели ревизию рода *Crangon* на основании морфологии взрослых форм. В результате данной ревизии все существующие на тот момент виды были объединены в 18 видов, т.е. список несколько сократился. Некоторые виды, например, *C. propinquus* Stimpson, 1860, были разделены на отдельные формы, которые вошли в состав уже известных ранее видов. По результатам ревизии составлен ключ для определения семи азиатских видов рода *Crangon*. В этой же работе приведены биогеографические сведения для данных видов. Эта ревизия была поддержана лишь немногими исследователями. Большинство авторов продолжают пользоваться старым делением на виды рода *Crangon*.

Т. Комаи провел ревизию рода *Argis* (Komai, 1997). Были описаны новые виды и подвиды этого рода (Komai, 1997; Sokolov, 2001). Ревизиям подвергались и более крупные таксоны. Например, С. деГрэйв с соавторами (De Grave, 2014) произвел ревизию семейства Нурпוליtidae. Данное семейство было разделено на 4 семейства (Lysmatidae, Thoridae,

Bythocarididae, Merguidae) на основании морфологии и ДНК-анализа. Данные генетического анализа 65 видов десятиногих раков позволили уточнить филогенетические связи этих видов (Costa *et al.*, 2007). Из данного списка в прикамчатских водах обитает 21 вид. Новая классификация десятиногих раков с указанием количества видов для каждого рода приведена в работе С. Де Грэйв с соавторами (De Grave, 2009; 2015).

В семействе Thoridae также накопилось немало проблем. Т. Комаи с соавторами (Komai, *et al.*, 2015) пересмотрел видовую принадлежность *Eualus rathmanovi* Makarov 1941, описанного из Берингова моря. Показано, что этот вид является младшим синонимом *E. belcheri* (Bell, 1855) и что *E. belcheri* не является подвидом *E. gaimardi* (H. Milne Edwards, 1837). В этой же работе описан новый вид *E. zarenkovi* Komai, 2015. *Lebbeus groenlandicus* из Берингова моря был переописан как *L. armatus* (Owen, 1839), т.к. было показано, что *L. groenlandicus* обитает только в Атлантическом океане (Komai, 2015).

1.3. История описания личинок

Личинки каридных креветок описаны далеко не все. Для некоторых видов имеются полные описания всех стадий, для других – только отдельные стадии. Определенная путаница также возникла из-за проблем в систематике взрослых форм. Личинки некоторых видов описаны только из планктона. Большинство видов личинок описаны только для одного региона. Исключение – виды из рода *Pandalus* и *Crangon*. Наибольший вклад в изучение морфологии дальневосточных личинок внесли Р.Р. Макаров, Б.Г. Иванов, Э. Хейнс, Х. Курата и Х. Сквайрс и А. Беркли.

Личинок *P. tridens* Rathbun, 1902 зоза I стадии из залива Аляска впервые достоверно описал Б.Г. Иванов (1971). Зоза пандалид восточной части Охотского моря были описаны из планктонных сборов Макаровым (1966) как *P. goniurus* и *P. borealis*. Описание зоза и декаподитов *P. goniurus* и *P. eous*, полученных искусственно, а также взятых из планктона, было сделано Э. Хейнсом (Haynes, 1978). Он же описал развитие *P. hypsinotus* Brandt, 1851 (Haynes, 1976). Существует также описание личинок данных видов из планктона Японского моря и Британской Колумбии (Berkelay, 1931; Kurata, 1964). В отличие от *P. goniurus* и *P. eous*, зоза *P. tridens* не были выращены в лаборатории. Достоверно описана лишь I стадия. Б.Г. Иванов предположил, что данный вид имеет 6 или 7 стадий зоза, т.к. количество личиночных стадий связано со степенью морфологической дифференциации личинки при вылуплении (Иванов, 1971; Pike and Williamson, 1964).

Количество стадий развития и некоторые морфологические признаки соответствующих стадий развития трех этих видов у разных авторов не совпадают. Опубликованные описания носят отрывочный характер, многие признаки или даже стадии развития в них пропущены. По

большинству морфологических признаков *P. eous*, *P. tridens* и *P. goniurus* из прикамчатских и сопредельных вод похожи на соответствующие стадии из других районов Тихого океана. Основные отличия касаются количества стадий зоза и деталей строения отдельных конечностей.

Первые личинки углохвостой креветки были получены Б.Г. Ивановым от самок из северной части западнокамчатского шельфа (Иванов, 1965). Э. Хейнс выращивал личинок *P. goniurus* в море и в лаборатории (Haynes, 1978). Описаны 5 стадий зоза, декаподитная и первая ювенильная. Описания старших личинок даны неполные, с недостаточным количеством рисунков.

Работа А.А. Беркли (Berkeley, 1931) посвящена постэмбриональному развитию пяти наиболее распространенных пандалид из Британской Колумбии. Первая стадия была получена для каждого вида в лаборатории из яиц. Более поздние личинки получены из коллекций планктона.

Мари Лебюр (Lebour, 1922) рассматривает личиночное развитие пандалид из Атлантического и Тихого океанов. К сожалению, автор часто использует описания личинок из одного океана для характеристики видов из другого океана. Некоторые из этих видов впоследствии были признаны самостоятельными.

Личинки видов семейства Crangonidae описаны лучше других семейств. Имеется подробное описание личинок *C. septemspinosa*, полученных в лаборатории от трех самок (Tesmer and Broad, 1964). Показано влияние условий выращивания и кормления на скорость роста, количество стадий развития и размеры личинок данного вида. Показана также корреляция между количеством стадий и длиной личинки и между размерами икринок и размерами личинок.

Личиночному развитию *Pandalopsis dispar* Rathbun, 1902 из Британской Колумбии посвящена работа канадских исследователей (Park *et al.*, 2003). Всего описано 6 стадий.

Из Атлантического океана Х. Сквайрсом были описаны I и II стадии зоза и декаподит креветок рода *Argis*, которые были ошибочно отнесены к виду *A. dentata* (Squires, 1965). Позднее Б.Г. Иванов (1968) достоверно описал младших личинок этого вида и показал, что личинки, описанные Сквайрсом, не относятся к данному виду.

Корейские исследователи, подробно описав личинок *Crangon hakodatei* Rathbun, составили ключ для определения личинок 1 стадии 7 видов рода *Crangon* (Li and Hong, 2003). К. Кониси и Д. Ким (Konishi and Kim, 2000) приводят характеристики стадий зоза для семейства Crangonidae и дают ключ для определения 8 родов японских крангонид. В этой же работе показано, что личинки, выращенные Х. Куратой (Kurata, 1964) и описанные Р.Р. Макаровым из

планктона (Макаров, 1966), не принадлежат ни к роду *Glyptocrangon* A. Milne-Edwards, 1881, ни к роду *Paracrangon* Dana, 1852.

На русском языке единственная крупная работа, посвященная описанию личинок креветок дальневосточных морей, принадлежит Р.Р. Макарову (1966), который не имел возможности выводить личинок из яиц точно определенных видов. В монографии впервые были описаны личинки *S. communis*, *Sc. salebrosa* (Owen, 1839), *P. goniurus*, *C. dalli* Rathbun, 1902, *N. lar* (Owen, 1839), *S. intermedia*. Некоторые виды были описаны с ошибками (*Sp. spina intermedia*, *P. echinata*, *Nectocrangon crassa* Rathbun, 1899). 17 видов автор смог определить только до рода.

Впервые личинки *Neocrangon communis* и *Mesocrangon intermedia* из прикамчатских вод были описаны из планктонных сборов Р.Р. Макаровым (1966). Р.Р. Макаров из планктонных проб выделил две почти полные серии личинок двух наиболее массовых видов, которые отнес предположительно к *S. communis* и *S. intermedia*. Правда, среди личинок *S. communis* отсутствовала стадия зоеа I. Б.Г. Иванов (1968) дал подробное описание этой стадии данного вида, полученной в искусственных условиях, и предложил критерии, по которым можно было бы различать I стадию личинок *S. communis* и *S. intermedia*. Б.Г. Иванов (1968) считал, что I зоеа *S. communis* отличается от младшей личинки, отнесенной Р.Р. Макаровым (1966) к *S. intermedia*, наличием зубчиков на задних краях тергитов абдомена и строением антенн. К сожалению, некоторые детали строения, указанные Б.Г. Ивановым (1968), ставили под сомнение правомерность отнесения II–V стадий, описанных Р.Р. Макаровым (1966), к данному виду.

Позднее Р.Р. Макаров (1968) сделал описание видов с укороченным развитием из семейства Crangonidae – *Sclerocrangon boreas* (Phipps, 1774) и *Sc. salebrosa* (Owen, 1839). Показано, что виды рода *Sclerocrangon* могут иметь от 1 до 2 стадий зоеа и 1 декаподитную стадию.

В феврале-июне 1966 г. в Беринговом море Б.Г. Иванов (1968) получил младших личинок *Neocrangon communis*, *Argis crassa* (Rathbun, 1899) и *A. dentata* (Rathbun, 1902) от самок с икрой, близкой к вылуплению. В последующие годы им были получены младшие личинки *P. tridens*, *Eualus macilentus* (Kröyer, 1842), *E. barbatus* (Rathbun, 1899), *Sp. spina intermedia*, *Lebbeus groenlandicus*. Б.Г. Иванов показал, что значительные отличия атлантического *P. montagui* Leach, 1814 от тихоокеанского подвида *P. montagui tridens* Rathbun, 1902 позволяют считать последний самостоятельным видом, который должен именоваться *P. tridens* (Иванов, 1971).

Э. Хейнс сделал подробное описание I стадии зоеа *Crangon franciscorum angustimana* Rathbun 1902, полученных от самок из прибрежных вод Аляски и дал сравнение личинок I стадии близких видов (Haynes, 1980).

Описаны также личинки некоторых видов семейства Thoridae из атлантических вод, которые водятся также и в Тихом океане (Squires, 1993). Эти описания личинок из планктона приводятся некоторыми исследователями как единственные описания личинок *Argis dentata*, *Eualus fabricii* (Kröyer, 1841) и *E. gaimardi*, *Lebbeus groenlandicus*, *L. polaris* (Sabine, 1821), *Spirontocaris phippii* (Kröyer, 1841), *Sp. spinus* (Sowerby, 1805) и др. Краткие описания личинок семейств Hippolytidae, Ophrophoridae, Nematocarinidae и Paciphaeidae даны в работе Д.И. Вильямсона (Williamson, 1957, 1962).

Были описаны стадии зоза видов рода *Heptacarpus* Holmes, 1900, выращенных в лаборатории (Yang and Kim, 2005; Yamashita and Hayashi, 1979, 1980). Имеются также работы, обобщающие данные по морфологии описанных личинок I стадии семейств Thoridae и Hippolytidae (Terossi et al., 2010).

Младшие личинки *Lebbeus polaris*, *L. groenlandicus*, *Eualus suckleyi* (Stimpson, 1864), *E. fabricii*, *Spirontocaris arcuata* Rathbun, 1902, *Sp. ochotensis* (Brandt, 1851), *Heptacarpus camtschaticus* (Stimpson, 1860) из Берингова моря выращены в лаборатории (Haynes, 1978, 1981). В этой же работе дана обобщенная характеристика личинок рода *Spirontocaris*. Описания приведены неполные, рисунки чересчур схематичные. В более поздней своей работе Э. Хейнс описал I–III стадии зоза *Sp. murdochi* Rathbun, 1902, выращенные в лаборатории (Haynes, 1984). Подробно описана только первая стадия. Для остальных перечислены некоторые признаки.

В своей итоговой работе по личинкам креветок северной части Тихого океана Э. Хейнс (Haynes, 1985) приводит основные морфологические отличия личинок креветок семейств Crangonidae, Hippolytidae и Pandalidae. Имеется ключ для определения начальных стадий развития личинок каридных креветок, но ничего не сказано о том, как отличить личинок с укороченным развитием, т.к. к этому времени данная группа была почти неизученной.

1.4. Методические проблемы изучения креветочного меропланктона

Известно, что любое из орудий лова неодинаково улавливает животных разных размерных групп. Достоинства и недостатки различных орудий лова планктона до сих пор обсуждаются. Ранее проведенными исследованиями показано, что широко применяемым планктонным сетям свойственен значительный недолов в связи с пониженной фильтрацией и гидродинамическим напором воды перед входным отверстием (Билева, 1979; Битюков и др., 1984; Виноградов и Шушкина, 1983; Волков, 1986; Гресе, 1980; Гресе и др., 1975; Горбатенко, 1997; Горбатенко, Долганова, 2001, 2007; Киселев, 1969; Ковалев, 1980; Тимонин, 1983; Шунтов, 2001). Дополнительным источником ошибок является расчет объема профильтрованной воды для сетей, не снабженных специальными счетчиками объема воды (Колосова и др., 1987). Показано, например, что в слое 0–10 м сеть Джеди облавливают лишь

20–30% организмов (Битюков и др., 1984). Поэтому предлагалось применять сети разных конструкций для облова определенной группы организмов, или для получения наиболее полного представления о планктонных сообществах предлагалось применять комплексный лов одновременно сетями различных конструкций (Виноградов, 1968; Ковалев и др., 1977; Ковалев и др., 1980). Однако из-за трудоемкости такие методы на практике не используются, и сбор зоопланктона обычно осуществляется каким-либо одним орудием лова. В связи с этим возник вопрос о сравнении результатов ловов планктона сетями различных конструкций с целью получения наиболее полного представления о качественном и количественном составе зоопланктона.

Сравнительные ловы для этих целей проводили неоднократно. Так, сравнительные исследования уловов используемой для лова мезозоопланктона большой сети Джели (БСД), диаметр входного отверстия 37 см, шаг ячеи 0,2 мм, и океанической модели сети Джели (ДжОМ), диаметр входного отверстия 80 см, шаг ячеи 0,43 мм, проведенные в Южной Атлантике и Средиземном море, показали, что сеть Джели лучше облавливает животных длиной тела до 1–2 мм. Некоторые группы животных длиной тела 1–2 мм, и даже 3 мм одинаково улавливались обеими сетями. Большая часть организмов длиннее 2–3 мм лучше улавливалась сетью ДжОМ (Ковалев и др., 1977; Ковалев, 1980; Тутубалин и др., 1987). Там же показано, что большая сеть Джели облавливает лишь 22% численности и 6% биомассы микрозоопланктона. Сравнение уловов большой сети Джели и икорной сети (ИКС-80), с диаметром входного отверстия 80 см и ячеей 0,55 мм показало, что икорная сеть имеет преимущество по частоте встречаемости организмов (Погодин, 1980).

У современных авторов до сих пор нет единого мнения по поводу использования терминов «декаподит», «мегалопы» и «постличинка». Обычно термин «мегалопы» используют при работе с личинками крабов (*Brachyura*) для обозначения переходной стадией между ювенильной особью и планктонной стадией (зоэа). Тем не менее, некоторые авторы продолжают пользоваться этим термином (например, Rasmussen and Ashan, 2011). Э. Хейнс (Haynes 1978, 1980, 1985) мегалопу определяет как промежуточную стадию развития личинок креветок между зоэа и ювенильными особями. Мегалопы в определении Э. Хейнса имеют хорошо развитые плеоподы с длинными щетинками, которые используются для плавания. При этом автор не определяет, каково строение остальных конечностей данной стадии. В этом случае у некоторых видов мы можем выделить отдельно стадию мегалопы и стадию постличинки, как например у *P. borealis* (Rasmussen and Ashan, 2011). У других видов эти стадии совпадают, например у *P. goniurus* (Haynes, 1978). В последние годы многие авторы используют термин «декаподитная стадия» вместо «постличинка» для обозначения последней

личиночной стадии перед превращением креветки в ювенильную особь. Д.А. Куэста (Cuesta, 2014) дает новую терминологию для личинок Caridea.

1.5. Особенности экологии и распределения личинок креветок

Г. Торсон выявил основные закономерности развития видов с пелагической жизненной стадией (Thorson, 1950). Автор обратил внимание на необходимость изучать наиболее чувствительные стадии развития гидробионтов. Г. Торсоном был проанализирован обширный материал по личинкам морских беспозвоночных. Было сформулировано так называемое «правило Торсона», согласно которому происходит увеличение размера яиц гидробионтов по мере продвижения в высокие широты (Лаптиховский, 2006).

Оказалось, что постличиночные стадии могут выносить широкий диапазон температур от 1,68 до 11,13°C, а личинки могут выдержать верхний предел 14°C (Allen, 1959; Poulsen, 1946; Butler, 1971).

Были проведены лабораторные эксперименты над недавно вылупившимися личинками песчаных креветок *Crangon septemspinosa* (Werhman, год). Личинок кормили в 6 разных режимах. Определены критические периоды в развитии личинок. Количество линек до метаморфоза варьировало от 4 до 7, и было минимальным у личинок, питавшихся каждый день. Существенное значение голодания в качестве процесса регуляции развития обсуждается с точки зрения наличия корма в период вылупления данного вида море.

Ранее утверждалось, что сила годичного класса креветок определяется на ранних стадиях жизни личинок, а не по общему количеству яиц или по смертности на более поздних стадиях развития (Никольский, 1962; Anderson, 2000; Beverton, 1962; Hempel, 1963; Hjort, 1926; Shumway *et al.*, 1985; Tande *et al.*, 1994). Однако такие корреляции могут иметь лишь ограниченное использование, поскольку не объясняют прямое воздействие факторов окружающей среды на личинок.

Работы по выяснению оптимальных уровней факторов среды при культивировании личинок, таких как температура и соленость проводили различные исследователи (Bookhouet, 1964; Dobkin, 1963; Costlow, 1970, 1971a, 1971b; Knowlton, 1965; Johns, 1981a; Sanifer 1973; Rothlisberg, 1979; Templeman, 1936; Wienberg, 1982). В нескольких работах изучали влияние доступности пищи на выживаемость личинок (Bigford, 1978; Brick, 1974). Пищевые предпочтения личинок *P. borealis* были изучены М. Лебюр и другими авторами (Lebour, 1922; Stickney and Perkins, 1981).

Личинок креветки *Pandalus montagui* Leach (Decapoda: Caridea: Pandalidae) выращивали в лаборатории при 5 различных температурах и их модели роста были проанализированы с точки зрения частоты линьки, увеличения размеров (Anger, 2001; Schultze and Anger, 1977). Линька

происходила через равные промежутки времени, с небольшим межступенчатым изменением, так что число возрастов можно было описать как линейную функцию времени развития с возрастающей частотой линек при повышении температуры. Была обнаружена нелинейная зависимость (степенная функция) между средней продолжительностью межлинькового периода и температурой, чтобы предсказать приблизительную продолжительность развития личинок и пик оседания на местообитания. Общие закономерности развития и роста личинок у *P. montagui* сравнивают с закономерностями, которые известны у других видов пандалид и у других каридных креветок.

Семейство Pandalidae распространено по всему миру, включая ряд экологически важных и коммерчески эксплуатируемых видов, преимущественно в бореальных и субарктических регионах Атлантического и Тихого океанов (Ippolito *et al.*, 1980; Hannah, Jones, 1991; Scrivener, Butler, 1971). В Северной Атлантике северная креветка (*P. borealis*) является крупнейшим видом и, следовательно, является объектом обширных прибрежных и морских промыслов в Северной Америке и Европе. За исключением *P. jordani* Rathbun в Тихом океане, это, вероятно, самый изученный вид пандалид с точки зрения данных о жизненном цикле (Shumway *et al.*, 1985). Имеются данные также о поведении в отношении питания и характере миграции (Hudon *et al.*, 1992), паразитарных заражениях, а также биохимическом составе яиц и взрослых (Clarke, 1979; Holland, 1978; Taylor, 1973).

П. Нунес (Nunes, 1984) показал, что температура может вызывать колебания вылова креветок за счет ее влияния на показатели плодовитости и выживаемости личинок, а, следовательно, и на размер промысловой части популяции. Автор работы считает, что необходимо проводить мониторинг температуры в основных районах промысла для выявления изменений численности самок, плодовитости и смертности личинок. Было обнаружено, что *P. eous* имеет узкий термический диапазон для производства яиц при умеренных и низких температурах.

Японские исследователи показали влияние голодания на личиночное развитие пандалид (Taishaku *et al.*, 2001). Обсуждаются различные стратегии личиночного развития рода *Pandalus*.

Описаны онтогенетические изменения в вертикальном распределении и поведении ранних стадий креветок семейства Pandalidae в термически стратифицированных водяных столбах. Обнаружено, что первые две стадии личинок активно выбирают и поддерживают положение в верхнем слое более теплых температур внутри термоклина и выше холодного промежуточного слоя (Ouellet, 2006). Старшие личинки продемонстрировали наивысшую степень активности плавания и более широкий диапазон при вертикальном распределении в море. Переход в более глубокие слои и оседание происходит на последней стадии. Было

высказано предположение, что структура вертикального распределения в море отражает зависимость от распределения предпочитаемой добычи.

Д.А. Армстронг с соавторами (Armstrong *et al.*, 1981) изучал особенности распределения, численность и сроки развития личинок креветок в восточной части Берингова моря. Была установлена продолжительность каждой стадии зоеа для отдельных видов и количество стадий. Выявлено влияние солености на распределение личинок различных семейств. Их работа была продолжена в 1984 г в прибрежных районах о. Кодьяк (Wolotira *et al.*, 1984). Была обнаружена большая чувствительность личинок креветок к малым концентрациям нефтепродуктов.

А.П. Стикни и Х. С. Перкис (Stickney and Perkins, 1980) изучали пищевые особенности личинок и горизонтальные миграции северной креветки. Авторы приводят сведения об особенностях нереста данного вида. Другими авторами была установлена зависимость распределения численности личинок над различными глубинами (Crales and Mc Gowan, 1994). Авторы установили, что для прибрежных мелководных личинок с относительно коротким планктонным периодом наиболее подходящим механизмом удерживания вблизи берега является ветровой перенос.

М. Ашан (Aschan, 2002) показал, что численность личинок креветок варьирует в зависимости от года, вызывая разное ежегодное распределение личинок креветок. Мягкая зима может стать причиной высокой численности личинок креветок. Особенно это актуально для видов, чувствительных к холоду. Количество личинок крангонид уменьшается с увеличением солености, а некрангонидные личинки предпочитают высокую соленость, поэтому в эстуариях массовыми чаще обитают крангониды (Wehrtman and Greve, 1995).

Т. Педерсен с соавторами изучал микро- и макрозоопланктон, чтобы описать биотическую среду обитания и обилие кормовых организмов пандалид на ранних стадиях развития в западной Гренландии (Pedersen *et al.*, 2002). Авторы предположили, что различия в температуре воды будут вызывать более медленное развитие личинок. Было показано, что периоды голодания и ограниченная доступность пищи могут замедлить развитие и увеличить смертность. Т.М. Рассмуссен с соавторами (Rasmussen *et al.*, 2000) показал, что все стадии личинок северной креветки в Атлантическом океане стремятся к самой высокой доступной температуре, а младшие личинки предпочитают более низкую соленость.

Растущее использование ингибирующего антипаразитарного лекарственного пестицида в аквакультуре вызвало беспокойство по поводу его воздействия на прибрежные экосистемы. В связи с этим было изучено воздействие лекарственного корма DFB, используемого при культивировании лососей в морских садках, на личинок северной креветки (Bechman *et al.*, 2018). Выявлены побочные эффекты воздействия препаратов. Оказалось, что

использование лекарственных препаратов в аквакультуре представляет угрозу планктонным ракообразным.

Рядом исследователей было показано, что вихри и круговороты в океане могут влиять на распределение и удержание личиночных стадий ракообразных (McWilliam and Phillips, 1983; Griffiths and Brandt, 1983). Вертикальное распределение личинок *P. jordani* и *P. danae* изучали в водах Британской Колумбии (Rothlisberg and Pearsy, 1977).

По распределению личинок креветок в российских морях работ очень мало. Имеются лишь очень краткие сведения по встречаемости личинок *P. hypsinotus*, *L. groenlandicus*, *E. biungius* (Rathbun, 1902), *C. septemspinosa*, *Sclerocrangon* sp. в меропланктоне Авачинской губы в 1988 г. (Куликова и др., 2000). Даны также некоторые сведения по плотности личинок десятиногих раков в меропланктоне прибрежной зоны восточной Камчатки и Чукотки в летний период 1992 г. Эти данные нельзя считать репрезентативными, т.к. облавливали только поверхностный слой до глубины 5 м (Куликова и др., 1996).

Разнос и распределение личинок десятиногих раков в планктоне западнокамчатского шельфа изучал Р.Р. Макаров (1969). Он показал, что плотность личинок декапод континентального западной Камчатки достигает максимума над глубиной 76 м. Личинки отдельных видов по-разному распределены в пределах исследованной акватории. В течение пелагического периода происходит перераспределение личинок в толще воды с использованием вертикальных и горизонтальных миграций. Автор показал, что дальность разноса зависит от продолжительности пелагической жизни личинок и от скорости несущих их течений. Макаров Р.Р. считал, что возникновение личиночного пояса обязано шельфовому нересту взрослых форм, системе прибрежных течений, идущих обычно вдоль берега, а также действию приливно-отливных перемещений вод шельфа.

Р.Р. Макаров в своей монографии (1966) также приводит некоторые сведения по распределению и срокам массового развития личинок некоторых десятиногих раков весной и в первой половине лета в восточной части Охотского моря. Автор попытался выявить общие закономерности распределения личинок креветок в планктоне западнокамчатского шельфа. Была предпринята также попытка установить сроки и районы вымета личинок в планктон, период их пелагической жизни, и на основе этих данных высчитать примерные сроки размножения. Р.Р. Макаров предположил, что сроки размножения связаны с глубиной обитания взрослых форм.

Для понимания биотических условий обитания личиночного меропланктона, необходимо изучать зоопланктон в целом. Зоопланктон Охотского моря хорошо изучен. Имеются работы сотрудников ТИНРО-центра и КамчатНИРО, в которых описаны основные закономерности сезонного распределения и продуктивности зоопланктона прикамчатских вод.

Данные по зоопланктону в целом содержатся в работах сотрудников ТИНРО-центра (Батищева, 2008; Горбатенко, 1990; Дулепова 1997, 2002; Незлин и др. 1997; Шунтов, Свиридов, 2005; Шунтов и др., 1998а, 1998б; Чучукало и др., 1999).

Амфиподы являются одной из важнейших составляющих морского зоопланктона, имеющей значение в питании рыб. В планктонных сборах отмечены представители двух подотрядов амфипод: *Hypereiidea* и *Gammaridea*. Зоопланктон Охотского моря изучают в течение длительного времени усилиями разных научно-исследовательских институтов. Наиболее полно результаты исследования гипериид Западной Камчатки изложены в работах Л.В. Пискуновой (1982), а так же В.И. Чучукало с соавторами (1999). Самые общие сведения об амфиподах западнокамчатских вод можно найти в статьях К.М. Горбатенко (1990), В.П. Шунтова с соавторами (1998а,б). В этих работах приводятся значения средних показателей биомассы самых многочисленных гипериид: *Themisto japonica* (Bovallius, 1887), *Th. pacifica* (Stebbing, 1888) и *Th. libellula* Lichtenstein in Mandt, 1822, а в некоторых из них имеются сведения о *Primno macropa* Guérin-Méneville, 1836.

Исследованием камчатских ихтиологов оценена роль молоди лососей как потребителя зоопланктона и как жертвы хищных рыб в прибрежных водах северо-востока Камчатки (Карпенко и др., 2002). Установлено, что молодь лососей (в основном трех видов – горбуши, кеты и нерки) выедает от 0,23 до 46,2% общего запаса планктонных животных. Личинок креветок выедают лососи во время адаптации в эстуариях и прибрежных зонах.

Глава 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Район исследований охватывает морские воды, окружающие крайнюю северо-восточную материковую часть России, включая восточную часть Охотского моря, западную часть Берингова моря, а также прилегающие к юго-восточной Камчатке воды Тихого океана. Район представляет собой северо-восточную оконечность России, малоизученную в отношении личиночного развития креветок. По широте район простирается от 49° до 66° с.ш., от северного Курильского пролива на юге и до Чукотского моря на севере. Район исследований включает прибрежные воды Охотского, Берингова и Чукотского морей, а также прилежащие к п-ову Камчатка воды Тихого океана.

Главной особенностью циркуляции морских прибрежных вод северо-востока России является циклонический круговорот общего движения вод (против часовой стрелки) на большей части акватории вдоль границ всего бассейна (Ушаков, 1953). На фоне общего круговорота в различных районах моря прослеживаются локальные области с антициклонической и циклонической циркуляцией, занимающие обширные участки акватории, и вихревые образования более мелкого масштаба (Рисунок 2.1).

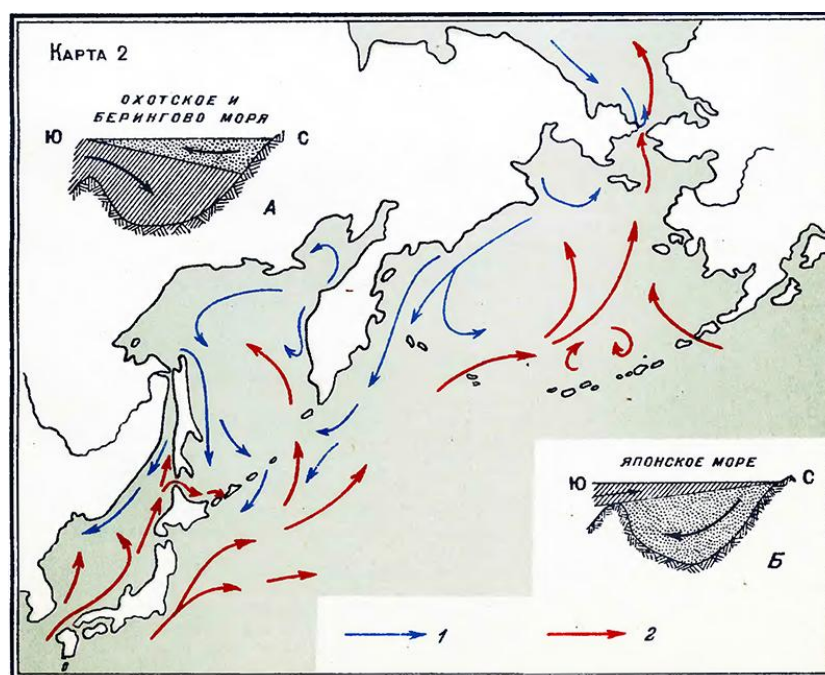


Рисунок 2.1. Схема течений в северо-западной части Тихого океана: 1 – сточные (относительно холодные) течения; 2 – океанические (относительно тёплые) течения; А – характер водообмена между Тихим океаном и Охотским и Беринговым морями (косой штриховкой показаны океанические воды); Б – водообмен между океаном и Японским морем (океанические воды также показаны косой штриховкой).

Автор-составитель Ушаков П. В.

Охотское море

Охотское море расположено в северо-западной части Тихого океана у берегов Азии и отделяется от океана цепью Курильских о-вов и п-овом Камчатка. По своему географическому положению оно относится к окраинным морям смешанного материково-окаинного типа или является внутренним морем полузамкнутого типа. Основные морфологические зоны в рельефе дна – шельф, материковый склон, на котором выделяются отдельные подводные возвышенности, впадины и острова, и глубоководная котловина. Шельфовая зона (0–200 м) имеет ширину 180–250 км и занимает около 20% площади моря. Дно глубоководной котловины представляет собой плоскую абиссальную равнину, а Курильская гряда является естественным порогом, отгораживающим котловину моря от океана (Добровольский, Залогин, 1982).

Проливы, соединяющие Охотское море с сопредельными районами Японского моря и Тихого океана, обеспечивают возможность водообмена между бассейнами, который, в свою очередь, оказывают существенное влияние на распределение гидрологических характеристик.

Охотское море расположено в муссонной климатической зоне умеренных широт, однако для северной части моря, которая глубоко вдается в Азиатский материк, ему свойственны и некоторые особенности климата арктических морей. Муссонный климат, обусловленный изменением местоположения и характером взаимодействия барических образований, а также положение моря на границе Азиатского материка и Тихого океана – основные факторы, формирующие климат и гидрологический режим моря. Общий муссонный характер циркуляции и ветрового режима часто нарушают глубокие циклоны, которые проходят в направлении с юго-запада на северо-восток. Зима здесь, особенно в северной части моря, продолжительная и суровая, с частыми штормовыми ветрами и метелями. Лето прохладное, с большим количеством осадков и густыми туманами. Весна и осень короткие, холодные и облачные. В целом, Охотское море – самое холодное из дальневосточных морей. Холодный период года, когда среднесуточные температуры воздуха ниже 0°C, длится здесь от 120–130 суток на юге до 210–220 суток на севере моря. Охлаждающие факторы влияют больше, чем отепляющие, и результирующий теплообмен на поверхности отрицательный.

С мая по сентябрь над акваторией моря преобладают слабые ветры (2–5 м/с) южной четверти. В холодное время года над морем господствуют сильные ветры северной четверти с наиболее вероятными значениями скорости 5–10 м/с (в отдельные месяцы 10–15 м/с). Осенне-зимние штормовые ветры большей силы, чем летние, и более продолжительные. Юго-восточный район моря – один из самых беспокойных. Наибольшие скорости ветра отмечены в районе Курильских о-вов, у южной оконечности п-ова Камчатка и в северо-восточной части Охотского моря. Условия для обледенения судов в Охотском море зафиксированы в период с

ноября по апрель, а наиболее опасный период на участках акватории, свободных от ледяного покрова, – месяцы с декабря по февраль.

В Охотское море впадает довольно много преимущественно небольших рек, поэтому при столь значительном объеме его вод материковый сток относительно невелик. Он равен примерно $600 \text{ км}^3/\text{год}$, при этом около 65% дает Амур. Другие сравнительно крупные реки — Пенжина, Охота, Уда, Большая — приносят в море значительно меньше пресной воды. Она поступает главным образом весной и в начале лета. В это время наиболее ощутимо влияние материкового стока, в основном в прибрежной зоне, вблизи устьевых областей крупных рек (Добровольский, Залогин, 1982).

Величины среднегодовых значений температуры воздуха над Охотским морем постепенно понижаются с юга на север от $4\text{--}5^\circ\text{C}$ до $-4\text{--}5^\circ\text{C}$. Диапазон же средних месячных колебаний температур в этом направлении, напротив, возрастает от $15\text{--}18^\circ\text{C}$ до $30\text{--}36^\circ\text{C}$. Наиболее высокие среднегодовые значения температуры воздуха отмечены в южной и юго-западной частях моря, где они составляют $4\text{--}5^\circ\text{C}$. К северу от 50° с. ш. средние годовые значения температуры отрицательны (до $-4\text{--}5^\circ\text{C}$). Самым холодный месяц – январь, а самый теплый – август. Минимальные фактические значения температуры воздуха, зафиксированные на прибрежных станциях, составляют $-36\text{--}51^\circ\text{C}$ на севере и $-12\text{--}16^\circ\text{C}$ в южных районах моря. Максимальные значения ($31\text{--}36^\circ\text{C}$) отмечены в юго-западной части моря. В холодный период года при смене синоптических ситуаций имеют место резкие колебания температуры воздуха в пределах всей акватории, размах которых может превосходить 20°C .

На гидрологический режим Охотского моря влияют особенности его географического положения, значительная меридиональная протяженность, суровые климатические условия, а также рельеф дна. У побережий существенное значение приобретают, кроме того, материковый сток, приливо-отливные явления и конфигурация береговой черты. Совокупность этих факторов создает довольно сложную картину распределения гидрологических характеристик на поверхности и в промежуточных горизонтах.

На юге средние годовые значения температуры составляют $5\text{--}7^\circ\text{C}$, а на севере – около $2\text{--}3^\circ\text{C}$. Внутригодовые колебания температуры воды поверхностного слоя весьма значительны на всей акватории и быстро затухают с глубиной. Величина этих колебаний на поверхности моря составляет $10\text{--}19^\circ\text{C}$. В период с мая по ноябрь среднемесячные величины температуры воды всюду положительны. За счет неравномерного прогрева и перемешивания поверхностного слоя, а также влияния адвективных процессов в это время года горизонтальное распределение температуры наиболее неоднородно. Необходимо отметить, что время наступления максимума температуры на поверхности в отдельных районах может отличаться на 1–2 месяца и несколько запаздывает на подповерхностных горизонтах. Уже в октябре температура воды на поверхности

ниже примерно в 2 раза и в ноябре ее пространственное распределение переходит к зимнему типу. В феврале-марте, когда значительная часть акватории моря покрыта льдом, горизонтальные градиенты температурного поля сглажены, и почти вся его поверхность остывает до отрицательных значений температуры, достигающих $-1,0^{\circ}\text{C}$... $-1,8^{\circ}\text{C}$.

Сезонные изменения абсолютных значений и горизонтального распределения температуры воды охватывают весь верхний деятельный слой (до 100–250 м) с хорошо развитым сезонным термоклином. Величина внутригодовых колебаний температуры на горизонте 50 м не превышает $3-4^{\circ}\text{C}$, а на глубинах 75–100 м – $2,0-2,5^{\circ}\text{C}$. На горизонте 50 м время наступления максимума температуры приходится на октябрь-ноябрь. В это время температура воды составляет $6-8^{\circ}\text{C}$ на юге и $0-2^{\circ}\text{C}$ в северо-западной части моря. В декабре на этой глубине отмечены отрицательные значения температуры. На горизонте 100 м отрицательные значения температуры в северо-западной части моря зафиксированы на протяжении всего года. Температура в пределах всего бассейна моря изменяется от $0,5^{\circ}\text{C}$ до $1,5-2,0^{\circ}\text{C}$. На нижележащих горизонтах 200–1000 м среднеегодовые значения температуры повсеместно несколько выше (до $2,3-2,4^{\circ}\text{C}$ на горизонте 1000 м).

Существенную роль в формировании более мелких, мезомасштабных неоднородностей температурного поля на поверхностных горизонтах играют фронтальные зоны, вихревые образования, отдельные циркуляционные ячейки и зоны апвеллинга вод, которые присутствуют

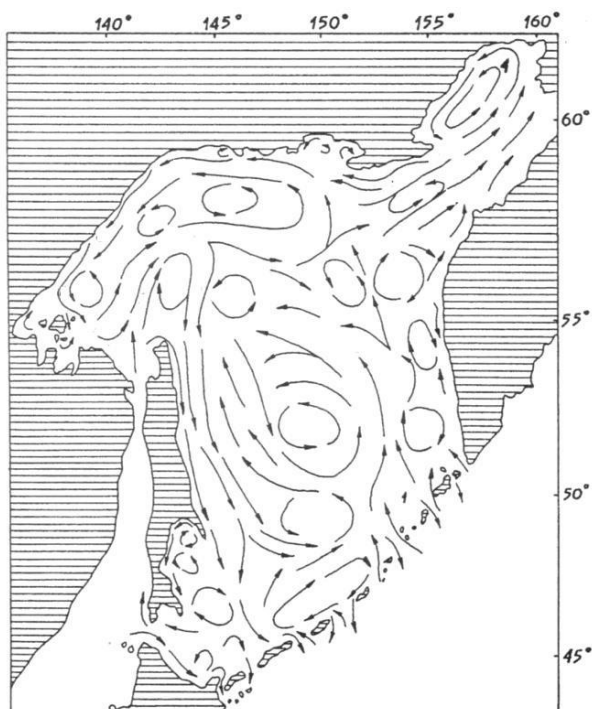


Рисунок 2.2. Схема общей циркуляции вод деятельного слоя Охотского моря в теплый период июль-сентябрь (Чернявский, 1981)

в прибрежной зоне, на шельфе, в глубоководной котловине (Рисунок 2.2).

Характер вертикального распределения температуры стратификация вод Охотского моря субарктического типа, в котором большую часть года хорошо выражены холодный промежуточный (подповерхностный – зимой) и более теплый глубинный слой. Наибольшей изменчивостью от района к району и, особенно во внутригодовом ходе, обладает структура вод верхнего деятельного слоя моря толщиной на юго-востоке – 200–250 м. В теплый период года в результате прогрева и вертикального перемешивания в его верхней части отмечен тонкий поверхностный квазиоднородный слой и сезонный термоклин.

Ниже этого слоя в течение всего года температура монотонно возрастает с глубиной, достигая локального максимума (2,2–2,4°C) на глубинах 800–1200 м. В отдельные годы отрицательные значения температуры зафиксированы на глубинах до 500 м. В глубинном слое температура меньше с глубиной до 1,7–1,9°C у дна. По данным суточных и более длительных рядов непрерывных наблюдений, в теплый период года профили вертикального распределения температуры на поверхности и в слое температурного скачка испытывают существенные вариации во времени. Так величина внутрисуточных колебаний температуры воды на отдельных горизонтах в периферийных районах моря может достигать 8–12°C (Чернявский, 1981).

В течение года соленость поверхностного слоя в прибрежных и периферийных районах всей северо-западной части моря изменяется в довольно широких пределах от 20–25 до 30–33‰. Летом и в начале осени соленость вод здесь меньше, чем зимой. Зимой она выше за счет процессов льдообразования и уменьшения берегового стока. Максимум солености в этих районах отмечен в период с декабря по март.

Главная особенность циркуляционной системы Охотского моря – общее циклоническое движение вод (против часовой стрелки) вдоль границ всего бассейна. На фоне общего круговорота в различных районах моря выявлены локальные области с антициклонической и циклонической циркуляцией, занимающие обширные участки акватории, и вихревые образования более мелкого масштаба. Области с устойчивой антициклонической циркуляцией – круговороты, расположенные над впадиной ТИНРО, к западу от южной оконечности Камчатки и в районе Курильской котловины. Относительно устойчивые звенья общего круговорота вод Охотского моря в теплый период года получили названия самостоятельных течений с соответствующей географической привязкой: Камчатское (Западно-Камчатское) и Компенсационное, Пенжинское, Ямское, Северо-Охотское течение и противотечение, Восточно-Сахалинское, Срединное и течение Соя. Важная роль в поддержании отдельных элементов общей циркуляции вод моря принадлежит проливам, через которые оно сообщается с Тихим океаном и Японским морем (Шунтов, 2001).

По данным наблюдений и диагностических расчетов, общая схема циркуляции вод в деятельном слое моря претерпевает значительные изменения от сезона к сезону. Осенью скорости течений несколько возрастают. В зимнее время на участках, свободных от льда, в основном наблюдаются течения южного, юго-западного направления. При обычных синоптических ситуациях над Курильской котловиной и у западных берегов Камчатки они достигают 10–20 см/с, в зал. Шелихова – 20–30 см/с. Влияние атмосферной циркуляции на течения в подповерхностных и глубинных слоях ослабевает.

В Охотском море хорошо выражены периодические приливные течения, которые в открытых районах имеют вращательный характер, а в прибрежных – реверсивный. Вдали от берегов скорости этих течений невелики – 5–10 см/с, а у берегов, подводных отмелей, в заливах и проливах они достигают экстремально высоких значений. Приливные явления в Охотском море связаны с распространением приливной волны из Тихого океана через проливы Курильской гряды. Они вызывают значительные колебания уровня моря и направления течений. По характеру колебания уровня здесь проявляются все типы приливов: полусуточные, неправильные полусуточные, неправильные суточные и суточные. Величины максимально возможных приливных колебаний уровня поверхности постепенно возрастают с юга на север до 5–7 м у Шантарских о-вов входа в Пенжинский залив (Шунтов, 2001).

По суровости ледовых условий Охотское море сопоставимо с арктическими морями. В наиболее суровые зимы ледяной покров занимает до 99% площади всей акватории моря, а в мягкие – 65%. Максимальная продолжительность ледового периода достигает 290 сут. Ледообразование происходит в ноябре в северо-западной части моря, а в местах значительного распреснения вод – в октябре. Южное побережье Камчатки малоледовито и со значительно меньшей продолжительностью существования льда. Однако в суровые зимы дрейфующие льды могут забивать отдельные проливы. Толщина льда в прибрежных и мелководных районах в декабре-январе достигает у побережья Камчатки 30–40 см (Добровольский, Залогин, 1982).

Берингово море

Берингово море расположено в северной части Тихого океана между Азиатским и Северо-Американским континентами и дугой Алеутских и Командорских островов. На севере оно соединяется с Северным Ледовитым океаном через Берингов пролив, а на юге – с Тихим океаном через многочисленные проливы Командоро-Алеутской островной гряды. Берингово море – полузамкнутое окраинное море смешанного материково-океанического типа. Среднее значение глубины моря составляет 1640 м, а максимальное – 4420 м (в Камчатском проливе). Общая протяженность береговой линии, имеющей сложные, изрезанные очертания, – 13340 км (Добровольский, Залогин, 1982).

Береговая линия Берингова моря сложна и весьма изрезана. Она образует множество заливов, бухт, бухточек, полуостровов, мысов и проливов. Для природы этого моря особенно важны проливы, соединяющие его с Тихим океаном (Рисунок 2.3). Суммарная площадь их поперечного сечения равна примерно 730 км², а глубины в некоторых из них достигают 1000–2000 м, а в Камчатском – 4000–4500 м, что обуславливает водообмен через них не только в поверхностных, но и в глубинных горизонтах и определяет существенное влияние Тихого океана на это море. Площадь поперечного сечения Берингова пролива (Добровольский,

Залогин, 1982). При громадном объеме вод Берингова моря материковый сток в него невелик и равен примерно 400 км^3 в год. Подавляющее большинство речной воды попадает в его самую северную часть, куда впадают наиболее крупные реки: Юкон (176 км^3), Кукоквим (50 км^3) и Анадырь (41 км^3). Около 85% общегодового стока приходится на летние месяцы.

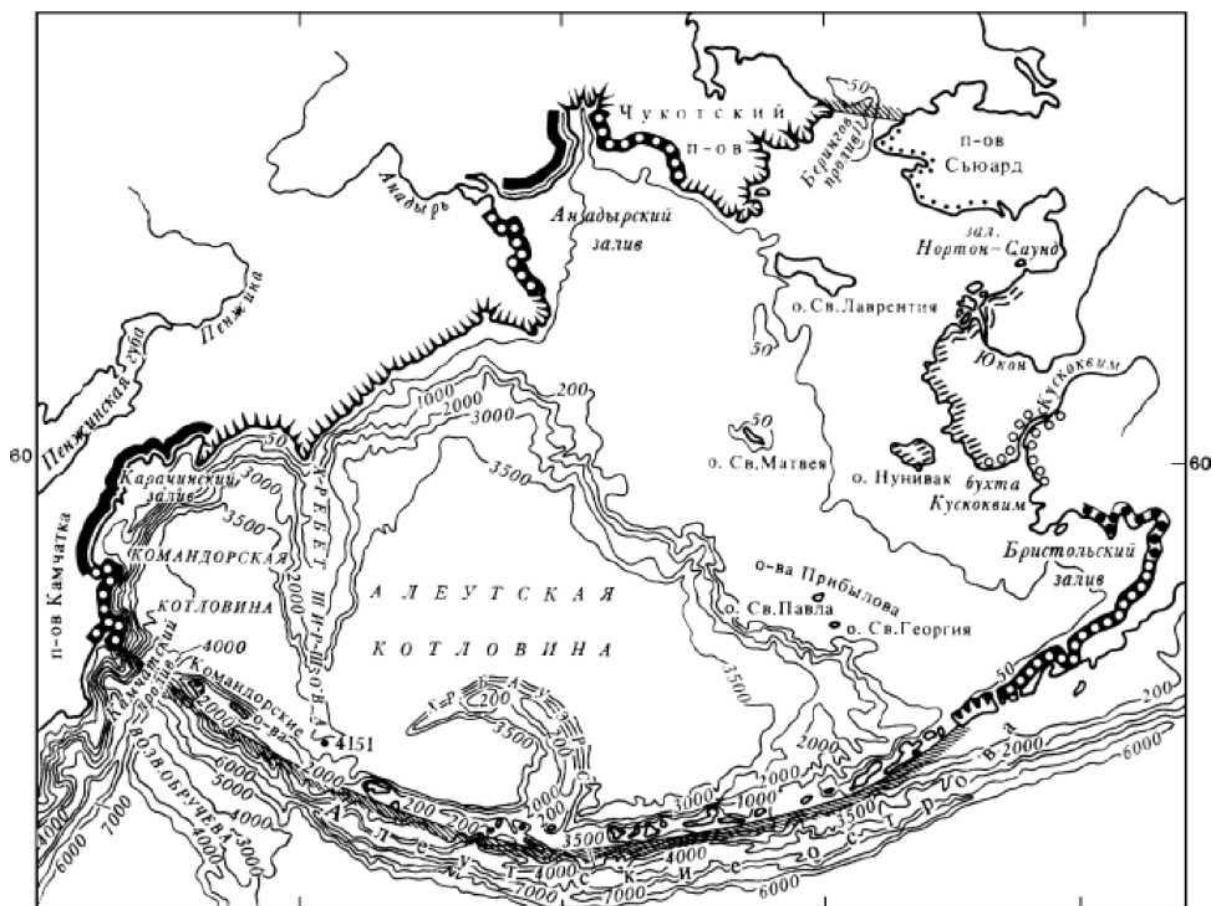


Рисунок 2.3. Типы берегов и рельеф дна Берингова моря. Обозначения как на рисунке 2.2 (Добровольский, Залогин, 1982)

Главная особенность рельефа – преобладание двух основных батиметрических уровней – шельфовой зоны (0–200 м) и абиссальной котловины с глубинами более 1000 м, которые четко локализованы в северо-восточной и юго-западной частях моря и сравнимы по занимаемой площади. Обширная материковая отмель шириной 600–1000 км представляет собой пологую подводную равнину, в пределах которой развиваются специфические гидрологические и биогеохимические процессы и формируются обособленные водные массы. Материковая отмель у берегов Камчатки и островов Командоро-Алеутской гряды более узкая, и ее рельеф более сложен. Сравнительно узкий материковый склон с перепадом глубин от 200 до 3000 м почти на всем протяжении переходит в глубоководное ложе обрывистыми расчлененными уступами.

Проливы, соединяющие море с Тихим океаном, играют важную роль в формировании гидрологического режима и схемы циркуляции вод. Наиболее глубоководные проливы расположены в западной части островной дуги. Здесь их глубина достигает 760–4400 м при ширине 125–360 км (проливы Камчатский, Ближний, Амчитка, Булдырь). Большинство других проливов относительно мелководны (до 100 м). Берингов пролив, на севере моря имеющий глубину 42 м и ширину 85 км, не играет существенной роли во внешнем и внутреннем водообмене бассейна (Добровольский, Залогин, 1982).

Климат региона муссонного типа, особенностью которого является сезонная смена господствующих ветров и заметные различия в ходе метеорологических элементов в течение года. Из-за большой протяженности здесь отмечены значительные климатические различия между отдельными районами моря. В целом к северу от 55° с.ш. климат, особенно в прибрежной зоне, более суровый, континентальный. Южнее, где стабилизирующее влияние океана выражено больше, он более мягкий, типично морской. При этом, за счет неравномерного выхолаживания, западные районы моря холоднее восточных.

Самые холодные месяцы года – январь и февраль, а самые теплые – июль и август. Среднемесячные величины температуры воздуха в холодные месяцы составляют +1...-40°C в юго-западной и южной частях моря и -15...-20°C на севере (здесь, в приконтинентальных районах, она может опускаться до -40...-50°C). Наиболее высокие среднегодовые значения температуры воздуха зафиксированы в южной, юго-восточной части моря, где они составляют 4–5°C. К северу от 60° с.ш. средние годовые значения температуры отрицательны (Добровольский, Залогин, 1982).

По существующей классификации Берингово море располагается в области субарктической структуры вод. Во все сезоны года, кроме летнего, температура воды на поверхности повышается с севера на юг. Величина внутригодовых изменений этой характеристики на поверхности моря изменяется от 12–14°C в приконтинентальных районах до 4,5–6°C на акватории Алеутской гряды. На глубине 50 м в течение года температура в 2–4 раза меньше, чем на поверхности, а на 100–150 м ее колебания не превышают 1,5–2,3°C. В открытой части моря сезонные изменения температуры воды охватывают верхний слой до глубин 250–300 м. Глубже 400–500 м сезонных изменений нет, и во все времена года повсеместно отмечено монотонное понижение температуры с глубиной от 3,3–3,7°C до 2,7–2,9°C на горизонте 1000 м.

Наиболее низкие температуры (-1,4...-1,6°C) зафиксированы в мелководных заливах и бухтах, вдающихся в материк, и на участках с ледяным покровом. В мае температура воды выше, а в августе достигает 9–12°C на большей части акватории и 4–7°C на севере. С июня по ноябрь толщина верхнего перемешанного квазиоднородного слоя, где вертикальные градиенты температуры менее 0,01°C, увеличивается с 10–30 м до 30–75 м, и в прибрежной зоне слой с

почти одинаковой температурой распространены до придонных горизонтов. В январе-марте, когда сезонный термоклин разрушен, толщина верхнего квазиоднородного слоя повсеместно возрастает до 100–250 м, причем наименьшие значения (75–100 м) отмечены в местах вторжения в море тихоокеанских вод на юге района.

В августе наступает максимальный прогрев поверхностных вод на большей части акватории. В это время в прибрежных мелководных районах температура воды обычно выше, чем в открытом море (11–14°C), а наиболее низкие температуры вблизи Берингова пролива. Величина внутрисуточных колебаний температуры воды в отдельных районах (на свале глубин и вблизи берегов) в теплое время года может достигать 3–7°C. В сентябре-октябре начинается период осеннего охлаждения поверхностных вод, и характеристики температурного поля постепенно переходят в зимнему виду.

На всей акватории моря, исключая мелководье и район Алеутской гряды, во все сезоны года на вертикальных профилях температуры и разрезах отмечены холодный подповерхностный и теплый промежуточный слои. Ядро холодного подповерхностного слоя отчетливо выражено только в теплый период года за пределами шельфовой зоны. В холодный период года в процессе выхолаживания деятельного слоя моря, сезонный термоклин исчезает, и верхняя граница холодного слоя оказывается на поверхности.

Соленость поверхностного слоя воды в целом изменяется в пределах от 33,0–33,3‰ (юго-западная и центральная части моря) до 31–32‰ во все сезоны года. Летом и в начале осени соленость вод на поверхности меньше, чем зимой, но больше, чем весной. Зимой она увеличена за счет процессов льдообразования и уменьшения берегового стока, а весной резко падает. Максимальные значения солености (33,2–33,3‰) на поверхности отмечены в районе прол. Ближний, в западной части глубоководной котловины и вблизи средней части Алеутских островов, а минимальные (до 20–25‰) – в материковых заливах и бухтах прибрежной полосы. Распреснение прибрежных вод достигает своего максимума в июле. В отдельные месяцы на границе восточно-берингоморского шельфа и в прибрежных районах отчетливо выражены зоны максимальных горизонтальных градиентов этой характеристики – фронты солености. С глубиной соленость, как в поверхностном, так и в нижележащих слоях, непрерывно возрастает в пределах всей акватории моря, но основные черты ее пространственного распределения до горизонтов 50–75 м остаются почти неизменными (Добровольский, Залогин, 1982). Сезонные изменения солености по вертикали происходят в основном в пределах верхнего деятельного 75–150-метрового слоя. На поверхности деятельного слоя зафиксированы наибольшие внутригодовые колебания солености. Их обычные значения составляют 0,5–0,8‰ в глубоководной и 1–2‰ в мелководной частях Берингова моря. В заливах и бухтах материковой части побережья они значительно выше и могут достигать 3–7‰, и даже 10–15‰. С глубиной

эти колебания затухают до 0,3–0,5‰ (1,0–1,2‰ на шельфе) на нижней границе деятельного слоя. Глубже 150 м сезонных колебаний солености уже нет.

Основной массе вод Берингова моря свойственна субарктическая структура, главная особенность которой – наличие холодного и теплого промежуточного слоев, составляющих самостоятельные водные массы – промежуточную берингоморскую и промежуточную тихоокеанскую. В целом вся толща вод глубоководной части моря летом четко разделена на четыре слоя: поверхностный, холодный промежуточный, теплый промежуточный и глубинный. На восточно-берингоморском шельфе в это время выделяют только две водные массы: поверхностную (более высокие значения температуры и низкие – солености) и придонную (более высокие значения солености и более низкие температуры (Добровольский, Залогин, 1982).

Главная особенность циркуляционной системы Берингова моря – циклонический круговорот общего движения вод (против часовой стрелки) на большей части акватории. К северу от 60° с.ш. на восточно-берингоморском шельфе отмечен менее значительный антициклонический круговорот. К северу от 55° с.ш. основной поток отклоняется к северо-западу и следует к коряжскому побережью азиатского материка. Основным перенос вод у западной кромки восточно-берингоморского шельфа происходит при помощи течения, получившего название Поперечного или Склонового берингоморского. Средняя скорость этого течения составляет 5–10 см/с, а максимальная – 10–15 см/с (у коряжского побережья). По мере приближения к азиатскому матерiku Поперечное течение постепенно поворачивает на запад и разветвляется на два потока. Большая часть вод поворачивает вдоль побережья к югу, давая начало холодному Камчатскому течению, которое осуществляет сброс берингоморских вод в Тихий океан. Скорость этого течения составляет около 15 см/с (максимальные среднесуточные значения достигают 40–80 см/с, а в Камчатском проливе – 90–120 см/с). Другая ветвь поворачивает на северо-восток, давая начало Наваринскому течению, которое огибает мористую часть Анадырского залива, образуя в нем циклонический круговорот, и осуществляет перенос вод в северную часть моря – в Берингов пролив и зал. Нортон. Максимальные значения скорости этих течений наблюдаются в узкостях проливов, у камчатского и коряжского побережий (до 25–50 см/с).

Заметный вклад в колебания скорости и направления течений Берингова моря вносят реверсивные приливо-отливные течения. Эти течения относительно слабы в открытой части моря, однако в проливах, вблизи островов, у материкового побережья и на отмелях их скорости составляют 1–2 м/с, а в отдельных мелководных проливах достигают 4–6 м/с. Здесь преобладающие течения ориентированы, как правило, по касательным к изобатам (Добровольский, Залогин, 1982). Приливные явления вызывают значительные колебания

уровня моря, скорости и направления течений. По характеру колебаний уровня здесь отмечены все типы приливов: полусуточные, неправильные полусуточные, неправильные суточные и суточные. На большей части акватории преобладают неправильные суточные приливы.

Берингово море является самым северным из дальневосточных морей и самым суровым по климатическим характеристикам и ледовым условиям. Зимой и весной примерно половина площади его акватории покрыта неподвижными и дрейфующими льдами. В целом продолжительность ледового периода в зависимости от суровости зимы составляет 80–252 дня в теплые зимы, 120–294 в умеренные и 170–365 в суровые зимы. В теплые зимы льдом покрыто около 20% площади моря, а максимум ледовитости отмечен в конце февраля. В умеренные и суровые зимы лед покрывает, соответственно, до 37 и 56% площади, а время наступления максимума ледовитости смещен на первую половину апреля. Процесс льдообразования начинается в северо-западной части Берингова моря, где льды появляются в октябре и постепенно сносятся к югу. В Беринговом проливе, в заливах Анадырском и Нортон лед можно встретить уже в сентябре. В ноябре-декабре плавучие льды появляются у п-ова Камчатка и Командорских о-вов. Зимой вся северная часть моря заполняется тяжелыми, непроходимыми льдами толщиной до 6 м. Под влиянием ветров и течений ледяные поля находятся в движении (Добровольский, Залогин, 1982). Во второй половине апреля начинается процесс очищения моря ото льда. В западной половине Берингова пролива лед отмечен на протяжении всего года. На характеристики ледового режима заливов, бухт и отдельных проливов сильное влияние оказывают стонно-нагонные ветры.

Прикамчатские и прикурильские воды Тихого океана

Двухсотмильная зона тихоокеанских вод, прилегающая к Курильским островам и Восточной Камчатке, входит в состав российской экономической зоны. Этот район является составной частью субарктической области северной Пацифики. Указанный район – это окраина Северо-западной котловины Тихого океана, обрамленная на северо-западе геосинклинальными горными сооружениями Курило-Камчатской островной дуги и сопряженным с ним одноименным глубоководным желобом, а на севере – аналогичными элементами Тихоокеанского подвижного пояса Алеутской островной дуги и сопряженным с ней Алеутским желобом (Шунтов, 2001).

По существу, все пространство северо-западной части Тихого океана в пределах российской экономической зоны занято водными массами субарктической структуры (Бурков, 1980; Гамутилов, 1959; Кукса, 1959; Морошкин, 1955; Шунтов, 2001).

Узкая отмель, крутые склоны свала глубин, наличие каньонов и уступов, сейсмичность района, высокая динамика вод, связанная с приливо-отливным и ветровым перемешиванием,

оказывают влияние на формирование осадочных пород в этом районе и делают эту область транзитной зоной переноса осадочного материала. Здесь на мелководье и в верхней части свала преобладают пески и валунно-гравийно-галечные осадки. Пески занимают центральную и внешнюю часть отмелей, местами спускаясь на свал глубин. На склоне происходит замена песков алевритами. Самые большие глубины впадины и ложа занимают алевритово-глинистые и глинистые грунты (Дулепова, 2002).

В распределении всех гидрологических и гидрохимических характеристик в прикурильских водах наблюдается сильная мозаичность. Особое место в ней занимают мезомасштабные круговороты с диаметром от нескольких десятков до 200 км. Исключительная динамичность и пестрота океанологических условий в прикурильских водах соответственно определяет ее большую пестроту и амплитуду сезонных и межгодовых изменений.

Все пространство северо-западной части Тихого океана в пределах российской экономической зоны занято водными массами субарктической структуры. Лишь в юго-восточной части района, где в летнее время вторгается так называемая Северо-восточная ветвь Куроисио, происходит смешение субарктической и субтропической структур. При этом воды камчатско-командорского района можно выделить в особый подтип. На этот район влияют берингоморские воды, выносимых в океан Восточно-Камчатским течением, а также субарктических вод из наиболее восточных областей, распространявшихся с Аляскинским течением. Последнее обуславливает относительно высокие температуры теплого промежуточного слоя и меньшие глубины его расположения. Наиболее характерной особенностью этих вод является повышение температуры от Камчатки на восток и постепенное выклинивание в этом направлении холодного промежуточного слоя. Для обитающей здесь биоты большое значение имеет тот факт, что вертикальное развитие холодного слоя на свале глубин более значительно, чем восточнее, в открытом океане (Шунтов, 2001).

Северо-западная часть Тихого океана всегда считалась одной из наиболее высокопродуктивных зон Мирового океана. На генерализованных схемах количественного распределения биогенов зона их наиболее высоких концентраций включает в себя прикурильские, прикамчатские и приалеутские воды, а кроме того, зал. Аляска и побережье Северной Америки (Дулепова, 2002).

Авачинский залив вдается в восточный берег полуострова Камчатка и включает в себя открытую часть — собственно Авачинский залив и закрытую часть — Авачинская бухта (Авачинская губа). Залив включает в себя бухты Большая и Малая Саранная, бух. Бичевинская и др. Острова, расположенные в Авачинском заливе: о-в Крашенинникова и о-в Старичков (Иванова, Витер, 2002). Берега Авачинского залива образованы отрогами горных хребтов,

между которыми расположены речные долины, выходящие к морю (Лоция Берингова моря, 1959).

Район тихоокеанских вод, принадлежащих к российской экономической зоне, – область со специфическим океанологическим режимом. Стоит отметить присутствие мезомасштабных круговоротов с диаметром от нескольких десятков до 200 км. Некоторые мощные антициклонические круговороты образуются в результате вторжения холодных охотоморских вод, а на север теплых языков северо-восточной ветви течения Куроисио. Климат здесь сравнительно мягок (Удинцев, 1955, 1972; Шунтов, 2001).

Главные камчатские хребты простираются с юго-запада на северо-восток. На Камчатке в районы основных мысов (Шипунский, Кроноцкий, Камчатский) и далее в океан выходят также хребты, имеющие общее южное направление, что создает очень сложную комбинацию разнонаправленной складчатости и разломов. Данное обстоятельство, а также выход к Камчатскому заливу Алеутского глубоководного желоба еще более усложняют надводный и подводный рельеф в этом районе. Шельф и свал глубин расчленены здесь крутыми уступами, террасами, подводными каньонами и фиордами (Ильин, 1961; Канаев, 1959; Канаев, Ларина, 1959; Удинцев, 1955, 1972).

Одной из характерных черт рельефа дна камчатско-командорского района является слабовыраженный шельф. Его ширина в пределах от 1–3 до 10–15 миль. Но в некоторых местах (большие заливы, район Парамушира и мыса Лопатки, а также Южнокурильский пролив) она достигает 30 и даже 45 миль. Край отмели, как правило, проходит по глубинам 120–180 м, а в районах подходящих к берегам каньонов даже по глубине 40–100 м (Ильин, 1961; Канаев, 1959; Канаев, Ларина, 1959). Площадь, занимаемая материковым склоном, в целом больше площади мелководья. Наиболее сложен именно рельеф материкового склона, особенно там, где желоба и подводные хребты пересекают его в различных направлениях. Склон Камчатки и островные склоны Курильской и Командоро-Алеутской дуг переходят в присваловую стенку соответствующих глубоководных впадин.

Узкая отмель, крутые склоны свала глубин, наличие каньонов и уступов, сейсмичность района, высокая динамика вод, связанная с приливо-отливным и волновым (ветровое и цунами) перемешиванием, делают приматериковую окраину Северо-западной котловины Тихого океана областью транзитного переноса осадочного материала, мелкие фракции которого накапливаются только в затишных зонах и в замкнутых понижениях рельефа. В связи с этим на мелководье и в верхней части свала глубин почти повсеместно преобладают пески и валунно-гравийно-галечные осадки преимущественно терригенного и пирокластического происхождения (Безруков, 1955; Безруков, Мурдмаа, 1959; Удинцев, 1972). В то же время скальные, гравийно-галечные и песчаные грунты могут локально встречаться по существу на

любых глубинах. Гравийно-галечные грунты больше тяготеют к верхней части мелководья, находящейся под воздействием мощных океанских волн. Пески занимают центральную и внешнюю часть отмелей, а также местами спускаются на свал глубин. Вообще же на склоне происходит замена песков алевритами. Самые большие глубины впадин и ложа океана занимают илы – алевритово-глинистые и глинистые. Наиболее важным источником осадочного материала в северо-западной части Тихого океана является материковая эрозия (особенно характерно для Камчатки с ее сравнительно крупными реками), волновая абразия и вулканизм.

Северо-западная часть Тихого океана, как и глубоководные котловины морей, расположена в зоне, занимающей промежуточное положение между океаном и материком. Это накладывает отпечаток на формирование климатических особенностей данного региона. Существенно также ее положение относительно главных атмосферных фронтов. Между воздушными массами умеренных и субтропических широт расположен полярный фронт. Фронт является зоной циклогенеза и столбовой дорогой переноса воздушных масс на восток и северо-восток. Летом полярный фронт расположен между 40 и 60° с.ш., а иной – между 30 и 50° с.ш. (Тихий океан, 1966). Зимой в Северной Пацифике располагается еще один фронт – арктический, являющийся границей морского умеренного и арктического воздуха. Он расположен над северной частью Охотского (Охотская ветвь) и между 56 и 58° с.ш. над Беринговым (тихоокеанская ветвь) морями. Летом арктический фронт отступает в Арктику.

В западной части Северной Пацифики отмечены очень большие сезонные колебания температуры как воздуха, так и воды в верхних слоях. В северо-восточной части Тихого океана, несмотря на более высокоширотное положение этого региона, все температурные контрасты (сезонные, пространственные, соотношение температуры воды и воздуха) сглажены.

Циркуляция умеренных вод северо-западной Пацифики – составная часть северотихоокеанского субарктического макрокруговорота. Главные особенности этой циркуляции связаны с положением западного субарктического круговорота. Контуры данного круговорота составляют несколько значительных течений и их ветвей: на западе - Восточно-Камчатское (часто выделяется его продолжение – Курильское течение) и Ойясио, с юга, юго-востока и востока – Субарктическое и Западный ветровой дрейф, с северо-востока – Аляскинское течение.

Камчатский шельф с сопредельными участками северокурильского мелководья зимой охлажден до минус 1,8 °С. До апреля здесь присутствуют плавучие льды (Гамутилов, 1959; Кукса, 1959). Существование перечисленных локальных зимних очагов холода в северо-западной части Пацифики связано со значительной теплоотдачей, охлаждающим влиянием шельфа, адвекцией холодных вод из Берингова и Охотского морей, а местами и с распреснением.

Летом в южной части рассматриваемого региона, и особенно в открытых водах, отмечено широтное положение поверхностных температур, но в камчатско-командорском районе под влиянием окраинных течений изотермы имеют направление, близкое к меридиональному. У Курильских островов это в первую очередь связано с функционированием мощных апвеллингов в центральной части гряды. Здесь даже в разгар лета температура в пределах 2–4°C и даже ниже. Повсеместно минимальная температура отмечена в марте, а максимальная – в августе, реже – в сентябре, амплитуда сезонной изменчивости составляет около 10°C (Гамутилов, 1959).

Чукотское море

Чукотское море – окраинное море Северного Ледовитого океана, расположено между Чукоткой и Аляской. На западе проливом Лонга соединено с Восточно-Сибирским морем, на востоке в районе мыса Барроу – с морем Бофорта, на юге Берингов пролив соединяет его с Беринговым морем Тихого океана (Рисунок 2.4). Через акваторию моря проходит линия перемены дат. Площадь 595 тыс. км², объём 45 400 км³, наибольшая глубина 1256 м, средняя глубина 71 м (Добровольский, Залогин, 1982).

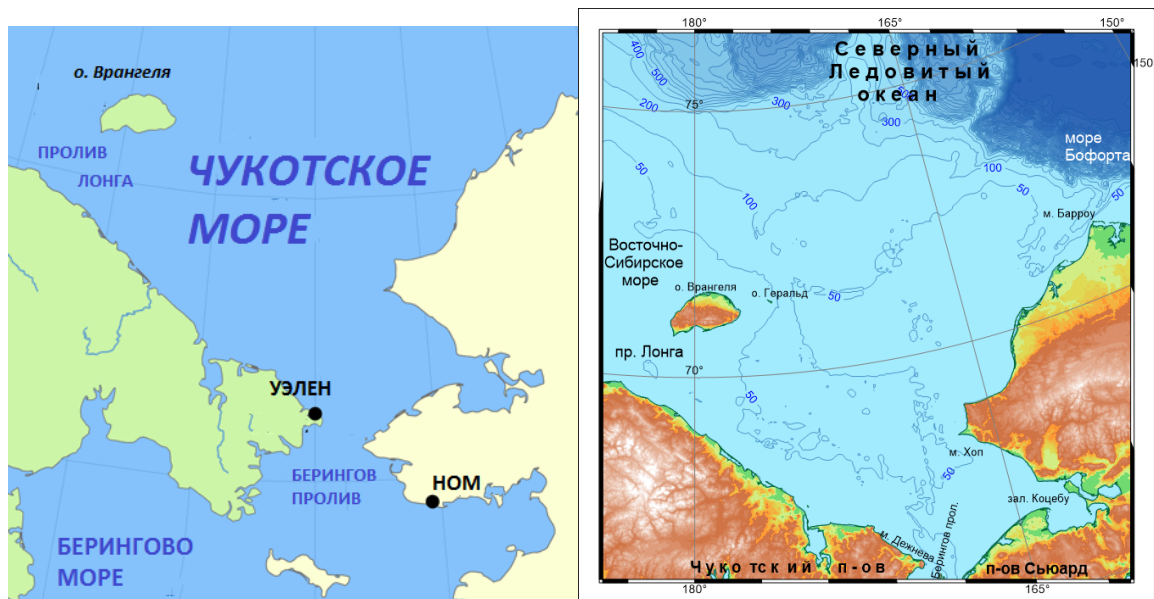


Рисунок 2.4 Чукотское море.

(http://www.aari.ru/resources/a0013_17/chukchi/Atlas_Chukchi_Sea_Winter/text/rejim.html)

Северное положение моря, его обширные границы с арктическим бассейном, определяют черты его климата свойственные арктическим морям (Никифоров, Шпайхер, 1980). Большую часть года море покрыто льдом. Летом море частично покрыто льдом. Отличительная черта Чукотского моря – сравнительно небольшой речной сток. Гидрологический режим определяют северное расположение моря, образование и таяние льда, водообмен с прилежащими бассейнами. Осенью и зимой температурная и соленостная конвекция

выравнивает вертикальное распределение термогалинных характеристик. Весной и летом таяние льда приводит к распреснению поверхностного слоя в разреженных льдах. В течение лета часть моря остается покрытая льдом, с севера в море вдается Чукотский отрог многолетних льдов. В районе кромки льда проходит полярный гидрофронт.

Тихоокеанские воды, поступающие через Берингов пролив и распространяясь тремя ветвями: аляскинской, геральдовской и лонговской (лонговская ветвь наблюдается далеко не каждый год), увеличивают соленость и повышают температуру вод Чукотского моря (в летний сезон). Более распресненные и холодные воды поступают в Чукотское море из Восточно-Сибирского моря, моря Бофорта и арктического бассейна. На северо-западную часть моря может оказывать влияние антициклональная циркуляция вод в море Бофорта. Зимой все море покрыто льдом. Температура воды в поверхностном слое близка температуре замерзания и определяется распределением солености. Поэтому наиболее низкие температуры $-1.75^{\circ}\text{C} \sim -1.8^{\circ}\text{C}$ отмечаются на акваториях с тихоокеанскими водами, имеющими относительно большую соленость. Через пролив Лонга в море втекают воды Восточно-Сибирского моря с температурой $-1.6^{\circ}\text{C} \sim -1.7^{\circ}\text{C}$. Исключение составляет северо-западная часть моря. Здесь, на глубинах 30–75 м расположены летние тихоокеанские воды с более высокой температурой, выше -1.4°C (Рисунок 2.5).

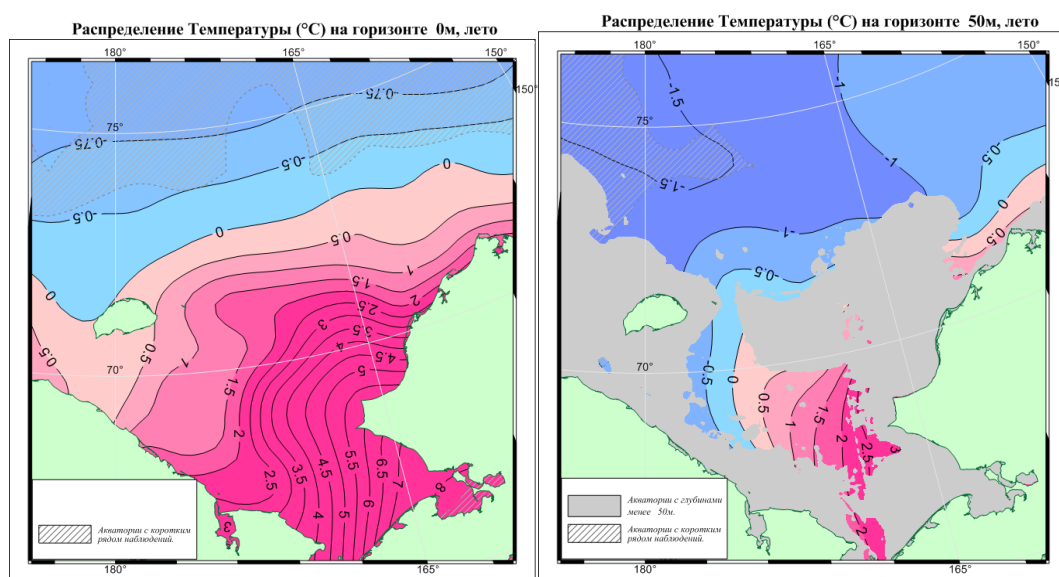


Рисунок 2.5. Температура вод Чукотского моря летом (Никифоров, Шпайхер, 1980)

Летом температура воды зависит от положения кромки льдов, радиационного прогрева, водообмена с прилежащими бассейнами. Акватории свободные ото льда, беспрепятственно поглощают солнечную радиацию, а также непосредственно участвуют в теплообмене с атмосферой. Поэтому температура воды летом на площадях, свободных ото льда, повышаются

намного больше, чем в водах изолированных льдом от солнечной радиации (Никифоров, Шпайхер, 1980).

Наиболее высокая температура отмечается на акватории свободной ото льда и заполненной тихоокеанскими водами. В юго-западной части моря температура воды может превышать 12°C. Эти воды в районе кромки льдов теряют значительную часть тепла и опускаются под поверхностные арктические воды (Никифоров, Шпайхер, 1980). В районе льдов, в разводьях, поверхностные воды могут прогреваться до 2°C~2.5°C. Под сплоченным льдом температура, как правило, ниже 0°C. С глубиной температура воды понижается, а области с водами, имеющими отрицательную температуру, увеличиваются. В течение всего года, в глубинных слоях 250–1000 м залегают воды атлантического происхождения с положительными температурами.

Зимой нарастание льда увеличивает соленость поверхностного слоя. Поступление тихоокеанских вод, также увеличивают соленость вод моря. В результате соленостной конвекции вертикальное распределение солености в пределах материкового шельфа близко к однородному. Влияние тихоокеанских вод, на большей части моря, значительно в течение всего года, особенно летом. Значительное распреснение поверхностных вод отмечено в районах с разряженными льдами, где происходит интенсивный сток талых вод. Здесь соленость может иметь значения менее 10‰. С глубиной соленость возрастает. В районах распреснения отмечен резкий скачок солености, после которого рост солености происходит более плавно. Наибольшие вертикальные градиенты солености, в глубинных слоях, зафиксированы на верхней границе атлантических вод.

Приливы в Чукотском море вызваны тремя приливными волнами: одна приходит с севера — из Центрального арктического бассейна, другая — с запада через пролив Лонга, третья поступает с юга через Берингов пролив. По своему характеру приливы здесь полусуточные, но имеются отличия по скорости и высотам подъема уровня в разных районах моря (Никифоров, Шпайхер, 1980).

Сгонно-нагонные колебания уровня в Чукотском море относительно невелики. В отдельных пунктах побережья Чукотского полуострова они достигают 60 см. На берегах острова Врангеля сгонно-нагонные явления затушеваны приливными колебаниями уровня.

В Чукотском море сравнительно редко возникает сильное волнение. Наиболее бурным море бывает осенью, когда штормовые ветры вызывают волнение 5–7 баллов. Однако вследствие небольших глубин и ограниченности свободных ото льда пространств воды здесь очень крупные волны отсутствуют. Лишь на обширных, свободных ото льда пространствах юго-восточной части моря, при сильных ветрах, высота волн может достигать 4–5 м. В единичных случаях волны имеют высоту 7 м.

Льды в Чукотском море существуют круглый год. Зимой с ноября–декабря по май–июнь море сплошь покрыто льдом — неподвижным у самого берега и плавучим вдали от него. Припай здесь развит незначительно. Он окаймляет узкую прибрежную полосу и врезанные в берег бухты и заливы. Ширина его в разных местах различна, но не превышает 10–20 км. За припаем расположены дрейфующие льды. Большею частью это одно- и двухлетние ледовые образования толщиной 150–180 см. На севере моря встречаются многолетние тяжелые льды. При затяжных ветрах, отжимающих дрейфующий лед от материкового побережья Аляски, между ним и припаем отмечена стационарная Аляскинская полынья. Одновременно в западной части моря присутствует Врангелевский ледяной массив. Вдоль побережья Чукотки за припаем иногда проходит узкая, но очень протяженная (до многих сотен километров) Чукотская заприпайная прогалина (Никифоров, Шпайхер, 1980).

Летом кромка льда отступает на север. В отдельные годы лед скапливается в проливе Лонга и в виде языка тянется вдоль Чукотского берега. В такие годы плавание судов здесь крайне затруднительно. В другие годы льды, напротив, отступают далеко от берегов Чукотского полуострова, что весьма благоприятно для навигации. В конце сентября начинается образование молодого льда, который с течением времени продолжает нарастать и к зиме покрывает все море.

Широкая связь с Центральным Арктическим бассейном, небольшой речной сток и поступление тихоокеанских вод определяют гидрохимические условия Чукотского моря, для которых характерны океанические черты и почти не заметно влияние материковых вод. Содержание кислорода и питательных солей в воде неодинаково по площади и по горизонтам моря, а также имеет отличия от сезона к сезону. Поздней осенью и зимой, когда ледяной покров изолирует море от атмосферы, количество кислорода невелико в верхних слоях и ничтожно мало у дна. Весной и в особенности летом свободное ото льда пространство моря обогащено кислородом. Высокое относительное содержание его (112–130%) отмечено в верхних слоях, которые на юге охватывают горизонты 0–30 м, на севере 0–10, а среди льдов только 0–5 м. Таким образом, богатый кислородом слой выклинивается с юга на север. Под ним количество растворенного кислорода уменьшено, понижено относительное содержание этого газа и в прибрежной зоне моря, где он расходуется на окисление органических веществ, приносимых материковым стоком (Электронный ресурс: <https://geographyofrussia.com/morya-rossii-chukotskoe-more/>).

Глава 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили сборы планктона, выполненные по научной программе КамчатНИРО в восточной части Охотского моря весной 2001–2002 и летом 1999, 2001, 2002, 2013, 2015, 2016 гг. и у юго-восточного побережья Камчатки весной 2002, 2009, 2014, 2016 и 2017 гг., а также в июне 2014 г. В Олюторо-Наваринском районе и в Анадырском заливе пробы собирали по научной программе ЧукотТИНРО и ТИНРО-центра в августе 2010 г. и в сентябре 2003 г., в Чукотском море – в сентябре 2010 г. Над глубинами 12–3000 м использовали ихтиопланктонную коническую сеть с диаметром входного отверстия 80 см и шагом ячеи 0,56 мм. Выполняли вертикальный тотальный лов в слое 500–0 м и от дна до поверхности при меньших глубинах. Для сравнительных ловов в Беринговом море одновременно с сетью ИКС-80 использовали большую планктонную сеть Джеди с диаметром входного отверстия 37,5 см. Всего было обработано 2276 проб. В пробах обнаружено в общей сложности 16659 экз. личинок каридных креветок на разных стадиях развития (Таблица 1.1).

Акваторию исследования разделили на 9 районов (Рисунок 1.1): северная, центральная и южная части Западной Камчатки; юго-восток Камчатки, Кроноцкий залив, Авачинский залив; Олюторо-Наваринский район, Анадырский залив и Чукотское море.



Рисунок 1.1. Районы исследования: 1–3 – северный, центральный и южный районы Западной Камчатки, соответственно, 4 – юго-восток Камчатки, 5 – Авачинский залив, 6 – Кроноцкий залив, 7 – Олюторо-Наваринский район, 8 – Анадырский залив, 9 – Чукотское море

Использованный материал

Район	Судно	Сроки	Глубины, м	Количество проб	Количество личинок, экз.
Западная Камчатка	СРТМ «Шурша»	15.07.–19.08.1999	15–300	85	910
	СТР «Семигорск»	6–30.09.1999	26–1450	40	10
	БАТМ «Сероглазка»	9–29.04.2001	30–850	69	58
	СРТМ-К «Пограничник Петров»	02.07.–05.08.2001	15–210	107	1471
	СТР «Карымский»	22–9.04.2002	30–739	20	48
	СРТМК «Сопчное»	15.07.–12.08.2002	15–200	93	831
	СРТМ-К «Панкара»	3.09.–10.10. 2003	15–845	74	219
	НИС «Профессор Пробатов»	31.07.–11.08.2013	12–568	84	216
	НИС «Профессор Кизеветгер»	06.06.–2.07.2015	15–559	246	5108
	НИС «ТИНРО»	02.06.–02.07.2016	15–569	246	653
Кроноцкий залив	СТР «Карымский»	13.04.2002	85–1300	6	11
	МРТК-316	4–7.05.2016	55–1800	28	0
	МРТК-316	1–2.05.2017	51–470	23	823
Авачинский залив	СТР «Карымский»	13–16.04.2002	65–1700	23	51
	МРТК-316	1–15.05.2009	29–1800	41	414
	МРТК-316	12.03.–19.06.2014	21–1800	150	1281
	МРТК-316	23.04.–24.05.2016	50–3000	127	414
	МРТК-316	5.04.–17.05.2017	48–2000	170	1861
Юго-восток Камчатки	СТР «Карымский»	16–22.04.2002	55–1223	23	93
	МРТК-316	2–10.05.2009	25–243	17	36
	МРТК-316	20–21.04.2014	25–1800	50	40
	МРТК-316	27.04.–25.05.2016	30–370	52	293
	МРТК-316	25–26.04.2017	24–540	27	138
Олюторо-Наваринский район	НИС «ТИНРО»	18.07.–16.08.2010	63–1019	37	75
	СРТМ «Бухоро»	12.07.–10.08.2010	20–109	58	1464
	СРТМ «Щапино»	30.08.–30.09.2005	54–269	106	2
Анадырский залив	НИС «ТИНРО»	10.07.–01.09.2010	35–102	32	95
	СРТМ «Бухоро»	11–23.08.2010	20–78	74	29
	СРТМ «Щапино»	12.08.–12.09.2005	20–137	102	4
Чукотское море	НИС «ТИНРО»	10.09. –16.09.2010	43–320	15	11
Всего		15.07.1999–17.05.2017	15–3000	2276	16659

Пробы фиксировали в 4%-ном формалине и доставляли на берег. В каждой пробе определяли таксономический состав личинок и стадии их развития, а также число личинок. Длину личинки измеряли от конца рострума до заднего края тельсона при помощи окуляр-микрометра с точностью до 0,1 мм. Схема станций показана на рисунках 1.2–1.6.

В работе были использованы гидрологические материалы рейсовых отчетов, полученные сотрудниками КамчатНИРО и ЧукотТИНРО в соответствующий период (архив КамчатНИРО) и карты распределения взрослых форм (архив ЧукотТИНРО). Гидрологические работы проводили в местах сбора планктона посредством зондирующего комплекса ASTD-102 RINKO (JFE, Япония). Измерения температуры, давления (глубина), электропроводности (солености), выполняли с интервалом в 0,5 м по глубине во всем слое сбора планктона. Полученные таким образом данные, заносили в базу данных на основе Ocean Data View (ODV 5.2, Schlitzer, R., Ocean Data View, <https://odv.awi.de>, 2018). В той же программе строили карты распределения и вертикальные профили основных гидрологических параметров. Дистанционные данные о состоянии среды получены с <http://marine.copernicus.eu/> (Copernicus Marine environment monitoring service).

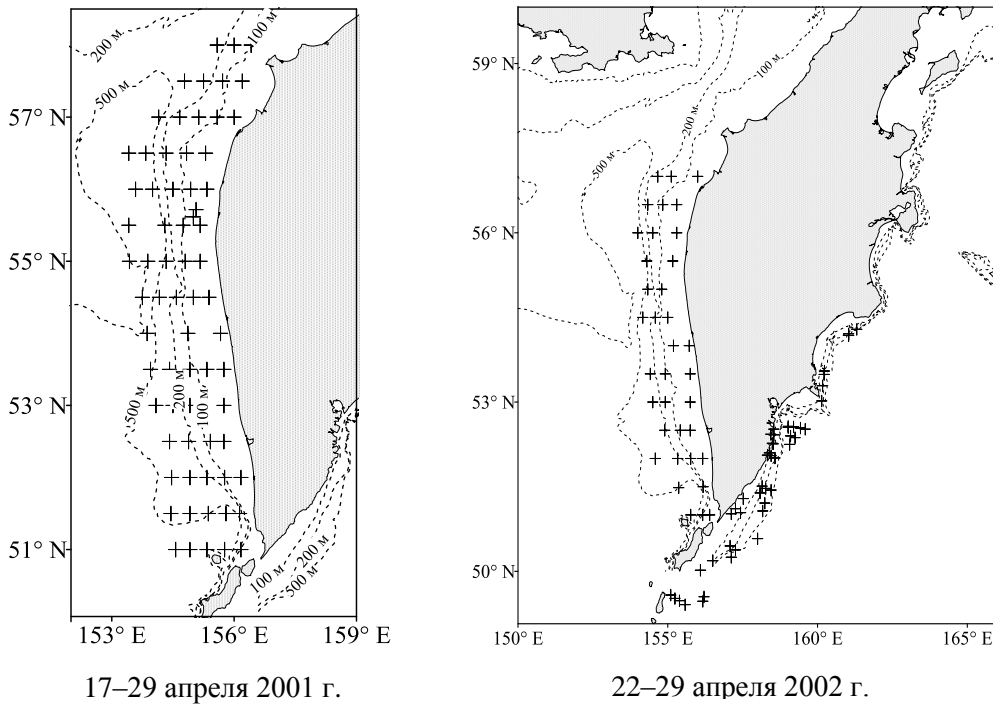


Рисунок 1.2. Схема расположения весенних станций в районе Западной Камчатки

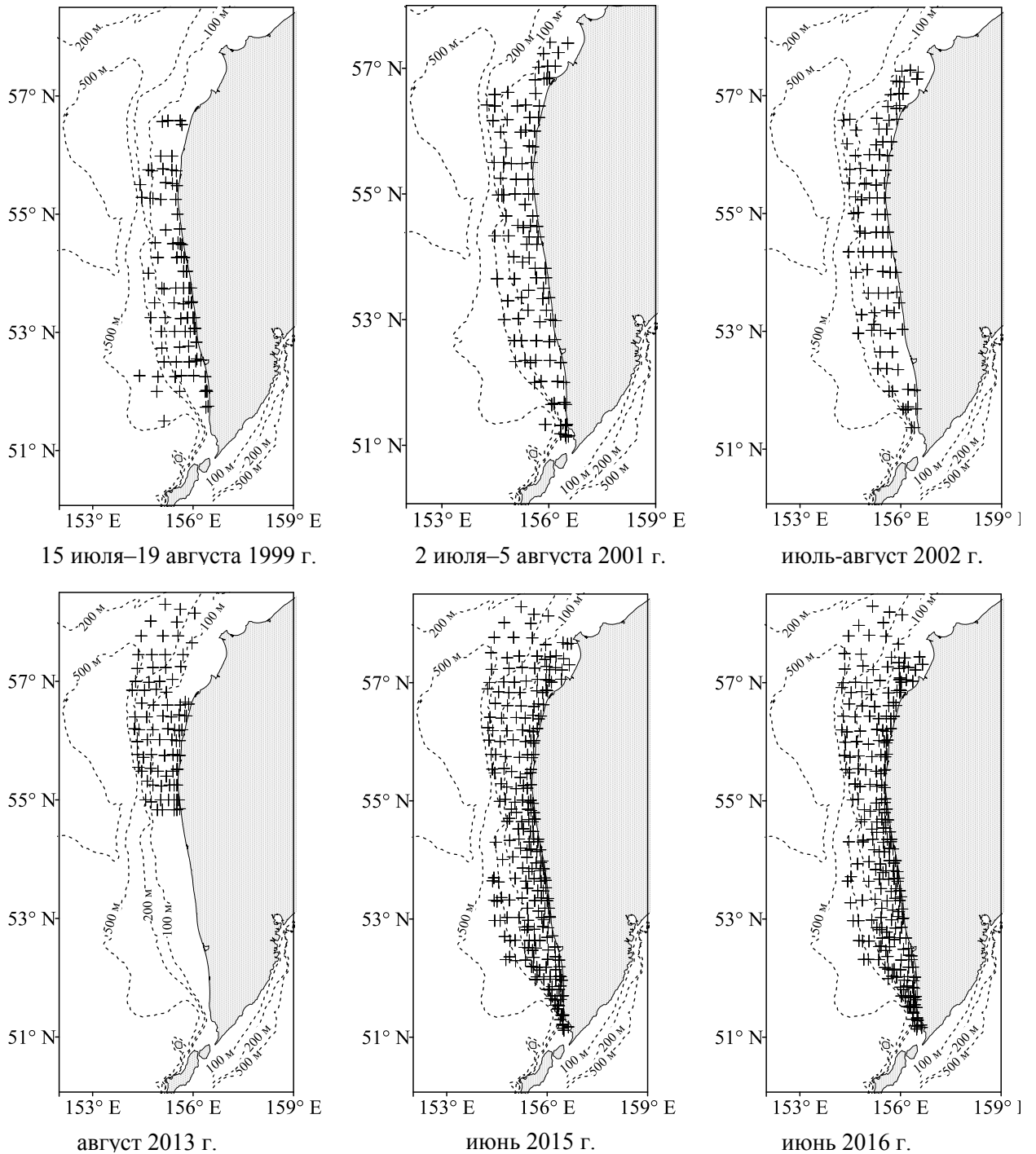


Рисунок 1.3. Схема расположения летних станций в районе Западной Камчатки

Пробы зоопланктона обрабатывали при помощи стандартных методик (Волков, 1984, Инструкция..., 1982; Краткое руководство..., 1990). Систематическое положение морских организмов определяли с учетом современных баз данных (AquaMaps Data sources..., The World Register of Marine Species..., Canadian Register of Marine Species, FishBase). Для определения видового состава зоопланктона использовали определители для прикамчатских вод и для дальневосточных морей (Бродский, 1950; Бродский и др., 1983; Виноградов, Волков, 1982;

Петряшев, 2004; Петряшев, Погодин, 2004; Седова, Лосенкова, 2012; Мурашева, Седова, 2016; Marchaseva, 1996; An Illustrated Guide..., 1997; Petryashov, 2007; Petryashov *et al.*, 2007).

Для определения видовой принадлежности личинок креветок использовали ключи для прикамчатских вод (Седова, Григорьев 2016, 2017а, 2017б) и статьи с описаниями личинок отдельных видов (Иванов, 1965, 1971; Макаров, 1966; Седова, Григорьев, 2015; Haynes, 1980, 1981, 1985; Sedova, Grigoryev 2014б, 2017, 2018; Squires, 1993).

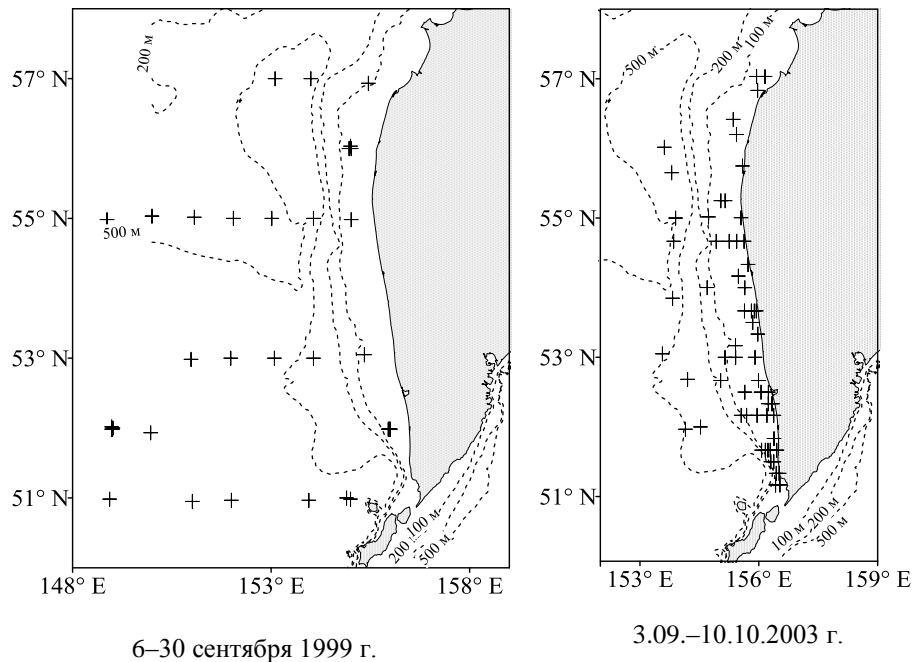


Рисунок 1.4. Схема расположения осенних станций в восточной части Охотского моря

При обработке проб зоопланктон разделяли на три размерные фракции: мелкую (животные длиной до 1,2 мм), среднюю (1,2–3,5 мм) и крупную (более 3,5 мм). Количество планктонных организмов рассчитывалось на 1 м³ объема воды с применением поправочных коэффициентов, принятых в рыбохозяйственных исследованиях (Волков, 1984). Для мелкого сетного планктона коэффициент недолова – 1,5; для среднего – 2; для крупного приняты дифференцированные коэффициенты: для копепод до 5 мм – 2, свыше 5 мм – 3; для эвфаузиид, мизид и щетинкочелюстных длиной до 10 мм – 2, 10–20 мм – 5, свыше 20 мм – 10; для гипериид длиной до 5 мм – 1,5, 5–10 мм – 3, свыше 10 мм – 5; для полихет, мелких медуз, птеропод и других малоподвижных животных – 1.

Для того, чтобы данные уловов были сравнимыми, данные по численности и биомассе привели к одному объему. В результате вычислений были получены значения t-критерия для разных размерных и систематических групп. Для организмов с размерами не более 1,2 мм, этот показатель оказался меньше табличного, следовательно, различия являются достоверными. Для редких видов уловистость ИКС выше, поэтому уловы этой сети можно использовать для оценки

состояния кормовой базы рыб (Седова, Григорьев, 2006). Сравнение с сетью Джеди показало, что ихтиопланктонная сеть улавливает кормовой зоопланктон (преобладающие в уловах организмы размерами более 2 мм) не хуже, а в некоторых случаях даже лучше.

Сравнивали данные уловов планктонных сетей с разным диаметром входного отверстия и разным размером ячеей применяемого сита, облавливающие неодинаково организмы различных размерных групп. Оценку достоверности различий между уловами разных сетей проводили с помощью метода попарных сравнений сопряженных вариантов. Площадь входного отверстия БСД составляет $0,1 \text{ м}^2$, а ИКС – $0,5 \text{ м}^2$.

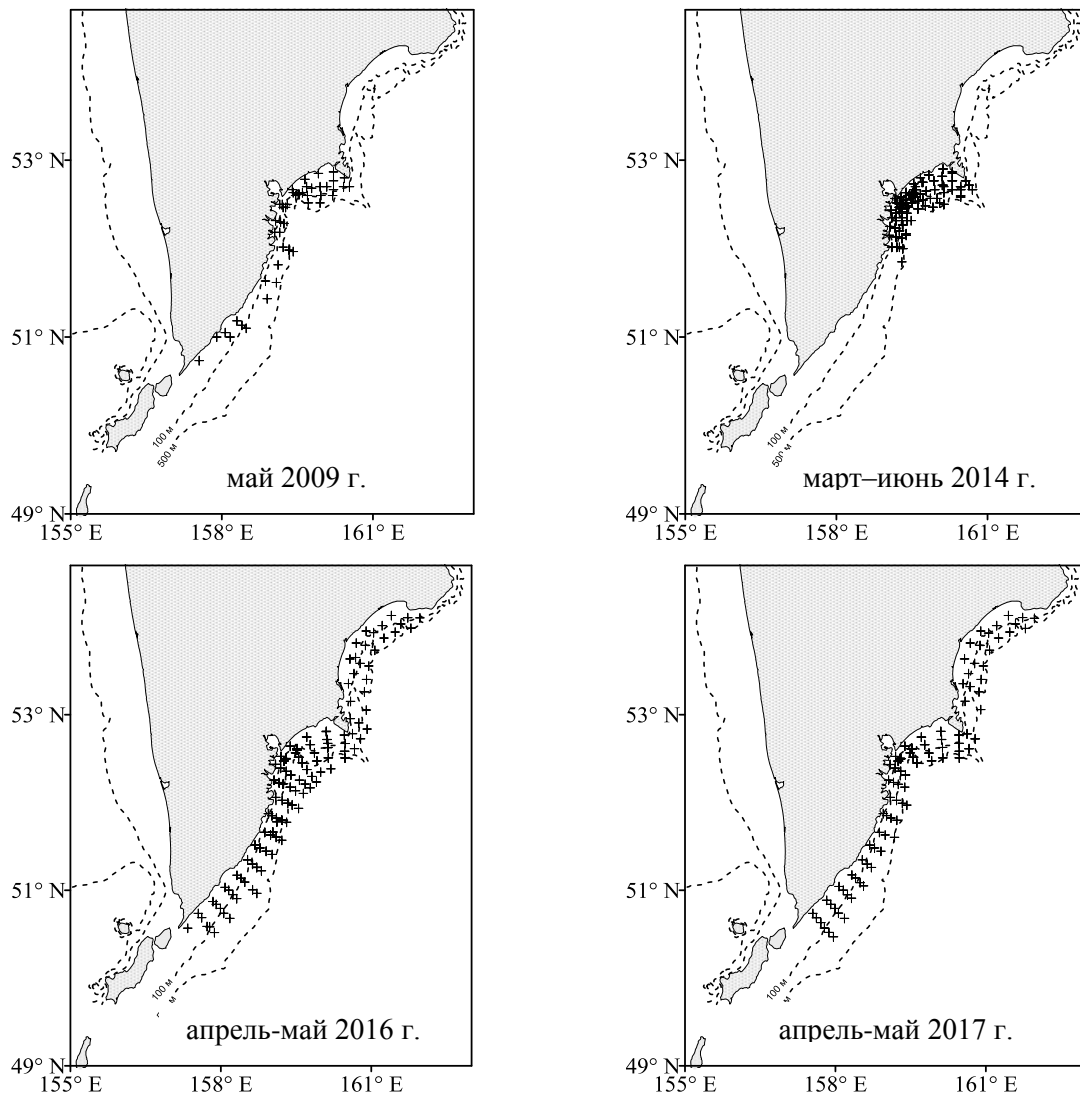


Рисунок 1.5. Схема расположения станций взятия планктонных проб у юго-восточных берегов Камчатки в 2009–2017 гг.

Минимальная длина для основных групп организмов была следующей: личинки Polychaeta – 0,8 мм; Cladocera – 0,7 мм; Echinodermata, Ostracoda – 1,0 мм; Copepoda, Amphipoda, Gastropoda, Euphausiacea – 1,2 мм; Chaetognatha – 3 мм, Decapoda – 2,3 мм; медузы –

1 мм; яйца ракообразных и икра рыб – 0,6 мм (Григорьев, Седова, 2005; Седова, Григорьев, 2006).

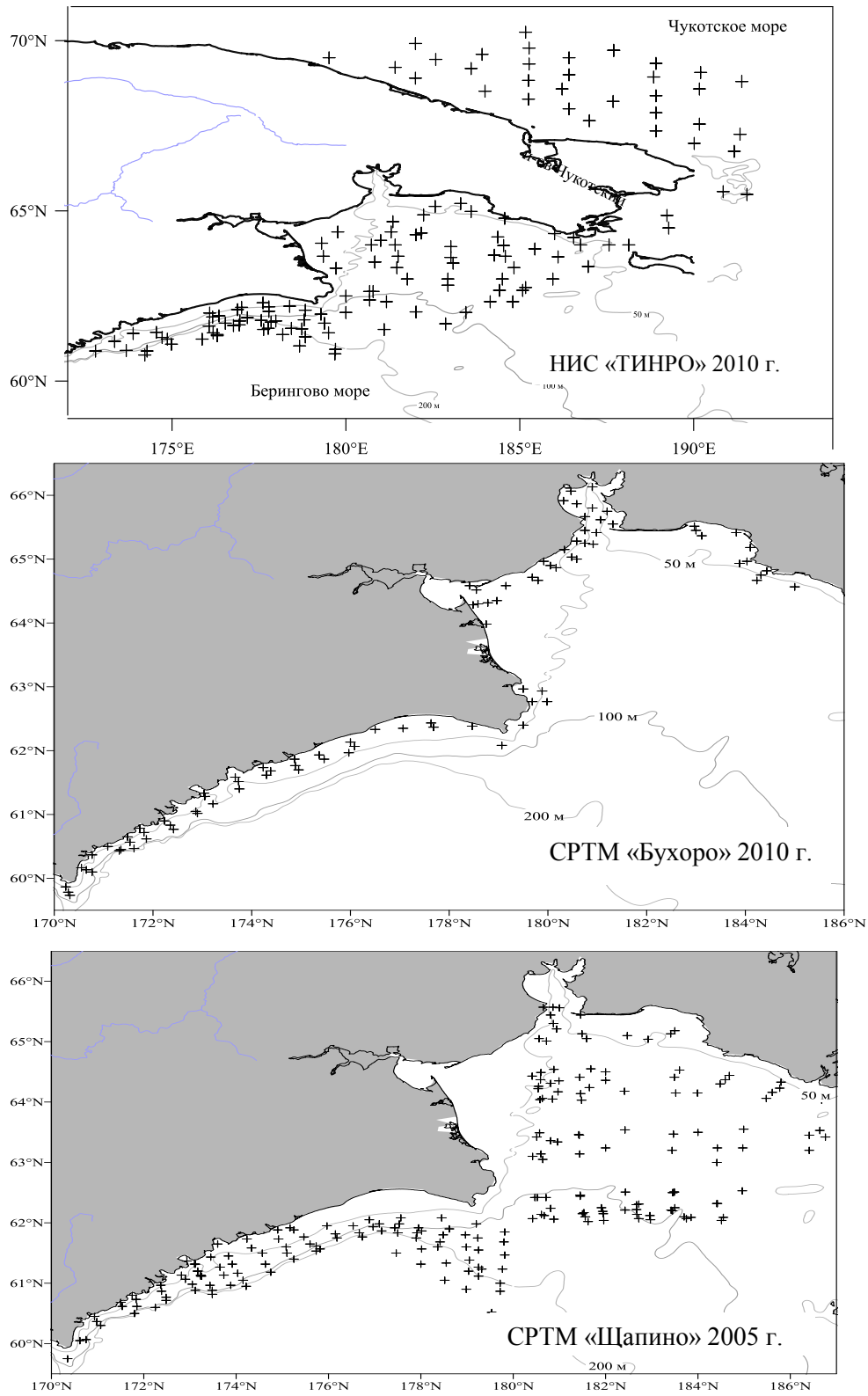


Рисунок 1.6. Схема расположения станций в Беринговом и Чукотском морях в 2010 и 2005 гг.

Для определения биомассы копепод использовали номограммы Численко (1968), для мелкой фракции – стандартные массы основных представителей планктонной фауны, установленных по размерным группам в различных водоемах. По дальневосточным морям такие работы проводили Л.А. Лубны-Герцык (1959), Л.А. Пономарева (1954) и Э.Р. Чернышева (1973), Л.В. Микулич и Н.А. Родионов (1975). Так как размерно-весовые характеристики организмов подвержены сезонной и региональной изменчивости, для мезо- и макропланктона использовали зависимости, связывающие сырой вес тела с длиной организма, что позволяет определять индивидуальные массы планктеров во всем диапазоне колебаний их размеров (Волков, 1984; 1988).

Личинки креветок обитают в верхнем однородном относительно теплом слое пелагиали (как правило, не глубже 50 м). Только самые старшие зоза и декаподиты опускаются в промежуточный слой ниже термоклина, поэтому не имеет смысла численность личинок выражать в экз./м³, как это принято в зоопланктонных исследованиях. При расчетах численности личинок в 1 м³ численность весной над большими глубинами будет очень низкой. В середине лета, когда личинки мигрируют в район с меньшими глубинами, эти показатели окажутся намного выше, хотя фактическая концентрация не изменилась. После окончания метаморфоза личинки креветок оседают на дно и входят в состав бентоса. Важно знать, сколько экземпляров потенциально могут осесть на 1 м² морского дна. Поэтому численность личинок была выражена в экз./м². При составлении таблиц качественного состава личиночного планктона использовали данные фактического количества личинок в пробе. При нанесении результатов пространственного распределения улов выражали в экземплярах на квадратный метр условной поверхности моря.

В соответствии с критериями, представленными Уильямсоном (Williamson, 1969, 1982), мы избегаем в нашей номенклатуре неоднозначного термина «постличинка» (postlarvae, в литературе без разбора используются для поздних личиночных и ранних ювенильных стадий креветок) и «мегалопы» (megalopa) (Kaestner, 1980). Название «зоза» (zoea) в данной работе применяли к ранним личиночным стадиям, которые используют исключительно торакальные придатки для передвижения; термин «декаподит» (decapodid, в качестве эквивалента «мегалопы») был использован для более поздних личинок, у которых уже есть некоторые ювенильные признаки (переоподы и плеоподы, полностью сегментированные и функциональные), но также содержащие личиночные особенности (функциональные экзоподиты). Нейтральный термин «возраст» обозначает цикл линьки, независимый от фазы развития (личиночный или ювенильный) и наличия или отсутствия морфологических изменений, связанных с линькой (Schultze, Anger, 1997). При описании личинок использовали терминологию по Clark *et al.* (1998) и Garm (2004).

Расчеты выполняли с использованием общепринятых в биологии статистических методов (Урбах, 1964; Лакин, 1980; Глотов и др., 1982). Статистическую обработку материалов осуществляли с применением компьютерных программ Microsoft Excel, BioStat LE 6.7.0.0, Statistika 13.3. Для построения карт распределения планктонных организмов использовали программу Surfer-11.

Рисунки личинок креветок и схемы были выполнены автором в программе CorelDraw-X7. Масштаб указан на рисунках. Прочерки в таблицах обозначают отсутствие данных.

Использованные обозначения и сокращения:

A1 – антеннулы;

A2 – антенны;

Mr1–3 – первая-третья пары максиллипед, соответственно;

P1–P5 – первая-пятая пары переоподов, соответственно;

Mx1 – максиллула;

Mx2 – максилла;

Cr – карапакс;

Gv – общий вид;

T – тельсон;

pl – плеоподы;

TL – общая длина.

Глава 4. МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА КАРИДНЫХ КРЕВЕТОК РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Для района исследования известно 58 видов каридных креветок (Приложение). Из них 4 вида, предположительно, проходят прямое развитие, 6 видов имеют всего 1 личиночную стадию. Такие личинки в пробы обычно не попадают, т.к. креветки живут на больших глубинах в открытой части океана, либо личинки остаются прикрепленными к плеоподам самки. Срок нахождения таких личинок в планктоне ограничен 2–3 неделями. В планктонных пробах из камчатских и чукотских морских вод в настоящее время возможно идентифицировать до вида личинок 5 видов из семейства Pandalidae, 9 видов из семейства Crangonidae, 15 видов из семейства Thoridae. Остальные семейства встречаются довольно редко и не над шельфом, а над океаническими глубинами. У 23 видов личинки до сих пор не описаны, у 10 видов ранее была описана только первая стадия. Некоторые формы возможно определить только до рода (Таблица 4.1).

Таблица. 4.1

Список видов, обнаруженных в планктонных пробах из прикамчатских и чукотских морских вод

Thoridae	Crangonidae	Pandalidae
<i>Birulia sachalinensis</i> Brashnikov, 1903	<i>Argis crassa</i> (Rathbun, 1899)	<i>Pandalus eous</i> Makarov, 1935
<i>Eualus barbatus</i> (Rathbun, 1899)	<i>A. dentata</i> (Rathbun, 1902)	<i>P. goniurus</i> Stimpson, 1860
<i>E. belcheri</i> (Bell, 1855)	<i>A. lar</i> (Owen, 1839)	<i>P. hypsinotus</i> Brandt, 1851
<i>E. fabricii</i> (Kröyer, 1841)	<i>A. ochotensis kamtschatica</i>	<i>P. platyceros</i> Brandt, 1851
<i>E. macilentus</i> (Kröyer, 1842)	Sokolov, 2001	<i>P. tridens</i> Rathbun, 1902
<i>E. pusiolus</i> (Kröyer, 1841)	<i>A. ochotensis ochotensis</i>	
<i>E. suckleyi</i> (Stimpson, 1864)	Komai, 1997	
<i>Lebbeus armatus</i> (Owen, 1839)	<i>A. ovifer</i> (Rathbun, 1902)	
<i>L. polaris</i> (Sabine, 1821)	<i>Crangon dalli</i> Rathbun, 1902	
<i>Spirontocaris arcuata</i> Rathbun, 1902	<i>C. septemspinosa</i> Say, 1818	
<i>Sp. intermedia</i> Kobjakova, 1936	<i>Mesocrangon intermedia</i>	
<i>Sp. murdochi</i> Rathbun, 1902	(Stimpson, 1860)	
<i>Sp. ochotensis</i> (Brandt, 1851)	<i>Neocrangon communis</i>	
<i>Sp. phippisii</i> (Kröyer, 1841)	Rathbun, 1899	
<i>Sp. spinus</i> (Sowerby, 1805) [in Sowerby, 1804-1806]	<i>Rhynocrangon</i> sp. Zarenkov, 1965	

4.1. Особенности морфологии личинок каридных креветок

Личинки из инфраотряда Caridea, обитающие в прикамчатских водах, проходят в своем развитии от 1 до 11 стадий зоэа и 1–2 декаподитные стадии. Отдельные морфологические структуры развиваются постепенно. В некоторых случаях отмечена гетерохрония в развитии конечностей. Размеры личинок, в первую очередь, зависят от размеров икринок. Диаметр икринок и количество желтка в них зависят от типа развития личинок. Виды с укороченным

развитием имеют очень крупные яйца с большим количеством желтка (Заренков, 1965). Общая длина младших личинок из прикамчатских и сопредельных вод составляет от 2,5 до 8 мм. Самые старшие личинки могут иметь длину от 6 до 18 мм. Обычно при описании личинок креветок используют длину карапакса (от заднего края глаза до заднего края карапакса) и общую (тотальную) длину – от конца рострума до терминального края тельсона.

Тело личинки делится на два отдела – переон и плеон. Глаза сидячие или стебельчатые сложные фасеточные. Большая часть головы и грудных сегментов прикрыта карапаксом (Рисунок 4.1 А, *Ср*). У многих личинок данного инфраотряда, обитающих в прикамчатских водах, имеется рострум (Рисунок 4.1 А, *R*). У младших личинок из семейства Pandalidae он, как правило, лишен шипов, у более стадий сначала развиты дорзальные шипы, а на последних стадиях зоэа – еще и вентральные. У личинок других семейств рострум, как правило, лишен шипов на всех стадиях, кроме декаподитной. У некоторых видов рострум отсутствует. Антеровентральный край карапакса может быть зубчатым либо гладким. У большинства видов имеется также птеригостомиальный шип. На второй стадии зоэа развиты хорошо заметные супраорбитальные шипы (Рисунок 4.1 А, *Cou*). У некоторых видов из семейства Thoridae супраорбитальные шипы заметны уже на первой стадии зоэа, например, у рода *Spirontocaris*. На декаподитной стадии шипы исчезают.

Сегменты переона несут 13 пар конечностей: антеннулы, антенны, мандибулы, максиллулы, максиллы, три пары максиллипед, 5 пар переоподов. Антеннулы состоят из основания, экзоподита и эндоподита (Рисунок 4.1 А, *А1*). На первой стадии зоэа основание А1, эндоподит и экзоподит несегментированные. По мере развития личинок на последующих стадиях отделены второй и третий сегменты основания (рис 4.1, И). У видов с укороченным развитием уже на второй стадии зоэа основание А1 трехсегментное. У некоторых видов с неукороченным развитием третий сегмент отчленен только на четвертой-шестой стадиях зоэа, например, у видов рода *Crangon* (Sedova, Grigoriev, 2014).

Антенны (Рисунок 4.1 А, *А2*) двухветвистые. Экзоподит антенны (скафоцерит) несет по внутреннетерминальному краю от 9 до 50 щетинок, у старших личинок обычно вооружен шипом. У некоторых видов семейства Thoridae шип на скафоцерите отсутствует и у старших личинок, например, у некоторых *Heptacarpus* (Yamashita and Hayashi, 1979, 1980; Yang and Kim, 2005). Внешний край скафоцерита может нести 1–2 короткие щетинки. Жгутик (эндоподит) антенны у младших личинок обычно нерасчлененный и короткий, а у старших – длинный, многочлениковый, с отделившимся основанием (Рисунок 4.1 А, *жг*; 4.1 Г). У видов с сильно укороченным развитием эндоподит А2 может быть членистым уже на первой стадии.

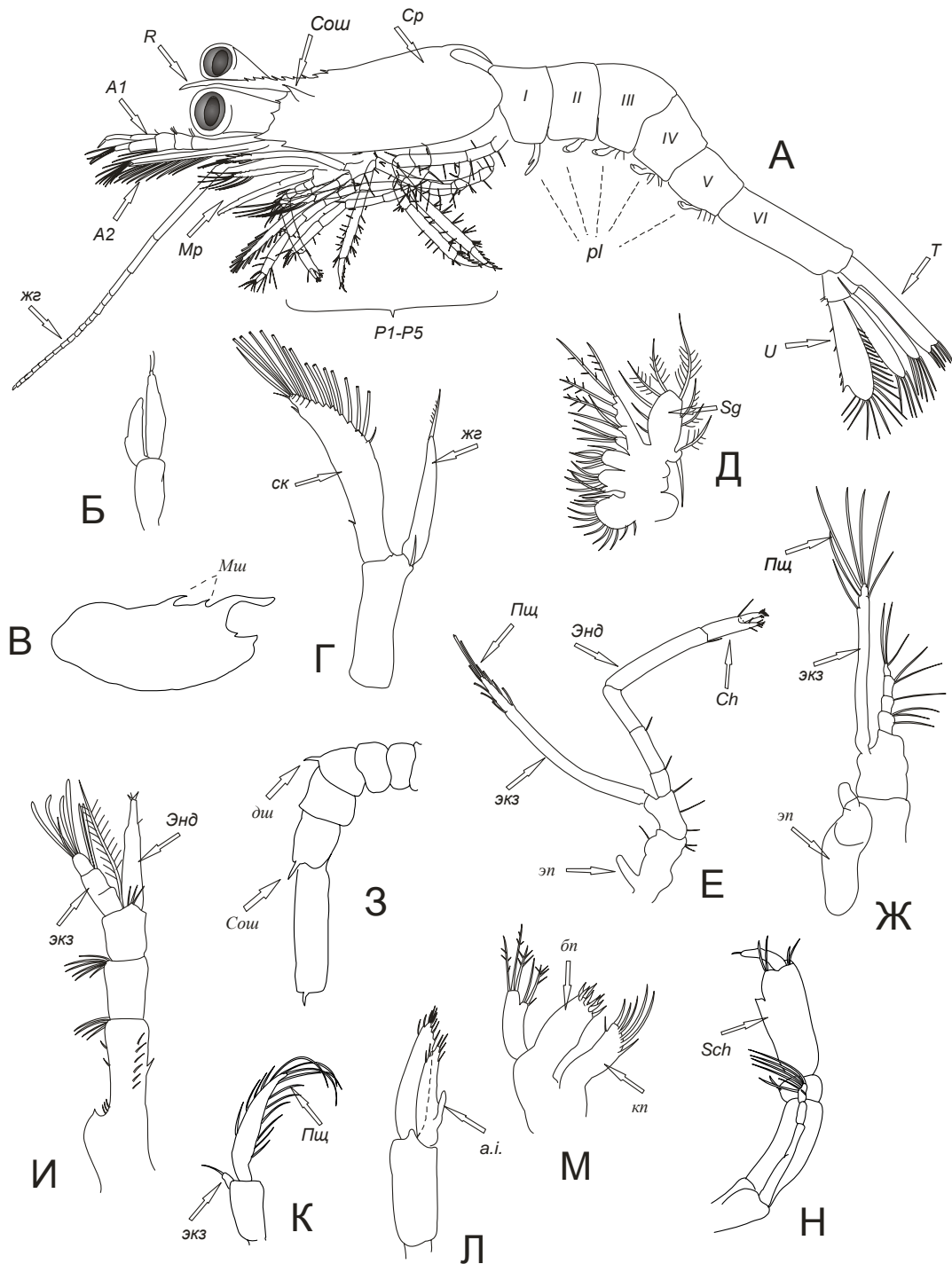


Рисунок 4.1. Схема строения личинки каридной креветки: А – общий вид; Б, К, Л – плеоподы; В – карапакс декаподитной стадии; Г – антенна; Д – максилла; Е, Н – переоподы; Ж – первый максиллипед; З – плеон; И – антеннула; М – максиллула. Условные обозначения: А1 – антеннула; А2 – антенна; жг – жгутик антенн; R – рострум; Ср – карапакс; Сош – супраорбитальные шипы; pl – плеоподы; U – уropоды; T – тельсон; P1–P5 – переоподы; Мр – максиллипеды; жг – жгутики; ск – скафоцерит; I–IV – первый–шестой плеомеры, соответственно; Сg – скафогнатит; Миш – медианные шипы; Пщ – плавательные щетинки; экз – экзоподит; энд – эндоподит; Ch – клешня; эп – эпиподит; душ – дорзальный шип; Душ – дорзолатеральный шип; а.и. – appendix interna; бп – базиподит; кп – коксиподит; Sch – подклешня.

Наиболее надежная структура для видовой идентификации данной группы личинок – скафогнатит (Рисунок 4.1 Д, Сg). Количество щетинок на скафогнатите можно подсчитать

только после отчленения конечности, что является в некоторых случаях нежелательным, а во многих случаях – очень трудоемким при массовой обработке материала. Поэтому данный признак в ключе использован как дополнительный. Количество щетинок на базиподите и коксоподите максиллулы (Рисунок 4.1 М, *bn, kn*) подсчитать еще более затруднительно, а для гидробиолога, не являющегося специалистом по данной группе ракообразных, – очень трудно – из-за мелких размеров и неудобного расположения данной конечности. Поэтому данный признак не использовали.

Плавают личинки вначале при помощи двухветвистых максиллипедов (их 3 пары – Мр1, Мр2, Мр3), а позднее и при помощи плеоподов, экзоподитов и переоподов. По количеству плавательных щетинок на экзоподитах максиллипедов и переоподов, особенно на первой паре, в некоторых случаях можно различать личинок отдельных видов соответствующих стадий (Рисунок 4.1 Ж, *nu*). Пять пар переоподов (Р1–Р5) развиваются постепенно. У многих видов рода *Eualus* при вылуплении переоподы отсутствуют либо сильно недоразвиты (Иванов, 1971; Haynes, 1984). У большинства видов экзоподиты на переоподах развиты с самого начала, но у некоторых родов, например *Heptacarpus*, экзоподиты появляются не сразу на всех переоподах (Yang and Kim, 2005). У самых младших личинок они, как правило, нерасчлененные и лишены щетинок. На второй-третьей стадиях развиты плавательные щетинки на экзоподитах переоподов. Нормально развиты экзоподиты только на стадиях зоза (Рисунок 4.1, Е). На декаподитной стадии экзоподиты сильно редуцированы или отсутствуют. Клешни на переоподах начинают формироваться со второй-третьей стадий зоза. У видов семейства Crangonidae на первой паре переоподов развита крупная подклешня (Рисунок 4.1 Н, *Sch*).

Плеон состоит из 6 сомитов (рис. 4.1, А I–VI). Задний край отдельных плеональных сомитов у некоторых видов вооружен мелкими зубчиками. Третий–пятый сомиты у некоторых видов вооружены дорзальными или дорзолатеральными шипами (Рисунок 4.1 З, *Du*). У многих видов из прикамчатских вод шипы на плеональных сомитах отсутствуют. У большинства видов с неукороченным развитием плеоподы на первой стадии отсутствуют, у видов с укороченным развитием – всегда имеются. На остальных стадиях зоза они развиты обычно на первом–пятом или втором–пятом плеомерах. Вначале у большинства видов плеоподы заметны в виде простых бугорков, на следующей стадии зоза они раздваиваются, а потом становятся двухветвистыми (Рисунок 4.1 Б). У старших зоза на плеоподах появляется отросток *appendix interna*, характерный для взрослых креветок (Рисунок 4.1 Л). У личинок семейства Crangonidae экзоподит плеоподов недоразвит. Плавательные щетинки на плеоподах появляются у старших зоза или только на декаподитной стадии (Рисунок 4.1 К).

Оканчивается плеон тельсоном, который у младших личинок расширяется к концу и несет у видов с неукороченным развитием на терминальном крае 7–8 пар щетинок (Рисунок 4.1

А, Т). У старших личинок тельсон постепенно сужается, появляются латеральные шипы. Уроподы обычно развиваются постепенно. На I–II стадиях они, как правило, отсутствуют. У видов с укороченным развитием уроподы появляются либо на последней стадии зоза, как у рода *Lebbeus*, либо на декаподитной стадии. Анальный шип у самых младших зоза, как правило, отсутствует. С самого начала он имеется, например, у видов из рода *Spirontocaris*.

На последних, декаподитных, стадиях экзоподиты на переоподах редуцируются в связи с переходом на придонный образ жизни. Плавательная функция передается плеоподам, на которых развиваются длинные плавательные щетинки. Рострум у многих видов укорачивается и меняет свою форму, приближаясь по морфологии к взрослым особям. На карапаксе у многих видов появляются медианные шипы, характерные для взрослых форм (Рисунок 4.1 **В, Му**). Супраорбитальные шипы исчезают. Конечности ротового комплекса также претерпевают морфологические изменения. Более всего на этой стадии изменяется морфология максиллул. Плеональные сомиты утрачивают дорзолатеральные и дорзальные шипы, характерные для стадий зоза этих видов. Тельсон сужается к концу и утрачивает часть терминальных щетинок. Жгутики антенн и антеннул сильно удлиняются и становятся многочлениковыми.

4.2. Морфология личинок отдельных видов по стадиям развития

Описания личинок креветок многих видов первоначально авторами были сделаны слишком коротко или неточно для разных районов Тихого океана, либо были описаны только отдельные стадии. Описания некоторых видов, сделанные разными авторами, не совпадают. За последние 30 лет было проведено несколько серьезных ревизий инфраотряда Caridea и отдельных родов, в связи с чем изменилось систематическое положение некоторых видов. Определителей для личинок креветок северо-западной части Тихого океана не существовало. Поэтому потребовалось тщательное изучение морфологии отдельных стадий личинок, чтобы выявить наиболее надежные и наименее изменчивые признаки. Пришлось сделать подробные описания для личиночных стадий креветок из прикамчатских вод. Было описано 47 личиночных стадий 12 видов, относящихся к семействам Crangonidae и Pandalidae (Григорьев, Седова 2018; Седова, Григорьев, 2015; Sedova, Grigoriev, 2014a, 2014б; Sedova, Grigoryev, 2016, 2017a, б, 2018). Ниже приведены оригинальные описания стадий развития этих видов, опубликованные в научных изданиях.

4.2.1 Семейство Pandalidae

В прикамчатских водах обитают представители 9 видов пандалид, принадлежащих к 2 родам – *Pandalus* Leach, 1814 и *Pandalopsis* Bate, 1888 (Слизкин, 2006). Род *Pandalus* представлен 16 видами, обитающими в северном полушарии. Многие из этих крупных креветок

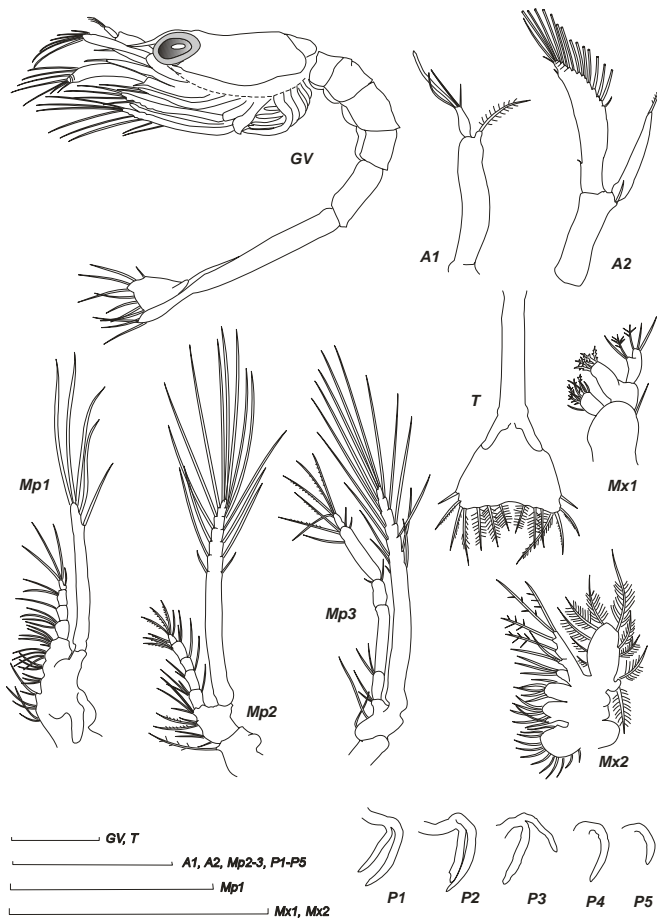
имеют промысловое значение. Данный род условно делят на 4 группы разновидностей: группа *P. montagui*, к которой относятся 3 вида, описанных в этой работе; группа *P. stenolepis* (в наших водах не обитают); группа *P. hypsinotus* (в прикамчатских водах обитает типовой вид) и группа *P. platyceros* (в наших водах типовой вид). Массово в планктоне отмечены личинки только первой группы.

Pandalus eous

I стадия зоза

TL 5.0–6.8 мм. CL 0,87–1,32 мм. Морфология I стадии показана на рисунке 4.2.

Рострум длинный, направлен вперед или опущен между антеннулами. Край карапакса



гладкий. Супраорбитальные шипы отсутствуют. Задний край плеональных сомитов гладкий. Анальный сомит слит с тельсоном. Выемка на тельсоне неглубокая, щетинки сравнительно короткие. Антеннулы несегментированные. Экзоподит A1 несет 4 сенсорные щетинки (1 эстетаск и 3 простые голые щетинки). Скафоцерит антенны несет на внутреннетерминальном крае 16–17 щетинок. На внешнем крае у большинства зоза этого вида имеется 2 короткие щетинки. Проксимальная наружная щетинка может отсутствовать. Коксоподит максиллулы несет 7 щетинок (5 колючих и 2 латеральные мягко опушенные), базиподит – 5 шипов, эндоподит – 5 щетинок. Имеется субтерминальная щетинка. Экзоподит максиллы несет 10

Рисунок 4.2 Морфология зоза I стадии *Pandalus eous* (Sedova, Grigoryev, 2017). Масштаб 1 мм

длинно опушенных щетинок. Экзоподиты первой пары ногочелюстей вооружены 5 щетинками, имеется большой эпиподит в виде лопасти. На экзоподите второй пары максиллипед 14–15 щетинок и эпиподит в виде бугорка. На экзоподите третьей пары – 15–17 щетинок. Переоподы без щетинок, экзоподиты имеются на 1–3 парах. Плеоподы и уropоды отсутствуют.

II стадия зоза

TL 6.0–9.0 мм, CL 0,95–1,94. Морфология II стадии показана на рисунке 4.3.

Рострум чуть длиннее глаз, без шипов. Супраорбитальные шипы имеются. На антеровентральном крае карапакса у большинства экземпляров имеется 1–3 очень маленьких

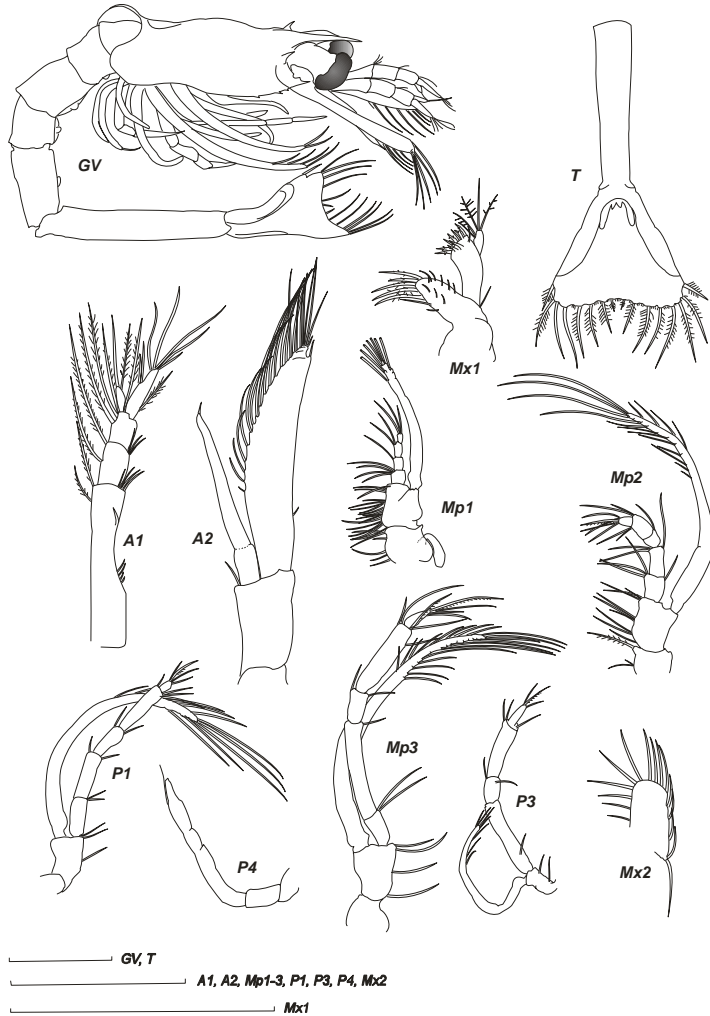


Рис. 4.3. Морфология *Pandalus eous* II стадии (Sedova, Grigoryev, 2017). Масштаб 1 мм

плохо различимых зубчика. Плеон гладкий. Тельсон треугольный. Выемка на заднем крае тельсона едва заметная. На тельсоне 8 пар щетинок. Анальный шип отсутствует. Основание антеннулы трехсегментное. Экзоподит несет 5–6 сенсорных щетинок (2–3 эстетаска и 3 простые голые щетинки, или 3–4 эстетаска и 2 щетинки, очень редко 4 эстетаска и 1 простая щетинка). Эндоподит и экзоподит A1 несегментированные. Жгутик антенны короче скафоцерита, шип на конце короткий. Основание жгутика отделено не у всех особей. Скафоцерит на конце расчленен и несет на своем внутреннем крае 23–25 длинных щетинок и 1 укороченную. На наружном крае имеется 2 короткие щетинки. Коксоподит максиллулы несет 7 щетинок, базиподит – 8–9 шипов, эндоподит – 5 щетинок и короткий шипик в основании. Имеется

субтерминальная щетинка. Экзоподит максиллы несет 15–17 щетинок. Экзоподиты первой пары ногочелюстей вооружены 7 щетинками, эпиподит большой. На экзоподите второй пары максиллипед 16–17 щетинок, маленький эпиподит в виде бугорка. На экзоподите третьей пары – 18–19 щетинок. Экзоподит первой пары переоподов с 14–17 плавательными щетинками. На второй паре 11–12 плавательных щетинок, на третьей – 6–7 щетинок. Уроподы отсутствуют. Плеоподы в виде маленьких бугорков.

III стадия зоза

TL 6.5–11.7 мм, CL 1,37–2,50 мм. Морфология III стадии показана на рисунке 4.4.

Рострум обычно не длиннее глаз, с 1–2 шипами в основании. В некоторых случаях шипы отсутствуют. Особенно это характерно для личинок, пойманных в южной части

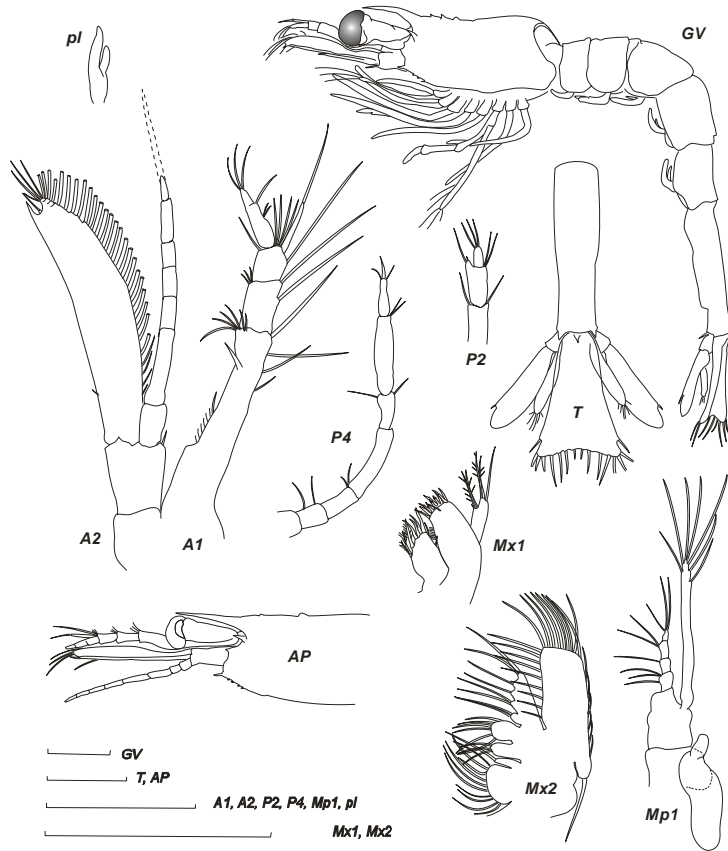


Рисунок 4.4. Морфология *Pandalus eous* III стадии (Sedova, Grigoryev, 2017). Масштаб 0,5 мм

западнокамчатского шельфа. На антеровентральном крае карапакса имеются несколько мелких зубчиков. По данному признаку личинок III стадии *P. eous* легко отличить от соответствующих личинок *P. goniurus*. Плеон гладкий. Шестой плеональный сомит отделен от тельсона. На тельсоне 8 пар щетинок. Анальный шип небольшой. Уроподы, как правило, короче тельсона, но в некоторых случаях экзоподит уроподов по длине примерно равен тельсону. Эндоподит намного короче экзоподита, на нем 5–7 терминальных щетинок. Экзоподит антеннулы двухсегментный, эндоподит несегментированный. Жгутик антенны обычно длиннее скафоцерита, состоит из 5–7 члеников. Основание жгутика отделено не у всех особей. Скафоцерит на конце расчленен, шип слегка заходит за передний край пластины. Скафоцерит несет на своем внутренне-терминальном крае обычно 31–40 щетинок. На наружном крае, как правило, имеется 1 маленькая щетинка хотя бы на одной антенне. Коксиподит максиллулы несет 9 щетинок, базиподит – 11 шипов и 2 крепкие щетинки, эндоподит – 5 щетинок. Экзоподит максиллы у всех личинок данной стадии несет 25 щетинок. Экзоподиты первой пары ногочелюстей вооружены 7–8 щетинками (иногда на одной конечности 8, на другой – 7), эпиподит большой, двухлопастной. На экзоподите второй пары максиллипед 15–20 щетинок, маленький эпиподит в виде бугорка. На экзоподите третьей пары 19–22 щетинки. Экзоподит первой пары переоподов с 19–24 плавательными щетинками. На второй паре 17–22 плавательных щетинок, на третьей – 13–17 щетинок. На второй паре переоподов начинает формироваться клешня. Четвертая-пятая пары состоят из 7 члеников. Плеоподы двухветвистые, без щетинок.

западнокамчатского шельфа. На антеровентральном крае карапакса имеются несколько мелких зубчиков. По данному признаку личинок III стадии *P. eous* легко отличить от соответствующих личинок *P. goniurus*. Плеон гладкий. Шестой плеональный сомит отделен от тельсона. На тельсоне 8 пар щетинок. Анальный шип небольшой. Уроподы, как правило, короче тельсона, но в некоторых случаях экзоподит уроподов по длине примерно равен тельсону. Эндоподит намного короче экзоподита, на нем 5–7 терминальных щетинок. Экзоподит антеннулы двухсегментный, эндоподит несегментированный. Жгутик антенны обычно длиннее скафоцерита, состоит

IV стадия зоэа

TL 9.0–14.3 мм, CL 1,58–3,30 мм. Морфология IV стадии показана на рисунке 4.5.

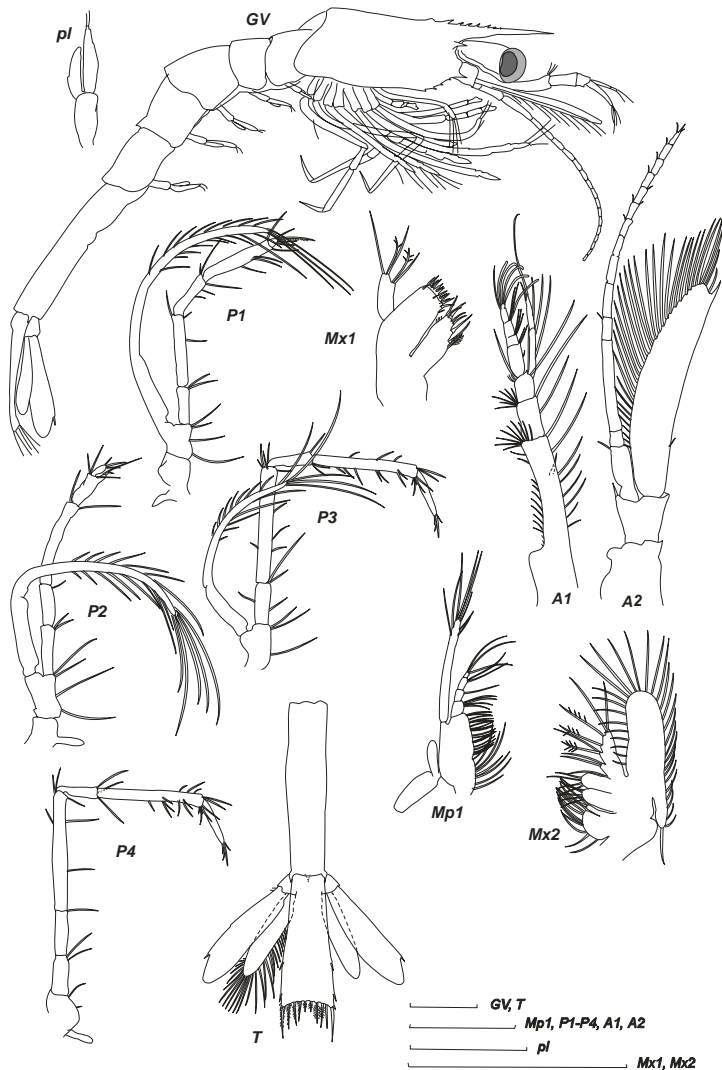


Рисунок 4.5. Морфология *Pandalus eous* IV стадии (Sedova, Grigoryev, 2017). Масштаб 1 мм

Рострум до края глаз или длиннее. На нем 5–9 дорзальных шипов различной величины. Зубчики на антеровентральном крае карапакса очень мелкие, но хорошо заметные у всех особей. Супраорбитальные шипы имеются. Тельсон почти прямоугольный, слегка расширяется к концу, выемка имеется, анальный шип среднего размера. На боковых краях тельсона имеется 2 пары шипов. Уроподы, как правило, короче тельсона, экзоподит с маленьким шипом. У некоторых личинок экзоподит уроподов по длине равен тельсону. Основание антеннулы трехсегментное. Экзоподит трехсегментный, эндоподит двухсегментный. Жгутик антенны намного длиннее скафоцерита, обычно 12–14-члениковый, редко 6–8 чл. Скафоцерит не сегментирован и несет на своем внутреннем крае 35–42 щетинки. Наружная щетинка в проксимальной части имеется у половины особей. Шип скафоцерита длинный. Базиподит максиллулы с 14 шипами, коксоподит с 2 латеральными щетинками и 7 колючими терминальными. Экзоподит максиллы с 32–42 щетинками. Эпиподит первой пары ногочелюстей очень большой, раздвоенный. Экзоподиты Mx1 с 8 щетинками (очень редко на одной из конечностей может быть 6, 7 или 9 щетинок). На экзоподите второй пары максиллипед 14–18 щетинок, маленький эпиподит в виде бугорка. На экзоподите третьей пары – 14–22 щетинки. Экзоподит первой пары переоподов с 20–23 плавательными щетинками, клешня отсутствует. На второй паре 19–25 плавательных щетинок, начинает формироваться клешня. На третьей паре 16–21 щетинки. Плеоподы двухветвистые. У 37% плеоподы без щетинок, у 56% особей 2 коротких щетинки только на экзоподите, очень редко имеются короткие щетинки на обеих ветвях.

Рострум до края глаз или длиннее. На нем 5–9 дорзальных шипов различной величины. Зубчики на антеровентральном крае карапакса очень мелкие, но хорошо заметные у всех особей. Супраорбитальные шипы имеются. Тельсон почти прямоугольный, слегка расширяется к концу, выемка имеется, анальный шип среднего размера. На боковых краях тельсона имеется 2 пары шипов. Уроподы, как правило, короче тельсона, экзоподит с маленьким шипом. У некоторых личинок экзоподит уроподов по длине равен тельсону. Основание антеннулы трехсегментное. Экзоподит трехсегментный, эндоподит двухсегментный. Жгутик антенны намного длиннее скафоцерита, обычно 12–14-члениковый, редко 6–8 чл. Скафоцерит не сегментирован и несет на своем внутреннем крае 35–42

V стадия зоэа

TL 11.1–15.7 мм, CL 3,0–3,75 мм. Морфология V стадии показана на рисунке 4.6.

Рострум длиннее глаз. На нем 11–14 проксимальных дорзальных шипов, 1 дистальный и 2–5 вентральных. На антеровентральном крае карапакса 2–3 маленьких зубчика. У некоторых экземпляров зубчики отсутствуют. Супраорбитальные шипы маленькие. Тельсон прямоугольный, с 2 парами латеральных шипов, выемка слабая, анальный шип небольшой. Жгутик антенны в 2 раза длиннее скафоцерита, 30–32-члениковый, редко 6–8 чл. Скафоцерит не сегментирован и несет на своем внутреннем крае 45–47 щетинок. Шип скафоцерита обычно на $\frac{1}{2}$ своей длины и более заходит за передний край пластины, у некоторых экземпляров –

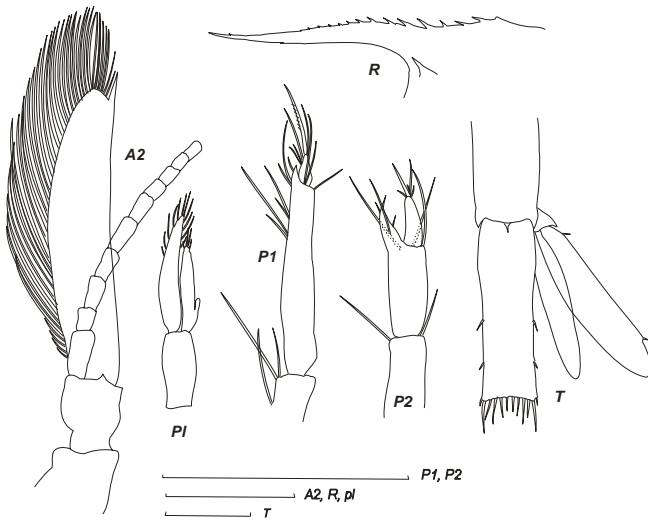


Рисунок 4.6. Морфология *Pandalus eous* V стадии (Sedova, Grigoryev, 2017). Масштаб 0,5 мм

значительно короче. Базиподит максиллулы с 14 шипами, коксоподит с 9 щетинками. Экзоподит максиллы с 45–49 щетинками. Эпиподит первой пары ногочелюстей очень большой, раздвоенный. Экзоподиты Mr1 обычно с 8–10 щетинками. На экзоподите второй пары максиллипед 18 щетинок, эпиподит в виде лопасти. На экзоподите третьей пары – 21–22 щетинок. Экзоподит первой пары переоподов с 24 плавательными щетинками, клешня не до конца сформирована. На второй паре 22–24

плавательных щетинок. Клешня развита хорошо. На третьей паре 19–22 щетинок. Обе ветви плеоподов с короткими щетинками, есть небольшой appendix interna.

VI стадия зоэа

TL 14.0–16.5 мм, CL 3,7–4,0 мм. Морфология I стадии показана на рисунке 4.7.

Рострум длинный. На нем 14 проксимальных дорзальных шипов, 1 дистальный и 4–5 вентральных. Антеровентральный край карапакса гладкий. Супраорбитальные и птеригостомиальный шипы имеются. Тельсон прямоугольный, с 3 парами латеральных шипов. Жгутик антенны длинный, более 34 члеников. На скафоцерите не менее 50 внутренних щетинок, наружных щетинок нет. Шип скафоцерита длинный на $\frac{1}{2}$ своей длины и более заходит за передний край пластины. Базиподит максиллулы с 14–15 шипами. Экзоподит максиллы с 56–58 щетинками. Эпиподит первой пары ногочелюстей очень большой, раздвоенный. Экзоподиты Mr1 с 8 щетинками. На экзоподите второй пары максиллипед 16 щетинок, эпиподит раздвоенный. На экзоподите третьей пары – 21 щетинка. Экзоподит первой

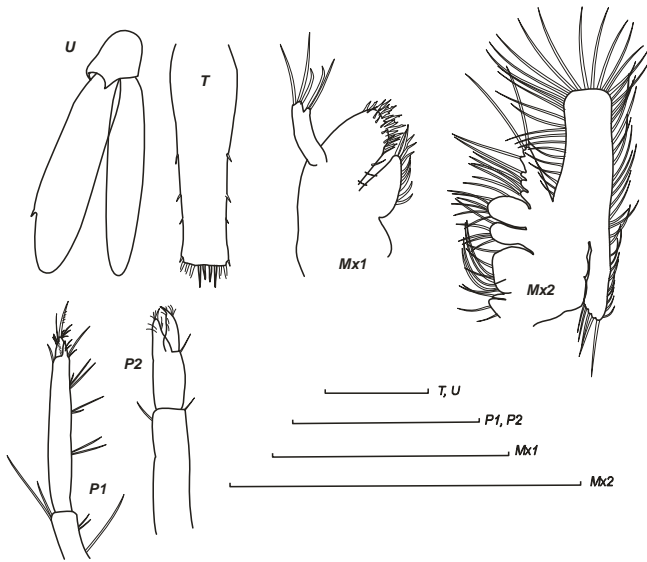


Рисунок 4.7. Морфология *Pandalus eous* VI стадии (Sedova, Grigoryev, 2017). Масштаб 1 мм

дистальный и 6–7 вентральных. Антеровентральный край карапакса без зубцов. Супраорбитальные шипы имеются. Тельсон слегка сужается к концу, терминальный край без выемки. На латеральных краях тельсона 5 пар шипов. Уроподы хорошо развиты, экзоподит с маленьким шипом. Жгутики антенны сломаны, но их было более 23 члеников. Скафоцерит несет на своем внутреннем крае около 50 щетинок. Шип скафоцерита на $\frac{1}{2}$ своей длины заходит за передний край пластины. На одном скафоцерите есть маленькая внешняя щетиночка. Базиподит максиллулы с 16 сложными шипами и 8–10 короткими простыми шипами, коксоподит с 10 длинными колючими щетинками. Экзоподит максиллы несет около 64 щетинок. Эпиподит первой пары ногочелюстей большой, раздвоенный. Экзоподиты с 11–14 плавательными щетинками. На экзоподите второй пары максиллипед 19 щетинок, большой эпиподит раздвоен. На экзоподите третьей пары – 24 плавательных щетинок. Экзоподит первой пары переоподов с 23 плавательными

пары переоподов с 23–24 плавательными щетинками, клешня маленькая. На второй паре 24–25 плавательных щетинок, клешня полностью сформирована. На третьей паре 21 плавательная щетинка. На эндоподите плеоподов не менее 10 щетинок, на экзоподите – не менее 15. Хорошо заметен appendix interna.

VII стадия зоеа

TL 18 мм, CL 4,5 мм. Морфология

VII стадии показана на рисунке 4.8. Рostrum длинный. На рostrуме имеется 14 проксимальных дорзальных шипов, 1

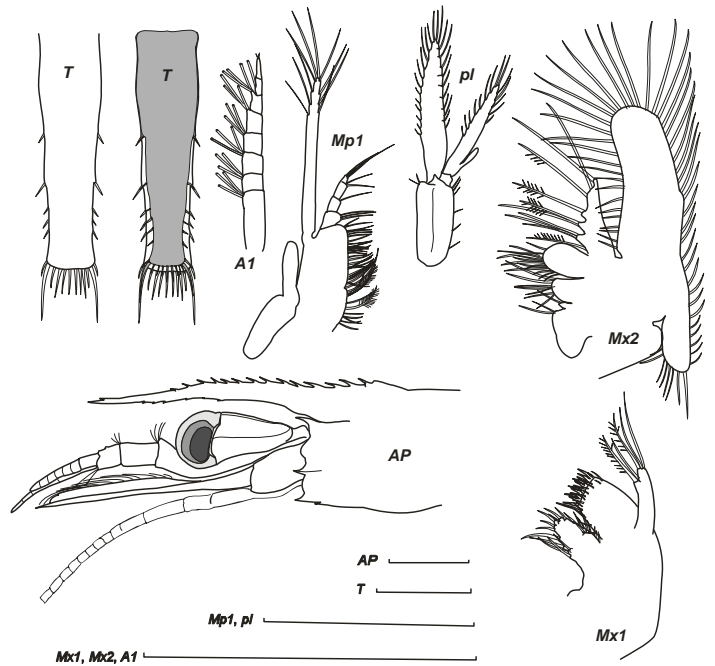


Рисунок 4.8. Морфология *Pandalus eous* VII стадии (Sedova, Grigoryev, 2017). Масштаб 0,5 мм

щетинками, клешня маленькая, но хорошо развита. На второй паре имеется клешня и 24 плавательных щетинки на экзоподите, на третьей – 26 щетинок. Плеоподы длинные, двухветвистые, с длинными щетинками на обеих ветвях и appendix interna.

VIII стадия зоза

В наших сборах личинки этой стадии отсутствуют, но у экземпляра предыдущей стадии, пойманного в районе Западной Камчатки, через покровы тельсона просвечивала следующая (VIII) стадия (Рисунок 4.8 *T*). Хорошо видно, что у нее уже сформированы 6 пар боковых шипов на тельсоне, количество и длина щетинок на терминальном крае тельсона такое же, как и у VII стадии зоза. Следовательно, *P. eous* в своем развитии в восточной части Охотского моря проходит, как минимум, через 8 стадий зоза.

декаподитная стадия

TL 20.5 мм, CL 5,1 мм. Морфология декаподитной стадии показана на рисунке 4.9.

Рострум очень длинный, направлен вперед. На роструме 14–15 дорзальных проксимальных шипов, 1 маленький дистальный шипик и 6 вентральных. Супраорбитальные шипы отсутствуют. Край карапакса без зубцов. Эпиплевры 1–3 сомитов закруглены, 4–5 – заостренные. Тельсон сужается к концу, на нем 7 пар латеральных шипов и 3 пары терминальных. Эндоподит антеннулы тонкий и довольно длинный, состоит из 10–11 сегментов. Шип скафоцерита доходит до края пластины, как это обычно характерно для взрослых особей (Соколов, 2001). Жгутики антенн были сломаны, на оставшейся части сохранилось не менее 65 члеников. Максиллула имеет строение, характерное для декаподитной стадии. На экзоподите максиллы около 90 щетинок. Экзоподит на третьей паре максиллипед редуцирован. Мр1 с крупным эпиподитом и 16 плавательными щетинками на экзоподите. На экзоподите Мр2 имеется эпиподит среднего размера и 21 плавательная щетинка.

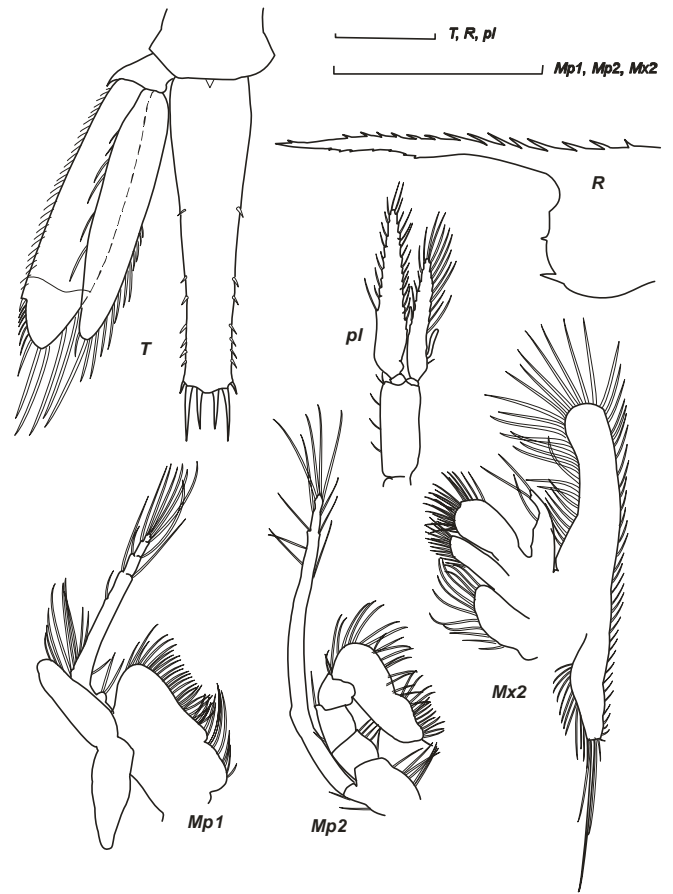


Рисунок 4.9. Морфология декаподита *Pandalus eous* (Sedova, Grigoryev, 2017). Масштаб 1 мм

*Pandalus goniurus***I стадия зоза**

TL 3.5–4.9 мм, CL 0,71–1,05 мм. Морфология I стадии показана на рисунке 4.10.

Рострум без шипов, сравнительно длинный, тонкий, направлен вперед. Супраорбитальных шипов нет. Антеровентральный край карапакса гладкий. Плеон без шипов и

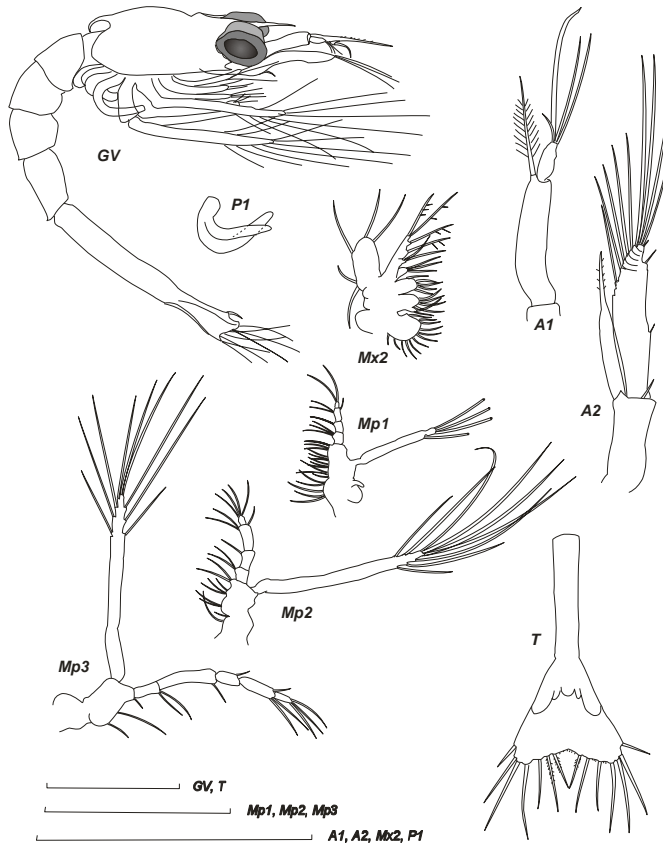


Рисунок 4.10. Морфология *Pandalus goniurus* I стадии (Sedova, Grigoryev, 2017). Масштаб 1 мм

спикул (гладкий). Шестой плеональный сомит не отделен от тельсона. Тельсон правильной треугольной формы. Выемка на терминальном крае тельсона, как правило, совсем маленькая, неглубокая. На тельсоне 7 пар щетинок. Антеннулы по строению не отличаются от предыдущего вида. У основания эндоподита антенны имеется тонкий шип. Эндоподит короче скафоцерита, даже со щетинкой. Примерно у трети особей эндоподит несколько длиннее, чем на рисунке 4.10. Скафоцерит на конце сегментирован и несет на своем внутреннем крае 7–9 длинных щетинок и 1 укороченную. На наружном крае имеется 2 короткие щетинки. В некоторых случаях проксимальная внешняя щетинка отсутствует. Экзоподит максиллы несет 5

щетинок. Экзоподиты первой пары ногочелюстей вооружены 4 щетинками, имеется маленький эпиподит в виде бугорка. На экзоподите второй пары максиллипед 9–10 щетинок, на экзоподите третьей пары – 9–11 щетинок. Переоподы имеют такое же строение, как у предыдущего вида. Плеоподы отсутствуют.

II стадия зоза

TL 5.1–7.0 мм, CL 1,05–1,62 мм. Морфология II стадии показана на рисунке 4.11.

Рострум без шипов, относительно короткий, направлен вперед. Супраорбитальные шипы имеются. Антеровентральный край карапакса гладкий. Плеон гладкий. Тельсон треугольной формы. Выемка на терминальном крае тельсона имеется. На тельсоне 8 пар щетинок. Анальный шип отсутствует. Основание антеннулы трехсегментное. Экзоподит несет 5–6 сенсорных

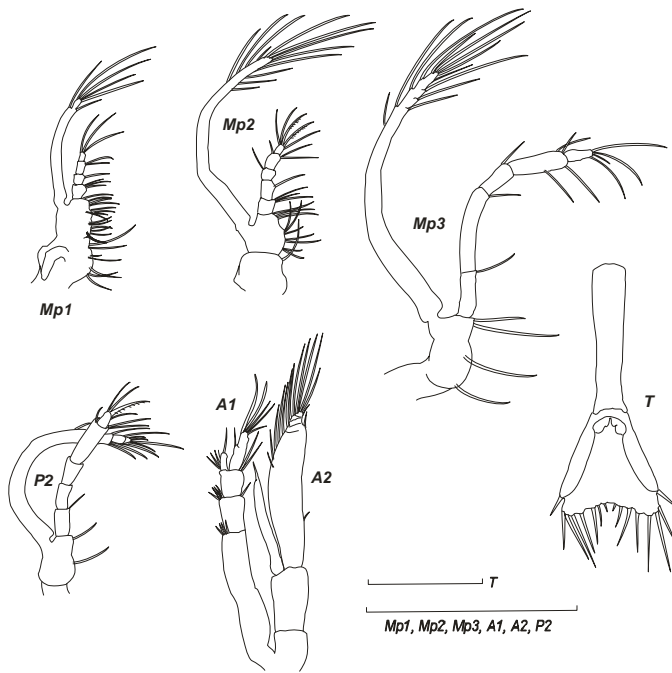


Рисунок 4.11 Морфология *Pandalus goniurus* II стадии (Sedova, Grigoryev, 2017). Масштаб 1 мм

щетинок. Эндоподит и экзоподит A1 несегментированные. Жгутик антенны короче скафоцерида, шип на конце короткий. Основание жгутика отделено. Скафоцерит на конце расчленен и несет на своем внутреннем крае 12–13 длинных щетинок и 1 укороченную. На наружном крае имеется 2 короткие щетинки. Коксоподит максиллулы несет 7 щетинок (5 колючих и 2 латеральные мягко опушенные), базиподит – 8 шипов, эндоподит – 5 щетинок и короткий шипик в основании. Имеется субтерминальная щетинка. Экзоподит максиллы несет 9–10 щетинок. Экзоподиты первой пары ногочелюстей вооружены 5–6 щетинками, эпиподит небольшой. На экзоподите второй пары максиллипед 11–12 щетинок, маленький эпиподит в виде бугорка. На экзоподите третьей пары – 12–13 щетинок. Экзоподит первой и второй пар переоподов с 10–11 щетинками. Экзоподит третьей пары переоподов без щетинок. Уроподы отсутствуют. Плеоподы в виде маленьких бугорков.

III стадия зоза

TL 5.0–7,5 мм, CL 1,12–1,6 мм.

Морфология III стадии показана на рисунке 4.12.

Рострум заостренный, прямой, относительно короткий. На роструме имеется не более 1 дорзального шипа. Иногда этот шип очень маленький, еле заметный. Птеригостомиальный зубец острый, антеровентральный край без зубцов. Супраорбитальные шипы имеются. Задний край плеональных сомитов гладкий. Тельсон более узкий, чем у представителей II стадии, треугольный, с выемкой на терминальном

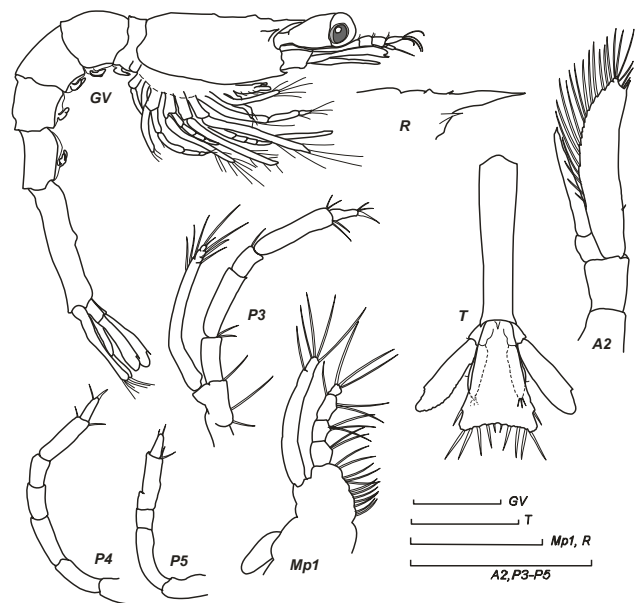


Рисунок 4.12. Морфология *Pandalus goniurus* III стадии (Sedova, Grigoryev, 2017). Масштаб 1 мм

крае. Латеральные шипы на тельсоне средней длины, немного не доходят до терминального края пластины. Эндоподит уropодов несет 3 апикальные и 2–4 латеральные щетинки, экзоподит с маленьким шипом. Имеется маленький анальный шип. Основание антеннулы трехсегментное. Эндоподит и экзоподит A1 несегментированные. Жгутик антенны короче скафоцерита, основание отделилось. Скафоцерит на конце расчленен в различной степени у разных особей и несет на своем внутреннем крае 20–22 щетинок. На наружном крае имеется 1 короткая щетинка, обычно только на одной из антенн. У некоторых личинок наружная щетинка отсутствует на обеих A2. Шип скафоцерита у 60% личинок доходит ровно до переднего края пластины, у остальных – либо чуть короче, либо чуть длиннее. Базиподит максиллулы с 8 шипами. Есть субтерминальная щетинка. Максиллы с 15–17 щетинками на экзоподите. Экзоподиты первой пары ногочелюстей вооружены 5–6 щетинками, эпиподит большой. На экзоподите второй пары максиллипед 11–13 щетинок, маленький эпиподит в виде бугорка. На экзоподите третьей пары – 13–16 щетинок. Экзоподит первой пары переоподов с 11–16 плавательными щетинками. На второй паре 10–14 плавательных щетинок, на третьей – 6–9 щетинок. Плеоподы в виде раздвоенных бугорков.

IV стадия зoeа

TL 6.6–9,5 мм, CL 1,25–2,0 мм. Морфология IV стадии показана на рисунке 4.13.

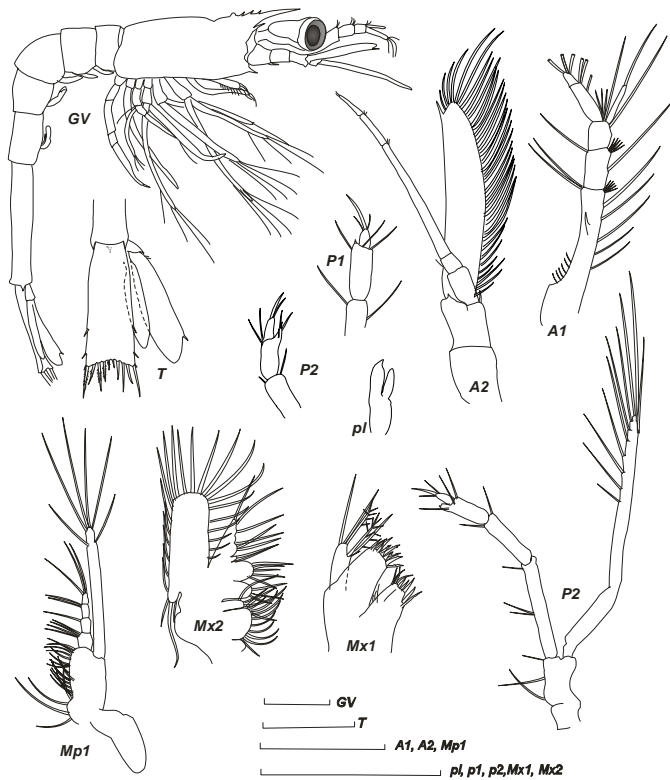


Рисунок 4.13. Морфология *Pandalus goniurus* IV стадии (Sedova, Grigoryev, 2017). Масштаб 1 мм

Рострум заостренный, прямой, короче глаз. На роструме имеется 2–3 дорзальных шипа различной величины (1 или 2 шипа могут быть очень маленькими, еле заметными). Антеровентральный край без зубцов. Супраорбитальные шипы имеются. Задний край плеональных сомитов гладкий. Тельсон прямоугольный, почти без выемки, анальный шип небольшой. Уropоды хорошо развиты, экзоподит с маленьким шипом. Эндоподит уropодов несет 23 щетинки. Основание антеннулы трехсегментное. Эндоподит несегментированный, экзоподит двухсегментный. Жгутик антенны чуть длиннее скафоцерита, обычно трех- или

четырёхчлениковый, редко 6–7 чл. Скафоцерит не расчленен на конце и несет на своем внутреннем крае 25–28 щетинок. На наружном крае у половины особей имеется 1 короткая щетинка, часто только на одной из антенн. У остальных личинок наружная щетинка отсутствует на обеих А2. Шип скафоцерита у 2/3 личинок слегка заходит за край пластины, у остальных доходит ровно до края пластины. Базиподит максиллулы с 9 шипами, коксоподит с 2 латеральными и 7 колючими терминальными щетинками. Экзоподит максиллы с 20–25 щетинками. Эпиподит первой пары ногочелюстей большой. Экзоподиты вооружены 6 щетинками. На экзоподите второй пары максиллипед 12–13 щетинок, маленький эпиподит в виде бугорка. На экзоподите третьей пары – 11–13 щетинок. Экзоподит первой пары переоподов с 16–17 плавательными щетинками, клешня отсутствует. На второй паре 15–16 плавательных щетинок, клешня начинает формироваться, на третьей паре – 11–13 щетинок. Плеоподы двухветвистые, без щетинок, у некоторых в виде характерных для предыдущей стадии раздвоенных бугорков.

V стадия зоза

TL 8.7–13.1 мм, CL 2,1–3,53 мм. Морфология V стадии показана на рисунке 4.14.

Рострум прямой, короче глаз. На роструме имеется 5–7 дорзальных шипов различной величины. Антеровентральный край без зубцов. Супраорбитальные шипы имеются. Тельсон прямоугольный, с 2 парами латеральных шипов, почти без выемки, анальный шип небольшой. Уроподы хорошо развиты, экзоподит с маленьким шипом. Основание антеннулы трехсегментное. Эндоподит двухсегментный, экзоподит трехсегментный. Жгутик антенны, как правило, длиннее скафоцерита в 1,5–2 раза, состоит из 8–10 члеников, редко из 14–15 чл. Скафоцерит несегментированный и несет на своем внутреннем крае 30–38 щетинок. На наружном крае у половины особей имеется 1 короткая щетинка. Шип скафоцерита заходит за край пластины.

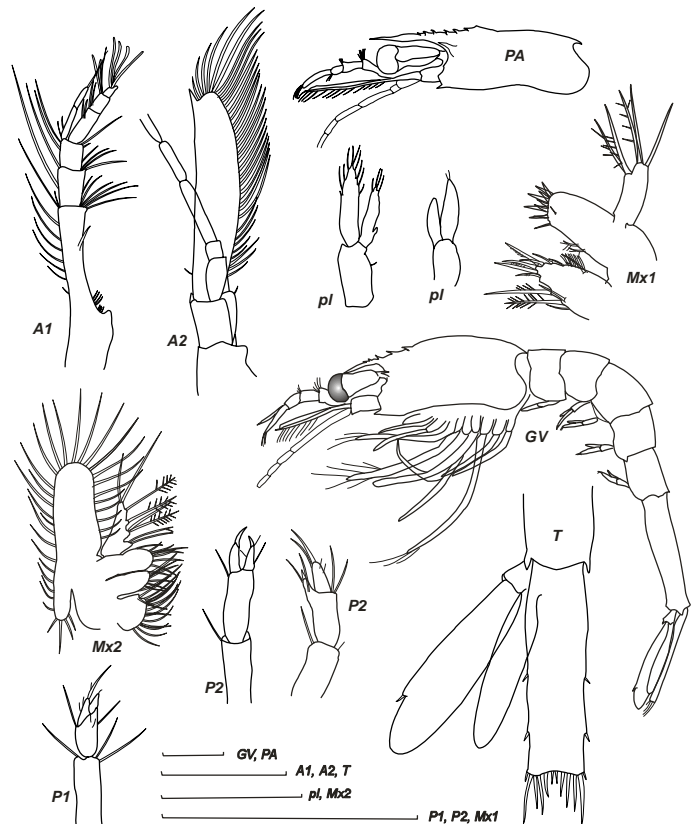


Рисунок 4.14. Морфология *Pandalus goniurus* V стадии (Sedova, Grigoryev, 2017). Масштаб 1 мм

Базиподит максиллулы с 9 шипами. Экзоподит максиллы с 28–32 щетинками. Эпиподит первой пары ногочелюстей большой, раздвоенный. Экзоподиты вооружены 6–7 щетинками (у 2 экземпляров на левой *Mr1* было 6 щетинок, а на правой – 7). На экзоподите второй пары максиллипед 13 щетинок, небольшой эпиподит в виде лопасти.

На экзоподите третьей пары – 16–20 плавательных щетинок. Экзоподит первой пары переоподов с 16–19 плавательными щетинками, клешня не сформирована. На второй паре имеется клешня и 13–19 плавательных щетинок на экзоподите, на третьей – 13–14 щетинок. Плеоподы двухветвистые, 2–3 щетинки имеются только на внешней ветви (более характерно для личинок с 5 шипами на роstrуме), у некоторых короткие щетинки имеются на обеих ветвях (обычно у личинок с 6–7 шипами на роstrуме). У некоторых личинок (незначительная часть особей) имеется 6–7 шипов на роstrуме, но при этом плеоподы совсем без щетинок, а у личинок с 5 шипами на роstrуме плеоподы были развиты лучше, чем у остальных.

VI стадия зоза

TL 9.7–14.0 мм, CL 2,32–3,12 мм. Морфология VI стадии показана на рисунке 4.15.

Роstrум не очень длинный. На роstrуме имеется 8–9 проксимальных дорзальных

шипов, 1 дистальный и 2–4 вентральных шипа. Между крупными проксимальными шипами имеются маленькие голые щетинки. Антеровентральный край без зубцов. Супраорбитальные шипы небольшие. Тельсон с почти параллельными краями, лишь слегка сужается к концу, с 2 парами латеральных шипов. Уроподы не длиннее тельсона, экзоподит с маленьким шипом. У нескольких личинок этой стадии через покровы тельсона просвечивает следующая стадия. Видно, что на следующей стадии будет 3 пары латеральных шипов на тельсоне, 2 пары терминальных щетинок и 1 пара терминальных шипов. Следовательно, следующая стадия – декаподитная. Основание антеннулы трехсегментное. Эндоподит трехсегментный, экзоподит четырехсегментный. Жгутик антенны очень

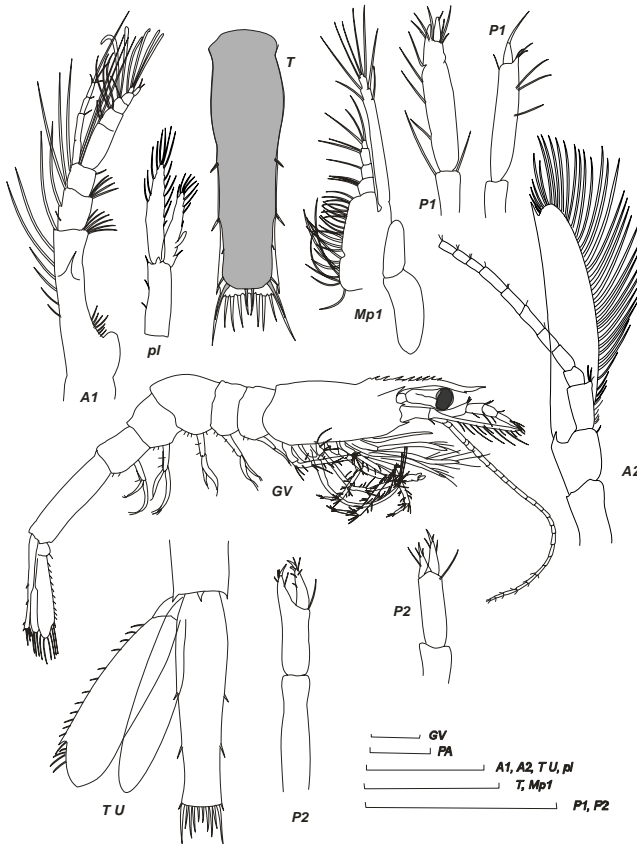


Рисунок 4.15. Морфология *Pandalus goniurus* VI стадии (Sedova, Grigoryev, 2017). Масштаб 1 мм

длинный, длиннее скафоцерита в 3 раза, состоит из 25–32 члеников. Скафоцерит несет на своем внутреннем крае около 40 щетинок. Шип скафоцерита обычно на половину своей длины заходит за край пластины, у некоторых особей шип почти не заходит за край. Базиподит максиллулы с 11–12 шипами. Экзоподит максиллы с 40–45 щетинками. Эпиподит первой пары ногочелюстей большой, раздвоенный. Экзоподиты с 7–8 плавательными щетинками. На экзоподите второй пары максиллипед 11–13 щетинок, большой эпиподит в виде лопасти. На экзоподите третьей пары – 16–20 плавательных щетинок. Экзоподит первой пары переоподов с 16–22 плавательными щетинками, клешня не у всех особей хорошо развита. На второй паре имеется клешня и 18–19 плавательных щетинок на экзоподите, на третьей – 14–15 щетинок. Плеоподы длинные, двухветвистые, с длинными щетинками на обеих ветвях и хорошо заметным appendix interna.

декаподитная стадия

Была поймана 1 личинка декаподитной стадии в плохом состоянии в Беринговом море. TL 13 мм. CL 2.37 мм. Морфология декаподитной стадии показана на рисунке 4.16. Роострум с 8–9 проксимальными и 1 дистальным и несколькими вентральными шипами. Супраорбитальные шипы отсутствуют. Антеровентральный край карапакса гладкий. Эндоподит

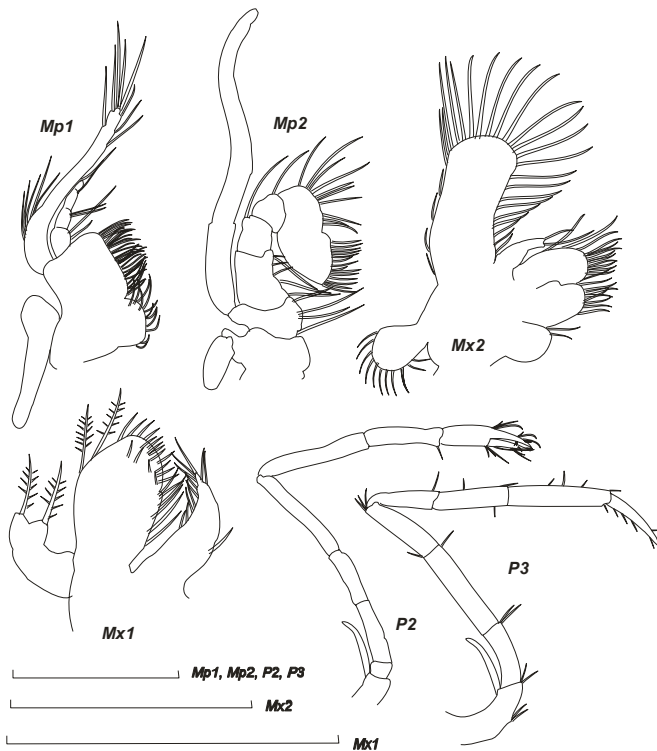


Рисунок 4.16. Морфология декаподита *Pandalus goniurus* (Sedova, Grigoryev, 2017). Масштаб 1 мм

A1 состоит из 5 сегментов. Жгутик антенны очень длинный, из 56 члеников. Экзоподит максиллы (скафогнатит) вооружен 45 щетинками. Экзоподит 1 пары максиллипед с 8 плавательными щетинками. Эпиподит крупный. Экзоподит максиллы с 2 щетинками, базиподит максиллулы с большим количеством шипов. Переоподы и 3 пара максиллипед с сильно редуцированным экзоподитом (без плавательных щетинок, короткие). Плеоподы хорошо развиты, с длинными плавательными щетинками на обеих ветвях. На тельсоне 3 пары боковых шипов.

*Pandalus tridens***I стадия зоэа**

TL 4.8–5.8 мм, CL 0,85–1.0 мм. Морфология I стадии показана на рисунке 4.17. Рострум

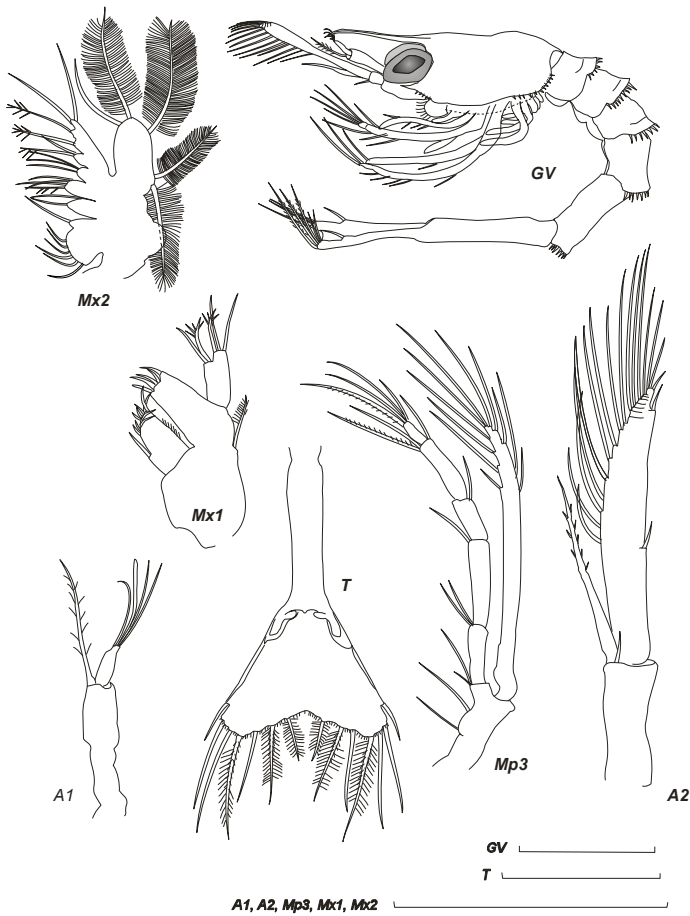


Рисунок 4.17. Морфология I зоэа *Pandalus tridens* (Sedova, Grigoryev, 2017)

очень длинный, тонкий, направлен вперед, без шипов. Конец рострума загнут вниз. Супраорбитальных шипов нет. Антеровентральный край карапакса зубчатый. Зубчики имеются также на постериовентральных краях карапакса. Задняя часть 1–5 плеональных сомитов вооружена хорошо заметными зубчиками. Плеон без супралатеральных шипов. Анальный сомит слит с тельсоном.

Тельсон треугольной формы. Выемка на терминальном крае тельсона, как правило, довольно глубокая. Сквозь кутикулу видны зачатки уropодов. На тельсоне 7 пар щетинок. Антеннулы по строению не отличаются от предыдущих видов. У основания эндоподита антенны имеется тонкий шип. Эндоподит антенны очень короткий, несегментированный.

Дистальная часть скафоцерита сегментированная. Скафоцерит несет на своем внутреннем крае 14–15 длинных щетинок и 1 укороченную. На наружном крае хорошо заметны 2 крепкие голые щетинки. По размеру они значительно больше, чем у других видов рода *Pandalus*. Коксоподит максиллулы несет 9–10 щетинок. Базиподит вооружен 5 шипами. Эндоподит имеет 5 щетинок. Экзоподит максиллы несет 5 перистых щетинок. Экзоподиты первой пары ногочелюстей примерно в 2–2,5 раза длиннее эндоподитов и несут 4 щетинки на дистальном конце, имеется небольшой эпиподит. На экзоподите второй пары максиллипед 9 щетинок, на экзоподите третьей пары – 9–11 щетинок. Переоподы не расчленены, 3 первые пары двухветвистые. Плеоподы отсутствуют.

II стадия зоза

TL 5.5–7.2 мм, CL 1,1–1,47 мм. Морфология II стадии показана на рисунке 4.18.

Рострум длинный, тонкий, без шипов, направлен вперед или вверх под углом 45°. Супраорбитальные шипы имеются. Антеровентральный и постериовентральный край карапакса

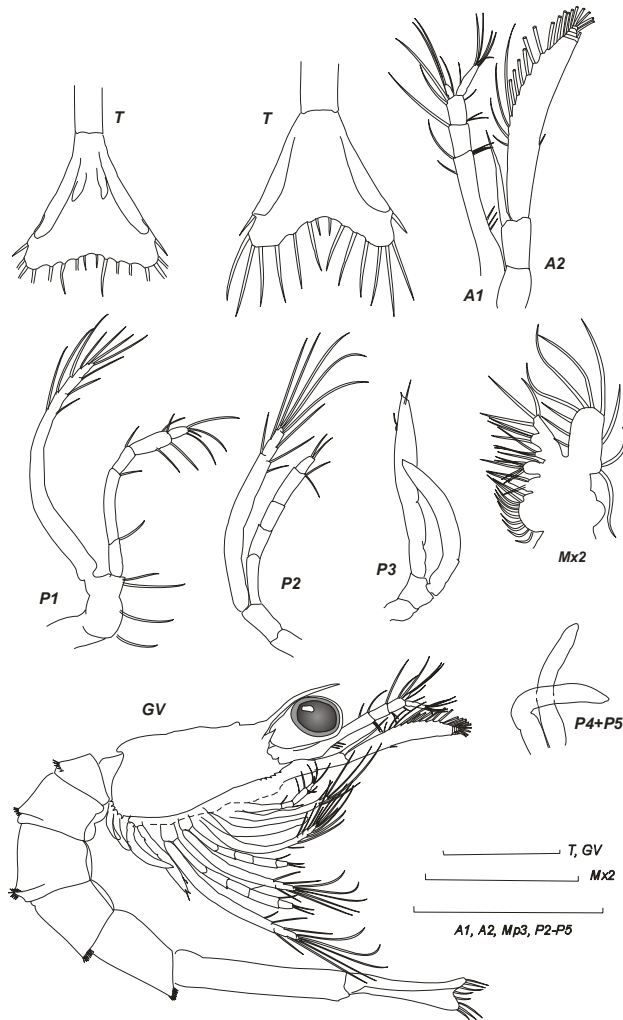


Рисунок 4.18. Морфология II зоза *Pandalus tridens* (Sedova, Grigoryev, 2017). Масштаб 1 мм

с мелкими зубчиками. Зубчики на плеональных сомитах чуть мельче, чем у предыдущей стадии, но все же хорошо заметные. Анальный плеональный сомит отделен от тельсона. Тельсон треугольной формы. Выемка на терминальном крае тельсона у отдельных экземпляров отличается по глубине. На тельсоне 8 пар щетинок. Уроподы отсутствуют. Анальный шип отсутствует. Плеоподы отсутствуют. Антеннулы имеют такое же строение как у 2 стадии *P. goniurus*. Жгутик антенны намного короче скафоцерита, основание не отделилось. Скафоцерит на конце расчленен и несет на своем внутреннем крае 18–22 щетинки. На наружном крае имеется 1 крепкая голая щетинка. Шип скафоцерита у большей части экземпляров был до края пластины или несколько короче, лишь у двух экземпляров шип выступал за край скафоцерита.

Коксоподит максиллулы несет 5 щетинок (5 колючих и 2 латеральные мягко опушенные), базиподит – 7 шипов, эндоподит – 5 щетинок. Имеется субтерминальная щетинка. Экзоподит максиллы обычно несет 10 щетинок, очень редко на одной из конечностей 9 щетинок, а на другой – 10. Экзоподиты первой пары ногочелюстей вооружены 5 щетинками, эпиподит небольшой. На экзоподите второй пары максиллипед 8–11 щетинок, эпиподита нет. На экзоподите третьей пары – 10–12 щетинок. Экзоподит первой пары переоподов с 10–12 щетинками, второй – с 8–12 щетинками. Экзоподит третьей пары без щетинок. Четвертая и пятая пары недоразвиты.

Коксоподит максиллулы несет 5 щетинок (5 колючих и 2 латеральные мягко

III стадия зоза

TL 7.0–8,1 мм, CL 1,1–1,6 мм. Морфология III стадии показана на рисунке 4.19.

Рострум тонкий, прямой, не длиннее глаз, без шипов. Антеровентральный и постериовентральный края с мелкими зубчиками. Супраорбитальные щипы имеются. Задний край плеональных сомитов вооружен тонкими хорошо заметными зубчиками. Тельсон расширяется к концу, с выемкой на терминальном крае. Эндоподит уropодов намного короче

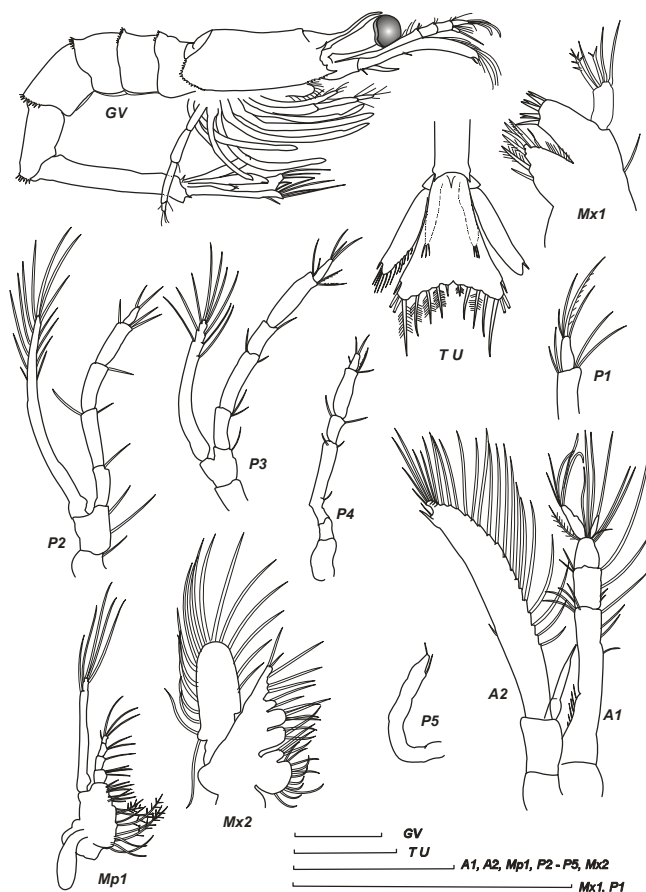


Рисунок 4.19. Морфология III зоза *Pandalus tridens* (Sedova, Grigoryev, 2017). Масштаб 0,5 мм

экзоподита и несет 3 терминальные и 2–4 латеральные щетинки, экзоподит с маленьким шипом. Имеется небольшой анальный шип. Основание антеннулы трехсегментное. Эндоподит и экзоподит A1 несегментированные. Жгутик антенны в несколько раз короче скафоцерита, основание отделилось. Скафоцерит на конце расчленен и несет на своем внутреннем крае 25–26 щетинок. На наружном крае имеется 1 короткая щетинка в проксимальной части. Шип скафоцерита у большинства личинок доходит ровно до переднего края пластины, у остальных – чуть короче. Базиподит максиллулы с 8 шипами. Имеется субтерминальная щетинка. Максилла с 16–17 щетинками на экзоподите. Экзоподиты первой пары ногочелюстей вооружены 5 щетинками, эпиподит большой. На экзоподите второй пары максиллипед 12 щетинок, эпиподит отсутствует. На экзоподите третьей пары 12–13 щетинок. Экзоподит первой пары переоподов с 13–14 плавательными щетинками. На второй паре 13 плавательных щетинок, на третьей – 9 щетинок. Четвертая и пятая пары одноветвистые, членистые. Плеоподы отсутствуют.

4.2.2. Семейство Crangonidae

В прикамчатских водах обитают около 20 видов из 8 родов креветок семейства Crangonidae. Только для 14 видов из этого списка описаны личиночные стадии. Связано это, в первую очередь, с тем, что значительная часть видов из данного семейства имеет прямое либо сильно укороченное развитие.

К роду *Argis* Kroyer 1842 в настоящее время относят 10 видов (De Grave *et al.*, 2009), из которых в российских дальневосточных морях обитает 7 видов. Многие из них имеют промысловое значение (Марин, 2013). В прикамчатских водах найдены представители 5 видов из этого рода: *Argis dentata*, *A. crassa*, *A. lar*, *A. ochotensis*, *A. ovifer* (Sedova, Grigoryev, 2018).

Argis dentata

Младшие зоза

TL 7,4–8,3 мм, CL 2,05–2,1 мм. Морфология показана на рисунке 4.20.

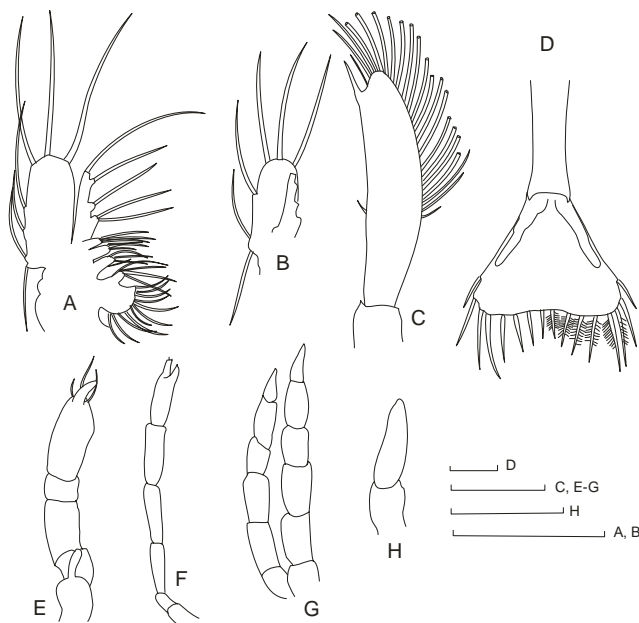


Рисунок 4. 20. Морфология младшей личинки *Argis dentata*: А – максилла; В – скафогнатит; С – скафоцерит; D – тельсон; Е – первый переопод; F – второй переопод; G – третий–четвертый переоподы; H – плеопод. Масштаб 0,5 мм (Sedova, Grigoryev, 2018)

Глаза сидячие, сильно сближены. Рострум прямой, слегка уплощенный, заостренный, не очень длинный. На антеровентральном крае карапакса 3–4 небольших хорошо заметных тупых зубца. На заднем крае первого – пятого плеональных сомитов хорошо заметны маленькие шипики. Дорзолатеральные шипы на пятом сомите длинные, острые. Шестой сомит неясно отделен от тельсона. Тельсон правильной треугольной формы. Выемка на терминальном крае тельсона совсем маленькая, неглубокая. На тельсоне 8 пар щетинок. Уроподы отсутствуют. Анального шипа нет. Антеннулы несегментированные. Экзоподит несет 4 сенсорные щетинки. У основания жгутика антенны имеется тонкий

шип. Щетинка на жгутике антенны в проксимальной части длинно опушена, дистальная часть щетинки покрыта короткими шипиками. Шип скафоцерита далеко заходит за край пластины. На правой конечности шип несколько короче, чем на левой. Скафоцерит несет на своем внутреннем крае 19–22 щетинок, на наружном – 1 короткую. Коксоподит максиллулы несет 7 щетинок (5 колючих и 2 латеральные мягко опушенные), базиподит – 9 шипов, эндоподит – 5 щетинок и короткий шипик в основании. Экзоподит максиллы несет обычно 6 щетинок. Экзоподиты ногочелюстей (M_p 1–3) вооружены, соответственно, 4–5–5 щетинками. Переоподы членистые. На первой паре имеется недоразвитая клешня и рудимент экзоподита. На второй паре переоподов имеется хорошо развитая клешня. Плеоподы одноветвистые, без щетинок.

*Argis crassa***Младшие зоза**

TL 6,7 мм, CL 1,8 мм. Морфология показана на рисунке 4.21

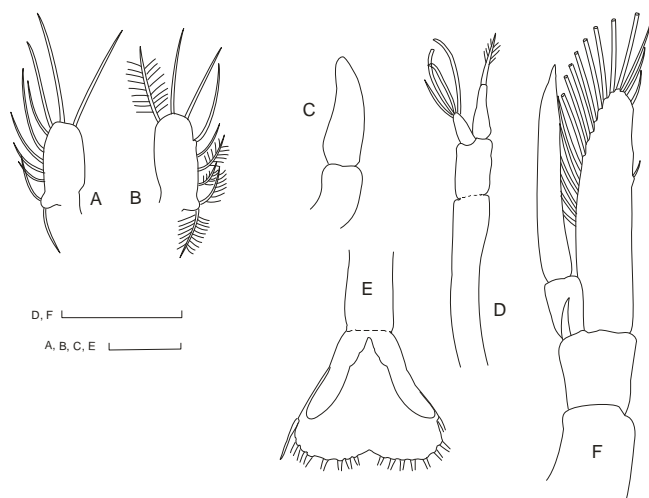


Рисунок 4.21. Морфология младшей личинки *Argis crassa*: A, B – варианты строения скафогнатита; C – плеопод; D – антеннула; E – тельсон; F – антенна. Масштаб 0,5 мм (Sedova, Grigoryev, 2018)

Глаза сидячие. Рострум прямой, не очень длинный. На антеровентральном крае карапакса 4 мелких острых зубчика. Птеригостомиальный шип очень маленький и короткий. На заднем крае второго – пятого плеональных сомитов хорошо заметны маленькие шипики. Антеннулы несегментированные. Экзоподит несет 4 сенсорные щетинки. Жгутик антенн немного длиннее скафоцерита. Основание жгутика отделено. Шип скафоцерита еще не сформировался. Скафоцерит несет на своем внутреннем

крае 17 щетинок, на наружном – 1 короткую. Коксоподит максиллулы несет 7 щетинок (5 колючие и 2 латеральные мягко опушенные), базиподит – 8-9 шипов, эндоподит – 5 щетинок и короткий шипик в основании. Экзоподит максиллы обычно несет 9 щетинок. Экзоподиты ногочелюстей вооружены, соответственно, 4–5–5 щетинками. Переоподы имеют обычное строение. Переоподы имеют такое же строение, как у младшей *A. dentata*. В основании переоподов имеются зачатки жабр. Плеоподы одноветвистые, без щетинок. Дорзолатеральные шипы имеются на четвертом и пятом сегментах плеона. Шестой плеональный сомит неясно отделен от тельсона. Терминальный край тельсона с закругленными углами. Выемка на терминальном крае тельсона полукруглая. На тельсоне 8–9 пар щетинок. Уроподы отсутствуют. Анального шипа нет.

Старшие зоза

TL 8,4 мм, CL 2,02 мм. Морфология показана на рисунке 4.22.

Рострум немного длиннее глаз, игловидный. Супраорбитальные шипы отсутствуют. Антеровентральный край карапакса несет птеригостомиальный шип и 3 мелких зубчика. Антеннулы имеют трехсегментное основание. Эндоподит и экзоподит двучлениковые. Наружных щетинок на скафоцерите нет. Шип скафоцерита очень длинный. Внутренний край скафоцерита несет 22 щетинки. Жгутик антенны не длиннее скафоцерита, состоит из 18–19 члеников. Базиподит Mx1 вооружен 9 шипами, коксоподит – 7 щетинками, эндоподит – 5

щетинок. На экзоподите максиллы (скафогнатите) от 23 до 24 щетинок. Экзоподиты максиллипед первой–третьей пар несут соответственно 5–6–6 щетинок. Переоподы одноветвистые, лишь на первой паре имеется рудиментарный экзоподит. P1 с подклешней, P2 с клешней. Плеоподы развиты лучше, чем у остальных видов, но сохраняют основные черты строения. Плеон отделен от тельсона. Задние края второго–четвертого сомитов с мелкими зубчиками. Тельсон с

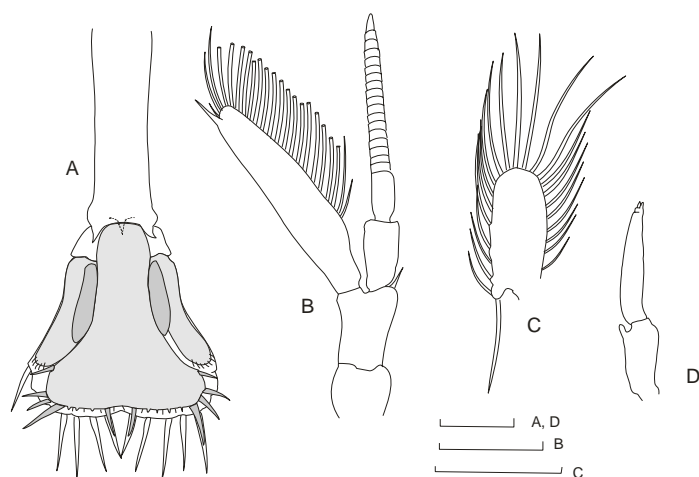


Рисунок 4.22. Морфология старшей личинки *Argis crassa*: А – тельсон; В – антенна; С – скафогнатит; D – плеопод. Масштаб 0,5 мм. (Sedova, Grigoryev, 2018)

закругленными углами и небольшой полукруглой выемкой, как у младших зоза. Имеется небольшой анальный шип. На тельсоне 8 пар щетинок. Через тельсон просвечивает следующая, декаподитная, стадия (на заднем крае заметны 3 пары щетинок и хорошо развитые уроподы).

Argis lar

младшие зоза

TL 6,7 мм, CL 2,01 мм. Морфология показана на рисунке 4.23.

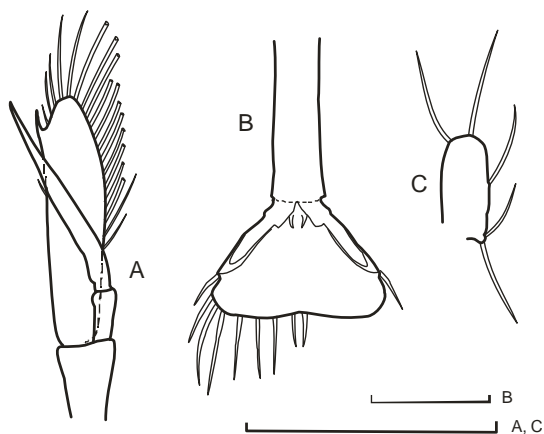


Рисунок 4.23. Морфология младшей личинки *Argis lar*: А – антенна; В – тельсон. Масштаб 1 мм (Sedova, Grigoryev, 2018)

Рострум не очень длинный, тонкий. Край карапакса в передней части с одной стороны был гладким, с другой при очень внимательном рассмотрении можно заметить очень тонкий зубчик. Антеннулы имеют обычное для данного рода строение. Жгутик антенны нерасчлененный, с отделившимся основанием. Скафоцерит несет 18 щетинок на внутреннетерминальном крае и одну маленькую щетинку на наружном крае. Шип скафоцерита короткий. На базиподите максиллулы 8 шипов. На скафогнатите 5 опушенных щетинок. Экзоподиты максиллипед первой–третьей пар несут соответственно 4–5–5 щетинок. Эндоподит Mr1 четырехчлениковый, эндоподиты Mr2 и Mr3 – пятичлениковые. Переоподы членистые. Первая пара (P1) имеет недоразвитую подклешню и рудиментарный экзоподит. Вторая пара с недоразвитой клешней. В основании переоподов под карапаксом имеются небольшие жабры. Плеоподы одноветвистые, короткие, подогнуты под

абдомен, как у младшей *A. crassa*. Задний край 1–5 сегментов абдомена покрыт мелкими зубчиками и слегка приподнят. На пятом плеональном сомите имеются дорзолатеральные шипы. Тельсон нечетко отделен от анального сегмента плеона. Тельсон широкий, почти без выемки. На тельсоне 8 пар щетинок.

старшие зоза

TL 6,8–7,4 мм, CL 1,50–1,80 мм. Морфология показана на рисунке 4.24.

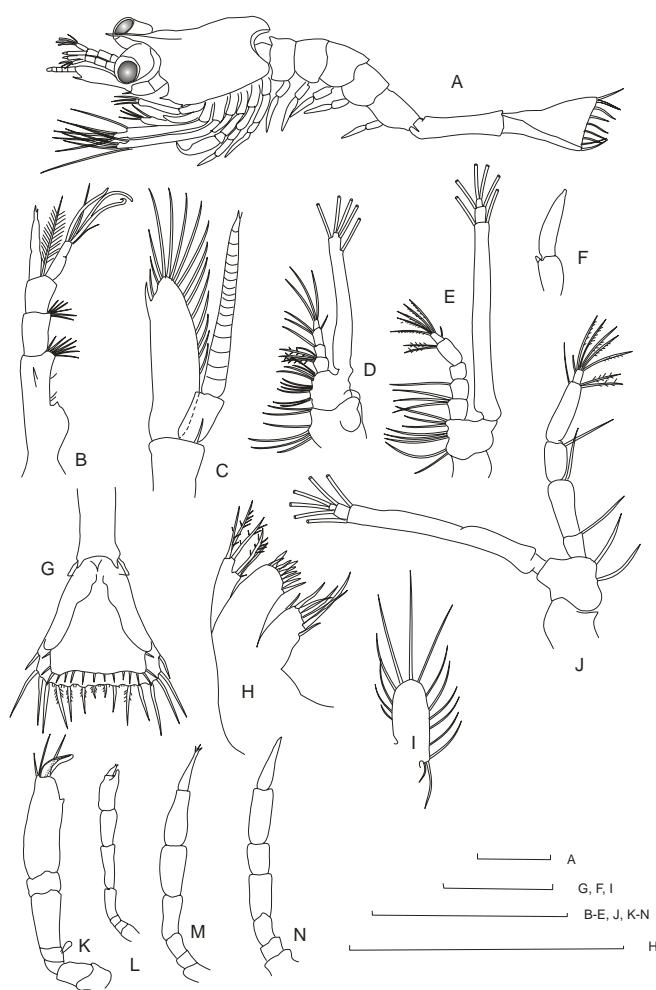


Рисунок 4.24. Морфология старшей личинки *Argis lar*: А – общий вид; В – антеннула; С – антенна; D – Мр1; Е – Мр2; F – плеопод; G – тельсон; H – максиллула; I – скафогнатит; J – Мр3; K–N – первый-четвертый переоподы. Масштаб 1 мм (Sedova, Grigoryev, 2018)

Рострум прямой, направлен вперед, доходит до переднего края глаз. Имеется небольшой, но хорошо заметный птеригостомиальный шип. В передней части антеровентрального края у большинства экземпляров хотя бы с одной стороны имеется маленький зубчик. Супраорбитальных шипов нет. Основание антеннулы трехсегментное. Шип скафоцерита короче пластины. У некоторых особей шипы на правом и левом скафоцерите были разной длины. Жгутик антенны состоит из 17–20 члеников. В основании жгутика на основании имеется тонкий шип, характерный для всех каридных креветок. На внутреннем крае скафоцерита 15–19 щетинок. Наружных щетинок на скафоцерите нет.

Базиподит максиллулы с 9 шипами, коксоподит с 5 дистальными щетинками и 1–2 латеральными. Экзоподит максиллы, как правило, с 14–15 щетинками. У половины экземпляров хотя бы на одной максилле

имеется дополнительная внутренняя короткая щетинка. На первой паре максиллипед имеется небольшой эпиподит. Экзоподиты максиллипед первой-третьей пар несут соответственно 5–6–6 щетинок. Переоподы одноветвистые, лишь на первой паре имеется рудиментарный экзоподит. На P1 большая хорошо развитая под клешня. P2 с клешней. Плеоподы без щетинок, экзоподит в виде небольшого бугорка. Дорзолатеральные шипы на пятом сегменте абдомена тонкие,

острые, небольшие. Тельсон треугольный, без выемки. На нем 8 пар щетинок. Тельсон отделен от плеона. Имеется маленький анальный шип. Задний край всех плеональных сомитов гладкий. Через покровы тельсона почти у всех личинок из этой серии просвечивала следующая стадия. Видно, что на третьей стадии будет 8 пар щетинок, т.е. это еще не декаподит, а зоза.

Argis ovifer

старшие зоза

TL 6,5–7,0 мм, CL 1,5–1,7 мм. Морфология показана на рисунке 4.25.

Рострум длинный, игловидный. Супраорбитальные шипы отсутствуют. В средней части антеровентрального края карапакса имеется небольшой зубец. Задние края плеональных сомитов гладкие. Антеннулы имеют трехсегментное основание. Эндоподит как правило, несегментированный, экзоподит двухсегментный. Жгутик антенны не очень длинный, состоит из 9–11 члеников. Наружных щетинок на скафоцерите нет, на внутреннем крае 18–20 щетинок. Шип скафоцерита, как правило, доходит до переднего края пластины, но в некоторых случаях на одной из конечностей шип несколько короче.

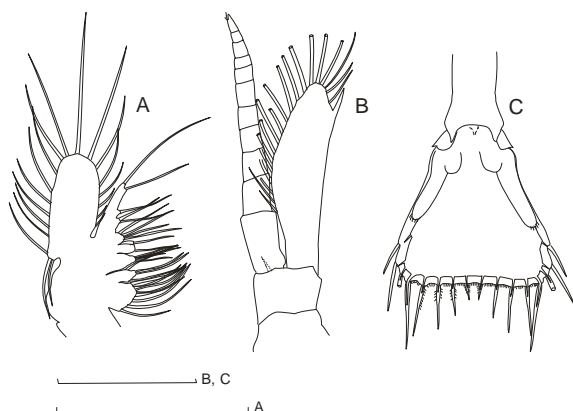


Рисунок 4.25. Морфология старшей зоза *Argis ovifer*: А – максилла; В – антенна; С – тельсон. Масштаб 1 мм (Sedova, Grigoryev, 2018)

имеются дорзолатеральные шипы на пятом сомите. Тельсон без выемки. Анальный шип маленький. Уроподы в зачаточном состоянии просвечивают через покровы тельсона, но развиты лучше, чем у *A. lar*. Уже имеются зачатки эндоподитов и щетинок на экзоподитах. У одного экземпляра через покровы тельсона просвечивала следующая стадия зоза с 8 парами щетинок. Следовательно, данный вид в своем развитии может проходить 2 или 3 стадии зоза (Sedova, Grigoryev, 2018).

Argis ochotensis

младшие зоза

Приводится описание двух форм младших зоза *A. ochotensis*. Личинки отличаются друг от друга незначительно. Они явно относятся к одному и тому же виду. Вид *A. ochotensis* в

настоящее время разделяют на 2 подвида: *A. ochotensis ochotensis* и *A. ochotensis kamtshatica*. Мы предполагаем, что форма 1 относится к *A. ochotensis kamtshatica*, т.к. она была обнаружена над глубиной менее 100 м, что характерно именно для этого подвида. Форма 2 была поймана в глубоководной части Авачинского залива. Известно, что взрослые представители *A. ochotensis ochotensis* обитают на больших глубинах.

форма 1

TL 7,6 мм. CL 1,8 мм. Морфология показана на рисунке 4.26.

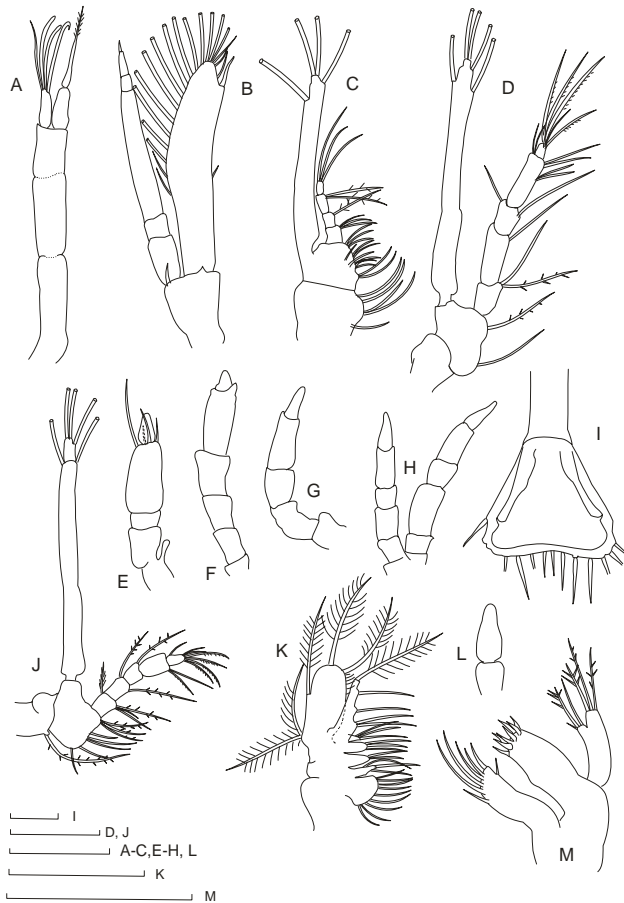


Рисунок 4.26. Морфология младшей личинки *Argis ochotensis* (форма 1): А – антеннула; В – антенна; С – Мр1; D – Мр3; Е–Н- Переоподы P1-P5; I – тельсон; J – Мр2; К – максилла; L – плеопод; М – максиллула. Масштаб 0,5 мм (Sedova, Grigoryev, 2018)

Рострум длинный, заостренный. Глаза сидячие. Супраорбитальных шипов нет. Антеровентральный край карапакса несет птеригостомиальный шип и 3 небольших зубчика. Основание антеннул несегментированное. Дистальный членик несет 4 сенсорные щетинки (3 эстетаска и 1 простая щетинка). Конечная щетинка антеннулы коротко опушена только в дистальной части. Эндоподит (жгутик) антенны состоит из 6 члеников. В основании жгутика небольшой шип. Шип скафоцерита заходит за край пластины, но короче чем у *A. dentata*. На наружном крае от носительно узкого скафоцерита имеется очень маленькая щетинка.

Внутреннетерминальный край скафоцерита несет 17–18 щетинок. Базиподит максиллулы вооружен 8 шипами. Коксоподит максиллулы несет 7 щетинок, эндоподит – 5 щетинок. Экзоподит максиллы несет 5 перистых щетинок.

Внутренний край скафогнатита покрыт густым опушением. Экзоподиты максиллипед первой–третьей пар несут соответственно 4–5–5 щетинок. Эндоподит Мр1 четырехчлениковый, эндоподиты Мр2 и Мр3 – пятичлениковые. Переоподы членистые. Первая пара имеет недоразвитую подклешню и рудиментарный экзоподит. Вторая пара с недоразвитой клешней. В основании переоподов под карапаксом имеются небольшие жабры. Плеоподы одноветвистые, без щетинок. Задние края второго–четвертого плеональных сомитов покрыты очень тонкими,

легко обламывающимися зубчиками. На пятом сомите имеются дорзолатеральные шипы. Тельсон с маленькой выемкой, треугольной формы, неясно отделен от плеона. Анального шипа нет. На тельсоне 8 пар щетинок. Уроподы не развиты, в зачаточном состоянии просвечивают через кутикулу.

форма 2

TL 7,7 мм. CL 1,8 мм. Морфология I стадии показана на рисунке 4.27.

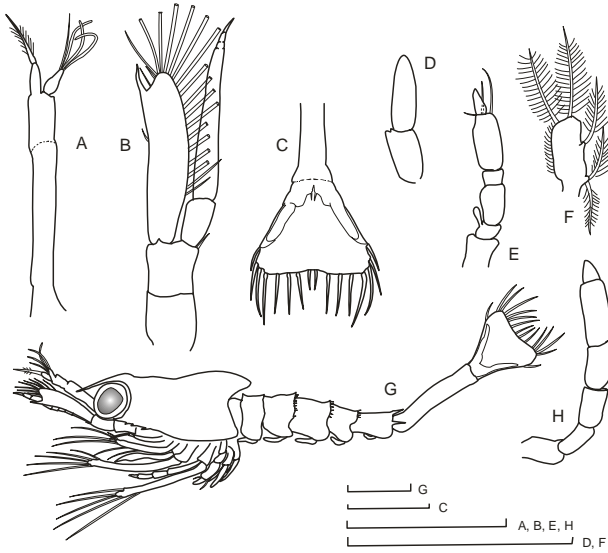


Рисунок 4.27. Морфология младшей личинки *Argis ochotensis* (форма 2): А – антеннула; В – антенна; с – тельсон; D – плеопод; E – P1; F – скафоцерит; G – общий вид; H – P2. Масштаб 1 мм (Sedova, Grigoryev, 2018)

По большинству признаков похожа на форму 1. Отличается от нее рядом мелких признаков. Рострум более короткий. Тельсон более широкий. Щетинка на конце основного жгутика антеннул опушена по всей длине. Скафоцерит относительно узкий с более длинным шипом и большим количеством щетинок на внутреннем крае скафоцерита. Жгутик скафоцерита состоит из 4 члеников, но значительно длиннее, чем у формы 1. Клешня на P2 сильно недоразвита. Плеоподы развиты лучше: имеется маленький бугорок на месте экзоподита.

старшие зоза

TL 10,6 мм. CL 2,5 мм. Морфология показана на рисунке 4.28.

Рострум длинный. На антеровентральном крае карапакса 3 небольших зубчика. На задних краях третьего–четвертого плеональных сомитов имеется несколько очень тонких шипиков. Супралатеральные шипы на пятом сегменте длинные и острые. Основание антеннул трехсегментное. Эндоподит несегментированный. Экзоподит двухсегментный. Жгутик антенны не слишком длинный, 5-члениковый. Шип в основании жгутика короткий. Скафоцерит несет 23–24 щетинки на внутреннем крае. Шип скафоцерита на половину

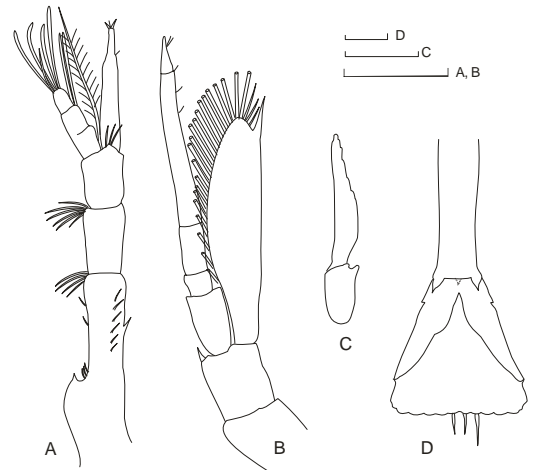


Рисунок 4.28. Морфология старшей личинки *Argis ochotensis*: А – антеннула; В – антенна; С – плеопод; D – тельсон. Масштаб 0,5 мм (Sedova, Grigoryev, 2018)

своей длины заходит за край пластины. Базиподит максиллулы вооружен 9 шипами, коксоподит с 7 щетинками. Экзоподит максиллы несет 17–18 щетинок. Максиллипеды 1–3 несут соответственно 5–6–6 плавательных щетинок. Переоподы состоят из 7 члеников. Первая пара переоподов с рудиментарным экзоподитом и хорошо развитой подкleshней. Вторая пара с клешней. В основании переоподов небольшие жабры. Тельсон относительно узкий, треугольный, без выемки. Пятый плеональный сомит с дорзолатеральными шипами. На терминальном крае тельсона 8 пар щетинок. Анальный шип маленький. Плеоподы как у предыдущих видов.

Crangon dalli

Данный вид проходит 6 стадий зоэа и 1 декаподитную (Макаров, 1966; Kurata, 1964; Haynes, 1985). Описаны не все стадии.

I стадия зоэа

TL 2,5–3,1 мм. Морфология I стадии показана на рисунке 4.29.

Глаза сидячие, округлые, сильно сближены. Рострум прямой, тонкий, заостренный. На антеровентральном крае карапакса у большинства личинок 3 острых довольно длинных зубца. Зубец, следующий за птеригостомиальным шипом, очень маленький, заметный только при большом увеличении. Плеональные сомиты гладкие. Дорзолатеральные шипы на пятом плеональном сомите короткие, заостренные. Шестой сомит слит с тельсоном. Тельсон треугольной формы. Выемка на терминальном крае тельсона совсем маленькая, треугольная. На тельсоне 7 пар щетинок. Антеннулы несегментированные. Экзоподит несет 4 сенсорные щетинки: 1 простую щетинку и 3

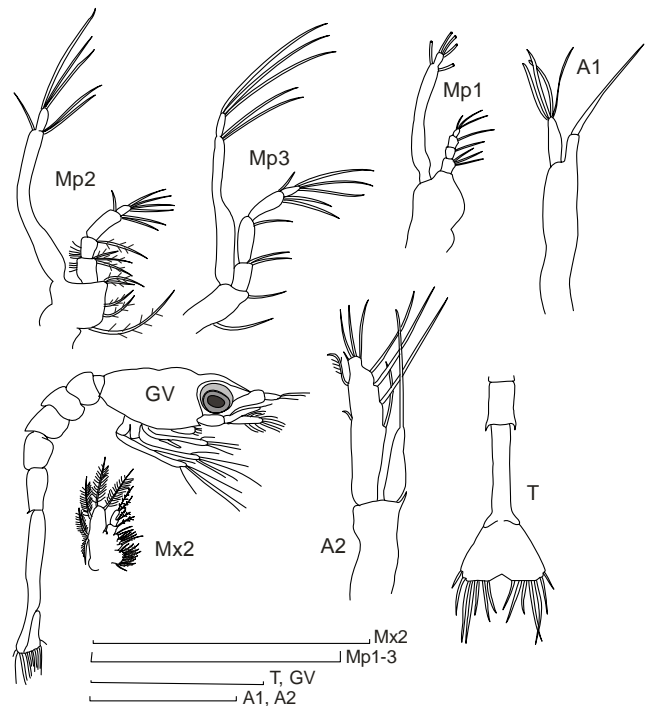


Рисунок 4.29. Морфологии личинки I стадии зоэа *C. dalli*: (Sedova, Grigoriev, 2014a). Масштаб 1 мм

эстетаска. У основания эндоподита антенны, как у всех представителей данного инфраотряда, имеется тонкий шип. Эндоподит намного короче скафоцерита, апикальная щетинка очень длинная, опушенная. Терминальная щетинка на жгутике отделена от основания. Скафоцерит несет на своем внутреннетерминальном крае 7–8 длинных опушенных щетинок и 1 укороченную. На наружном крае всегда имеется 2 опушенные щетинки. Коксоподит

максиллулы несет 7 щетинок, базиподит – 5 шипов, эндоподит – 5 щетинок и короткий шипик в основании. Экзоподит максиллы (скафогнатит) несет 5 опушенных щетинок. Экзоподиты ногочелюстей (Mr 1–3) вооружены, соответственно, 4(5)–5(6)–5 щетинками. Переоподы отсутствуют. Плеоподы отсутствуют.

III стадия зоза

TL 3,6–5,5 мм. Морфология III стадии показана на рисунке 4.30.

Глаза цилиндрические, сидячие, соприкасаются. Ротрум заостренный, слегка уплощенный дорзовентрально, в основании широкий. Птеригостомиальный шип маленький.

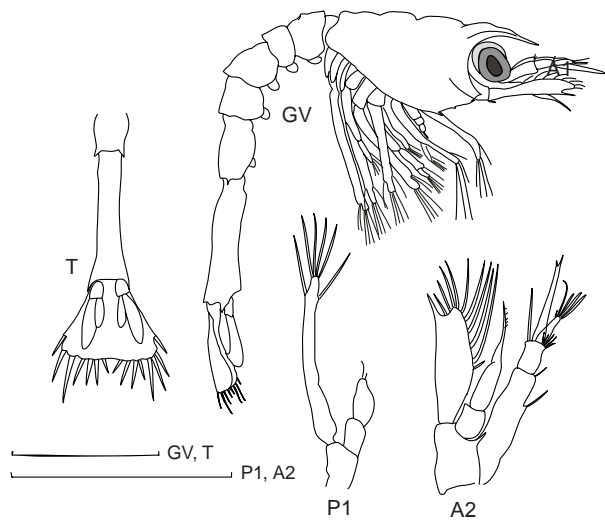


Рисунок 4.30. Морфологии зоза III стадии *C. dalli* (Sedova, Grigoriev, 2014a). Масштаб 1 мм

Задний край тергитов плеона гладкий. Короткие дорзолатеральные шипы имеются на пятом и шестом плеональных сомитах. Тельсон широкий, треугольный, с закругленными углами и прямым терминальным краем. Латеральные шипы на тельсоне средней длины, несколько не доходят до терминального края. Основание антеннул двухсегментное, эндоподит A1 несет 4 сенсорных щетинки (2 опушенные и 3 эстетаска). Эндоподит A2 по длине вместе с апикальным шипом примерно равен скафоцериту. Скафоцерит очень широкий.

Скафоцерит несет 9 длинных щетинок, 1 сильно укороченную щетинку и длинный шип, далеко заходящий за передний край пластины. Mx1 с 8 шипами на базиподите. Mx2 с 10 щетинками на скафогнатите. Максиллипеды имеют типичное для данного семейства строение. Переоподы недоразвиты. Экзоподит на P1 несет 6 плавательных щетинок, подклешня еще не сформировалась. Плеоподы в виде бугорков.

IV стадия зоза

TL 4,2–6,5 мм. Морфология IV стадии показана на рисунке 4.31.

Глаза цилиндрические, сближенные, сидячие. Ротрум уплощен дорзовентрально, направлен вперед, не очень длинный. Дорзолатеральные шипы на пятом и шестом плеональных сомитах короткие. Задний край плеональных сомитов гладкий. Тельсон крупный, слегка расширяется к концу. Терминальный край тельсона без выемки, слегка выпуклый. Латеральные шипы на тельсоне средней длины. Имеется короткий анальный шип. Шип на экзоподите уropодов очень длинный. Основание A1 двухсегментное. Имеется 4–5 сенсорных щетинок. Шип скафоцерита далеко заходит за передний край пластины. Скафоцерит очень широкий. На

скафоцерите 13 щетинок. Эндоподит A2 не намного длиннее скафоцерита. Основание эндоподита уже отделилось. На Mx1 имеется 8 шипов. Скафогнатит с 15 щетинками. Mr1–3 имеют типичное строение. На P1 еще не вполне сформирована подклешня, на экзоподите P1 имеется 6 плавательных щетинок. P2–P5 одноветвистые, имеют неясное расчленение. Плеоподы одноветвистые, с отделившимся основанием, без щетинок.

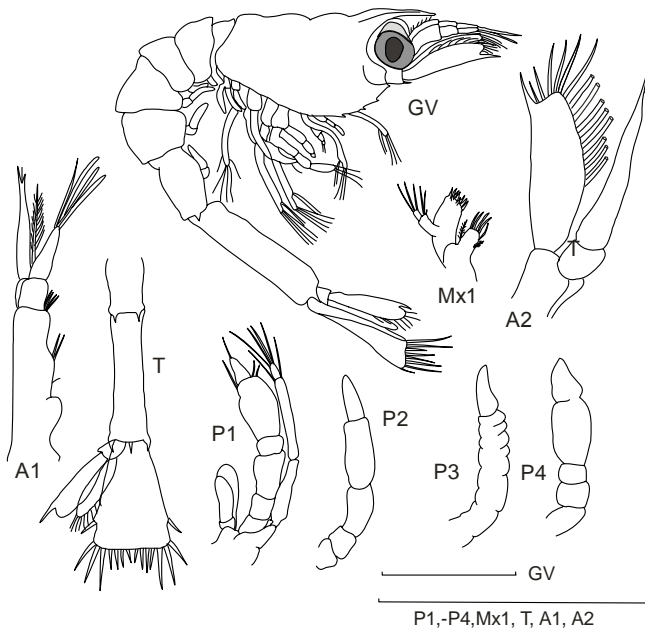


Рисунок 4.31. Морфология зоэа IV стадии *C. dalli* (Sedova, Grigoriev, 2014a). Масштаб 1 мм

показана на рисунке 4.32.

Рострум сильно уплощен дорзовентрально, с заостренным концом. На антеровентральном крае имеются длинные зубцы. Птеригоостомиальный шип маленький. Последние сомиты плеона с короткими дорзолатеральными шипами. Анальный шип имеется. Тельсон слегка расширяется к концу. Латеральные шипы на тельсоне короткие. Терминальный край тельсона слегка выпуклый. Шип на экзоподите уropодов очень длинный, далеко заходит за терминальный край пластины. Основание A1 трехсегментное, но первый сегмент отделен не полностью. Эндоподит A1 с 5 сенсорными щетинками. Скафоцерит очень широкий. Шип скафоцерита заходит далеко за передний край пластины. На терминально-внутреннем крае скафоцерита 17–19 щетинок. Эндоподит A2 намного длиннее скафоцерита. Базиподит Mx1 с 9 шипами, экзоподит Mx2 несет 17 опушенных щетинок. Максиллипеды имеют типичное строение. Первая пара переоподов с узкой подклешной, экзоподит с 6 плавательными щетинками. P2–P5

V стадия зоэа

TL 5,5–7.0 мм. Морфология V стадии

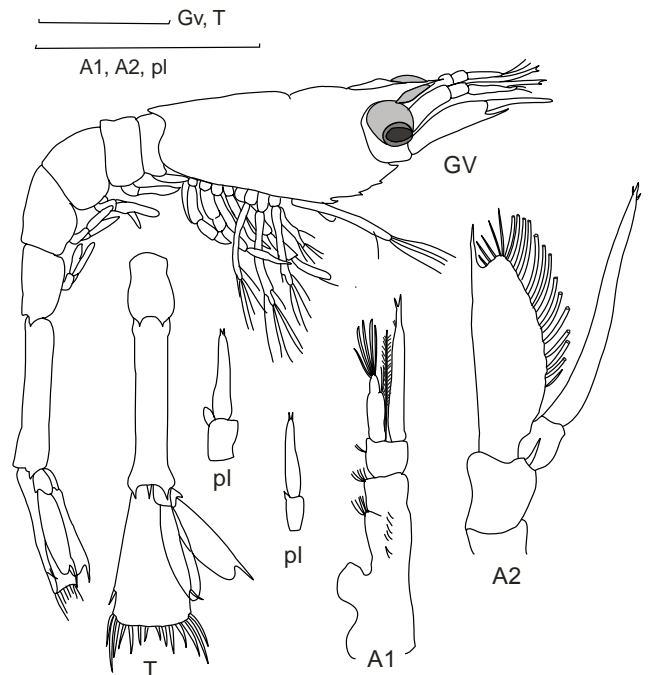


Рисунок 4.32. Морфологии зоэа V стадии *C. dalli* (Sedova, Grigoriev, 2014a). Масштаб 1 мм

одноветвистые. Плеоподы с короткими щетинками на конце, двухветвистые. Первая пара плеоподов развита хуже остальных и отличается по размеру. Экзоподит плеоподов в виде бугорка.

Crangon septemspinosus

Данный вид проходит 6 стадий зоэа и 1 декаподитную (Haynes, 1985; Needler, 1941; Tesmer, Broad, 1964). В нашей коллекции были не все стадии.

III стадия зоэа

TL 3,8–5,0 мм. Морфология III стадии показана на рисунке 4.33.

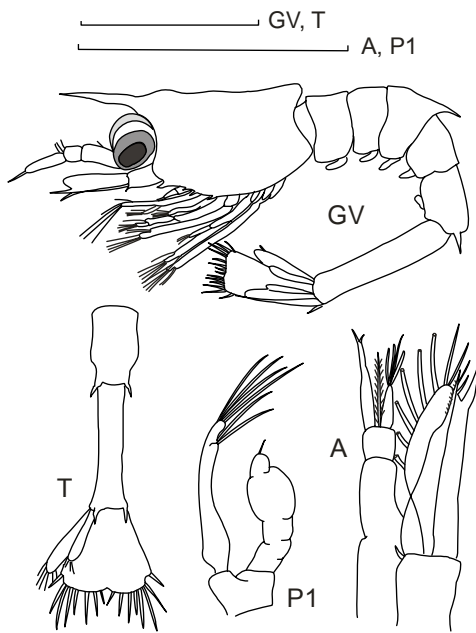


Рисунок 4.33. Морфология зоэа III стадии *C. septemspinosus* (Sedova, Grigoriev, 2014a). Масштаб 1 мм

Глаза цилиндрические, сидячие, соприкасаются. Рострум заостренный, прямой, длинный. Птеригостомиальный шип небольшой, 2 антеровентральных зубца хорошо заметны. Зубец, следующий за птеригостомиальным шипом, очень маленький, как у *C. dalli*, заметный только при большом увеличении. Длинные и тонкие дорзолатеральные шипы имеются на пятом и шестом плеональных сомитах. Дорзальный шип имеется на третьем плеональном сомите. Тельсон широкий, с треугольной выемкой. Латеральные шипы на тельсоне заходят за терминальный край. Экзоподит уроподов несет 7–8 щетинок, эндоподит – 3 щетинки. Основание антеннул двухсегментное, эндоподит A1 несет 4, редко 5 сенсорных щетинок (1 простую и 4 эстетаска). Эндоподит A2 по длине примерно равен скафоцериту. Шип на конце эндоподита в некоторых случаях может заходить за край экзоподита. Скафоцерит очень широкий, вооружен 8 длинными и 2 укороченными щетинками. Основание эндоподита A2 еще не отделилось. Mx1 с 7 шипами на базиподите. Mx2 с 10 щетинками на скафогнатите. Максиллипеды имеют типичное строение. Развита все 5 пар переоподов. Экзоподит на P1 с 6 плавательными щетинками. Плеоподы в виде бугорков.

IV стадия зоэа

TL 4,0–6,2 мм. Морфология IV стадии показана на рисунке 4.34.

Рострум широкий в основании, уплощен дорзовентрально и направлен вперед, не очень длинный. Дорзолатеральные шипы на пятом и шестом плеональных сомитах тонкие и длинные. Задний край плеональных сомитов гладкий. Третий плеональный сомит с дорзальным шипом. Тельсон расширяется к концу, с выпуклым терминальным краем, без выемки. Латеральные

шпы на тельсоне короткие. Имеется короткий анальный шип. Шип на экзоподите уropодов доходит до терминального края пластины. Основание A1 двухсегментное. Шип скафоцерита далеко заходит за передний край пластины, тонкий, острый. Скафоцерит широкий, вооружен 14–15 щетинками. Эндоподит A2 чуть длиннее скафоцерита. Основание эндоподита A2 отделилось. На базиподите Mx1 имеется 8 шпиров. Скафогнатит с 16–17 щетинками. Mр1–3 имеют типичное для семейства строение. На P1 еще не вполне сформирована подклешня, на экзоподите P1 имеется 6 плавательных щетинок. Плеоподы одноветвистые, подогнуты на брюшную сторону.

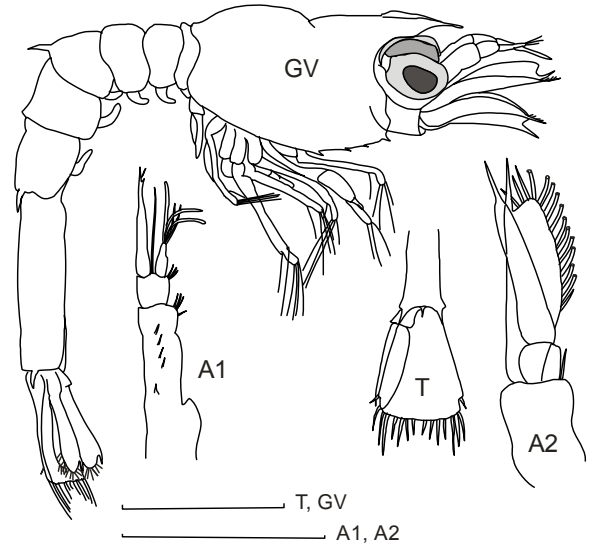


Рисунок 4.34. Морфология зoea IV стадии *C. septemspinosa*. Масштаб 1 мм (Sedova, Grigoriev, 2014a)

V стадия зoea

TL 5.0–7,5 мм. Морфология V стадии показана на рисунке 4.35.

Рострум длинный. На антеровентральном крае имеются хорошо заметные зубчики. Пятый и шестой сомиты плеона с длинными дорзолатеральными шпирями, третий сомит с дорзальным шпиром. Анальный шип имеется. Тельсон слегка расширяется к концу, с почти параллельными боковыми краями. Терминальный край тельсона слегка выпуклый. Шип на экзоподите уropодов длинный, заходит за терминальный край пластины. Основание A1 двухсегментное. Эндоподит A1 с 5–6 сенсорными щетинками. Скафоцерит широкий, с очень длинным шпиром. На терминально-внутреннем крае скафоцерита 17 щетинок. Эндоподит A2 длиннее скафоцерита. Базиподит Mx1 с 8–9 шпирями, экзоподит Mx2 несет 17 опушенных щетинок. Первая пара переоподов с хорошо развитой подклешней, экзоподит с 6 плавательными щетинками. P2–P5 одноветвистые.

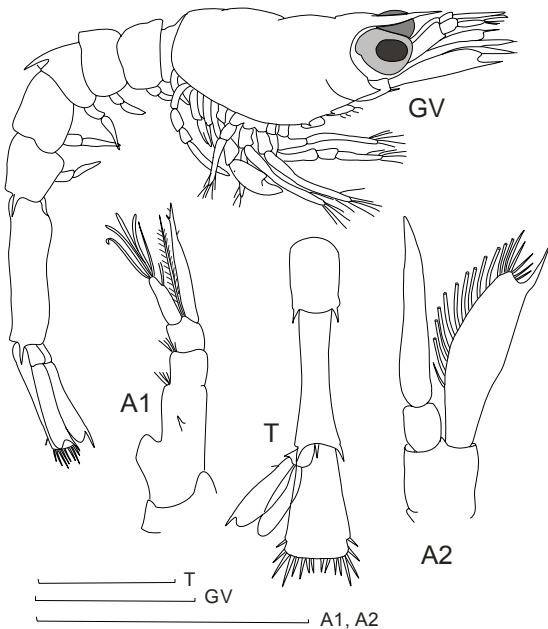


Рисунок 4.35. Морфология зoea V стадии *C. septemspinosa* (Sedova, Grigoriev, 2014a). Масштаб 1 мм

Mesocrangon intermedia

Вид проходит в своем развитии 5 стадий зоэа и 1 декаподитную.

I стадия зоэа

TL 4.5–5.5 мм. Морфология I стадии показана на рисунке 4.36.

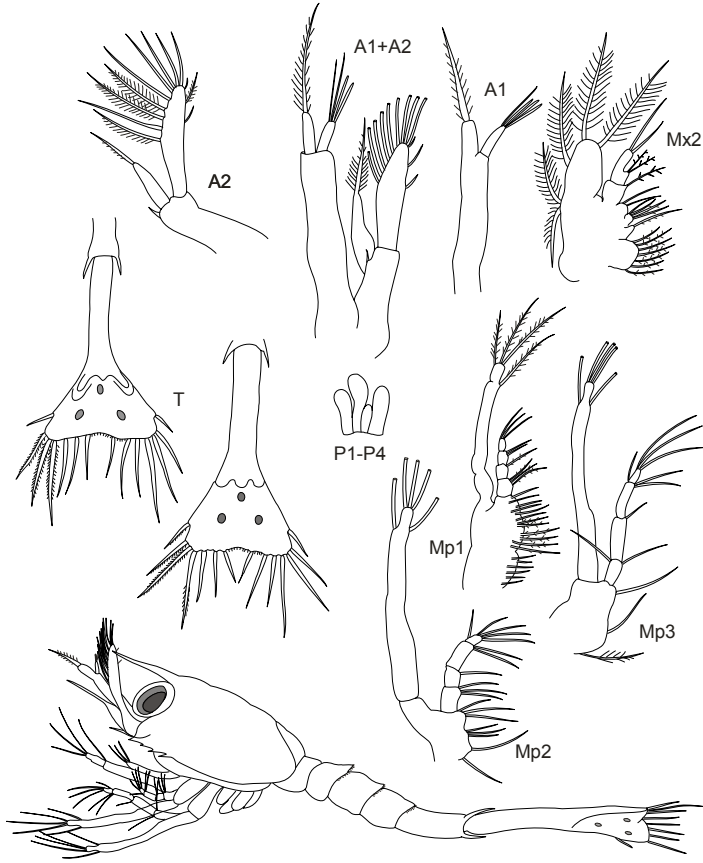


Рисунок 4.36. Морфологии зоэа 1 стадии *M. intermedia* (Седова, Григорьев, 2015)

Глаза сидячие, округлые, сильно сближены. Ротрум прямой, тонкий, заостренный. Конец ротрума доходит до основания экзоподита A1. На антеровентральном крае карапакса у большинства личинок имеется 3 острых довольно длинных зубца. На дорзальном крае 2–5-го плеональных сомитов хорошо заметны маленькие шипики. Изредка встречаются экземпляры с почти гладким краем плеомеров. Дорзолатеральные шипы на пятом плеональном сомите длинные, острые. Шестой сомит не отделен от тельсона. На втором и третьем плеональных сомитах имеются небольшие спинные кили, задний край тергитов слегка приподнят. Тельсон правильной треугольной формы. На тельсоне обычно хорошо заметны 3

крупных красных хроматофора в виде пятен почти правильной круглой формы. Выемка на терминальном крае тельсона совсем маленькая, неглубокая. На тельсоне 7 пар щетинок. Латеральные щетинки заходят за терминальный край тельсона. Антеннулы несегментированные. Экзоподит несет 4 сенсорные щетинки. У половины особей имелось 2 эстетаска и 2 тонкие, более длинные щетинки. У остальных – 1 щетинка и 3 эстетаска. У основания эндоподита антенны, как у всех представителей данного инфраотряда, имеется тонкий шип. Эндоподит, как правило, намного короче скафоцерита, даже со щетинкой. Примерно у трети особей эндоподит несколько длиннее – терминальная щетинка заходит за передний край скафоцерита. Апикальная щетинка на жгутике A2 у абсолютного большинства просмотренных особей не отделена, очень редко – неясно отделена. Скафоцерит несет на своем внутреннетерминальном крае 9 длинных опушенных щетинок и 1 укороченную. На наружном крае всегда имеется 2 короткие опушенные щетинки. В некоторых случаях опушена только

дистальная внешняя щетинка. Коксоподит максиллулы несет 7 щетинок (5 колючих и 2 латеральных мягко опушенных), базиподит – 5 шипов, эндоподит – 5 щетинок и короткий шипик в основании. Экзоподит максиллы (скафогнатит) несет 5 опушенных щетинок. Экзоподиты ногочелюстей (Мр 1–3) вооружены, соответственно, 4–5–5 щетинками. Переоподы представлены 4 парами хорошо заметных зачатков. Плеоподы отсутствуют.

II стадия зоза

TL 5.5–6.5 мм. Морфология II стадии показана на рисунке 4.37.

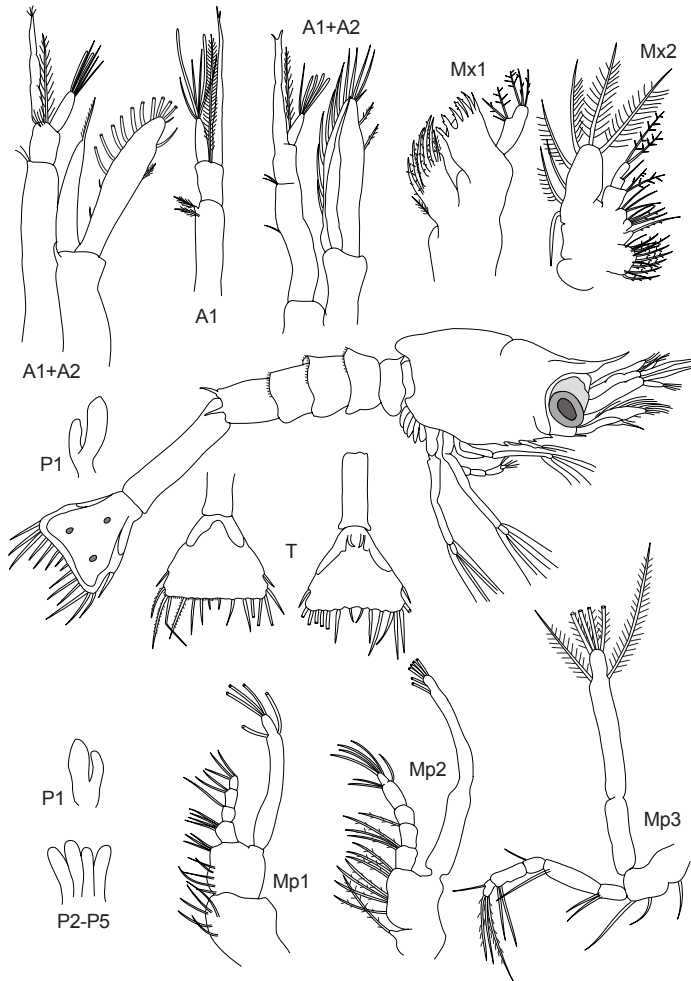


Рисунок 4.37. Морфология II зоза *M. intermedia* и *N. communis* (Седова, Григорьев, 2015).

Рострум тонкий, не доходит до конца основания A1. Зубцы на антеровентральном крае карапакса хорошо заметны у всех экземпляров. Основание A1 имеет неясную сегментацию. Число сенсорных щетинок варьирует. У более крупных экземпляров во всех случаях было 5 щетинок. При этом соотношение эстетасков и опушенных щетинок может быть различным. Эндоподит A2 на конце несет короткую неотчлененную щетинку. Конец щетинки обычно не доходит до дистального края скафоцерита. Скафоцерит несет 10–11 щетинок на внутреннетерминальном крае, 1 сильно укороченную и 2 внешние щетинки. Максиллулы имеют типичное строение: базиподит вооружен 6–7 шипами, коксоподит с 7 колючими щетинками. Экзоподит максиллы несет 7 опушенных

щетинок. Максиллипеды 1–3 несут соответственно 5–6–6 плавательных щетинок. Переоподы развиты у обоих видов одинаково: 1 пара с экзоподитом, остальные 4 пары нерасчлененные. Плеон по заднему краю тергитов вооружен мелкими шипиками. Дорзолатеральные шипы на пятом плеональном сомите длинные и острые. На втором–третьем сомитах имеются хорошо выраженные спинные кили. Анальный сомит отделен от тельсона. На треугольном тельсоне у большей части личинок видны округлые хроматофоры. Латеральные щетинки тельсона лишь

немного не доходят до терминального края тельсона. Терминальный край тельсона у всех личинок II стадии без выемки, практически прямой.

III стадия зоза

TL 6.5–7.5 мм. Морфология III стадии показана на рисунке 4.38.

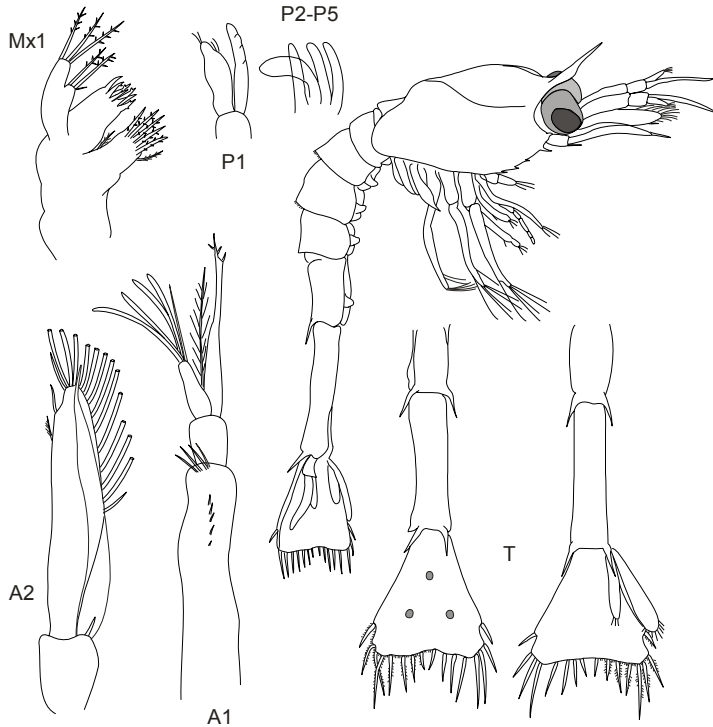


Рисунок 4. 38. Морфология III зоза *M. intermedia* (Седова, Григорьев, 2015)

Глаза цилиндрические, сидячие, соприкасаются. Рострум заостренный, прямой, относительно короткий: доходит не далее дистального края 1 сегмента A1. Птеригостомиальный шип острый, 3 антеровентральных зубца хорошо заметны. Задний край тергитов плеона у большинства экземпляров был гладким. У некоторых экземпляров на втором–третьем плеональных сомитах имеются шипики. Длинные и тонкие дорзолатеральные шипы имеются на пятом и шестом плеональных сомитах. Кили на 2 и 3 плеональных сомитах хорошо заметны.

Тельсон довольно крупный, треугольный, с небольшой выемкой или почти прямым терминальным краем. Латеральные шипы на тельсоне средней длины, несколько не доходят до терминального края. У части просмотренных нами личинок хроматофоров на тельсоне не было заметно. Экзоподит уроподов несет 8–9 щетинки, эндоподит – 3–4 щетинки. Основание антеннул двухсегментное, эндоподит A1 несет 5 сенсорных щетинок (1 или 2 опушенные и 3 или 4 эстетаска). Эндоподит A2 по длине примерно равен скафоцериту. Скафоцерит несет 13 длинных щетинки, 1 сильно укороченную и 2 наружные щетинки. Часто проксимальная внешняя щетинка бывает сильно укороченной и прижатой к краю пластины, и поэтому не видна. Mx1 с 7–8 шипами на базиподите. Mx2 с 10 щетинками на скафогнатите. Максиллипеды имеют типичное строение. Развита все 5 пар переоподов. Экзоподит на P1 нерасчлененный, без плавательных щетинок. Плеоподы в виде бугорков.

IV стадия зоза

TL 7.0–9.0 мм. Морфология IV стадии показана на рисунке 4.39.

Глаза цилиндрические, сближенные, сидячие. Ротрум прямой, направлен вперед, не очень длинный. У большей части просмотренных экземпляров конец ротрума не доходит до начала второго сегмента основания A1.

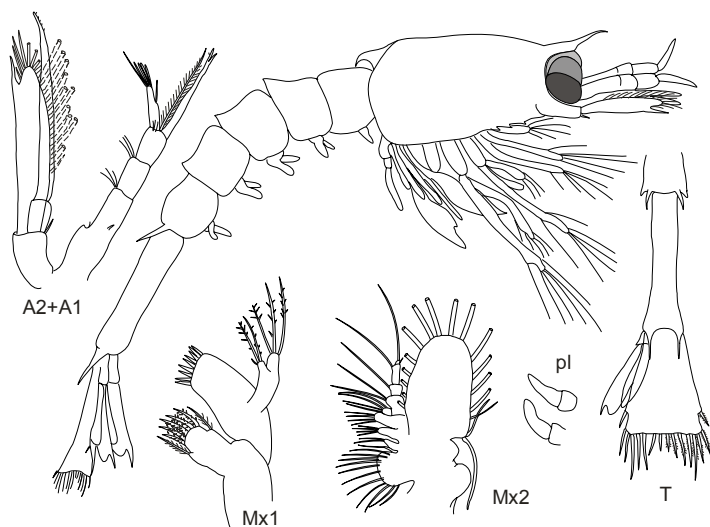


Рисунок 4.39. IV зоза *M. intermedia* (Седова, Григорьев, 2015).

Дорзолатеральные шипы на пятом и шестом плеональных сомитах тонкие и длинные. Задний край тергитов гладкий. Тельсон крупный, широкий, с прямым терминальным краем, без выемки. Латеральные шипы на тельсоне средней длины. Имеется короткий анальный шип. На экзоподите уropодов 19 щетинок, на эндоподите 10–11 щетинок. Шип на экзоподите уropодов доходит до терминального края тельсона или чуть длиннее. Основание A1 трехсегментное. Имеется 5 сенсорных щетинок. Шип скафоцерита заходит за передний край пластины, тонкий, острый. На скафоцерите не менее 19 щетинок. Эндоподит A2 длиннее скафоцерита. Основание эндоподита уже отделилось. На Mx1 имеется 8 шипов. Скафогнатит с 17 щетинками. Mr1–3 имеют типичное строение. На P1 уже вполне сформирована подклешня, на экзоподите P1 имеется 6 плавательных щетинок. Плеоподы одноветвистые, подогнуты на брюшную сторону.

V стадия зоза

TL 8.0–9.0 мм. Морфология V стадии показана на рисунке 4.40.

Ротрум средней длины. Обычно он доходит только до середины основания A1. На антеровентральном крае имеются длинные зубцы. Пятый и шестой сомиты плеона с длинными дорзолатеральными шипами. На заднем крае тергитов плеона иногда заметны несколько очень тонких и коротких шипиков. Анальный шип небольшой. Тельсон крупный, слегка расширенный к концу. Латеральные шипы на тельсоне довольно длинные. Терминальный край тельсона почти прямой. Шип на экзоподите уropодов очень длинный, далеко заходит за терминальный край пластины. Эндоподит уropодов несет не менее 20 щетинок, экзоподит – 23 щетинки. Основание A1 трехсегментное. Эндоподит A1 с 5 сенсорными щетинками. Шип

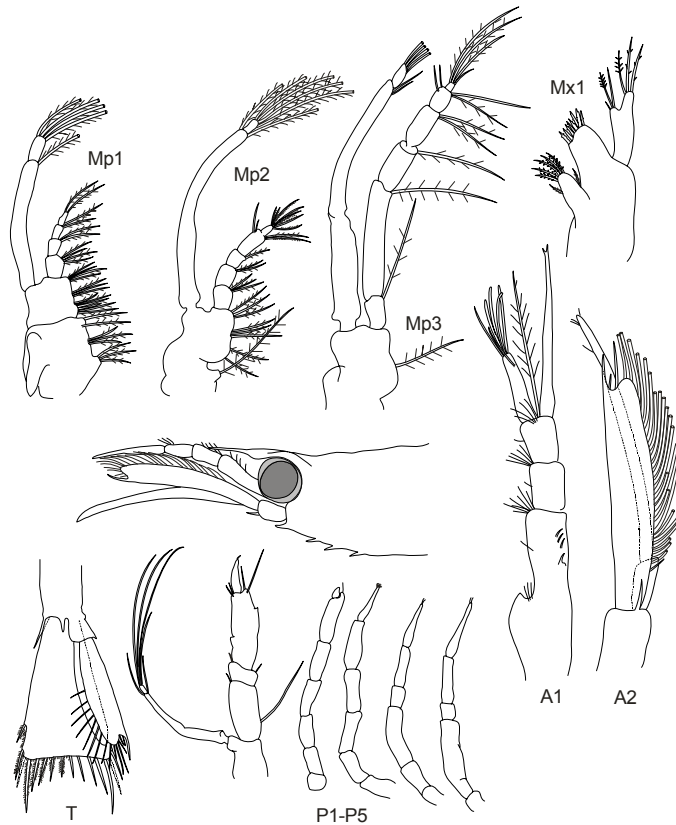


Рисунок 4.40. Морфология V зоза *M. intermedia* (Седова, Григорьев, 2015).

скафоцерита заходит далеко за передний край пластины. На терминально-внутреннем крае скафоцерита 25 щетинок. Эндоподит A2 намного длиннее скафоцерита. Базиподит Mx1 с 8–9 шипами, экзоподит Mx2 несет 17 колючих щетинок. Максиллипеды имеют типичное строение. Первая пара переоподов с хорошо развитой подклешной, экзоподит с 6 плавательными щетинками. P2–P5 одноветвистые. На апикальном членике P3–P5 имеется несколько кривых крепких шипиков.

Декаподит

TL 8,5–9,5 мм. Морфология декаподитной стадии показана на рисунке 4.41

Глаза округлой формы, сидячие, сближены. Рострум слегка заострен, доходит до переднего края глаза или чуть дальше (очень редко). В срединной части рострум вогнут. Дорзальная часть карапакса покрыта очень редкими короткими волосками. Задний край карапакса закруглен. Медианная часть приподнята в виде небольшого киля в передней части, на котором располагаются 2 хорошо заметных шипа. Передний шип небольшой и острый, расположен сразу за глазами. Задний шип в 2 раза крупнее и расположен посередине карапакса. В основании заднего шипа имеется 1–2 коротких волоска. Карапакс слабо скульптурирован. Имеется птеригостомиальный шип. За ним в основании очень маленький зубчик. Еще один небольшой зубец на переднем крае карапакса расположен позади каждого глаза. Задняя половина вентрального края карапакса покрыта короткими редко расположенными слабо опушенными щетинками. Задний край всех плеональных сомитов гладкий. Имеется небольшой анальный шип. Основание антеннулы трехсегментное. На дорзальной стороне первого сегмента имеется шип. Экзоподит антеннул трехсегментный, несет 5 эстетасков на конце и 3 эстетаска в основании дистального сегмента. Жгутик антенн состоит из 40 члеников и более. Скафоцерит относительно узкий. В основании скафоцерита имеется небольшой шип. Основание антенн с маленьким выростом. Шип скафоцерита доходит до переднего края пластины или чуть длиннее. Одна из самых коротких апикальных щетинок

расположена на внутреннем крае шипа. Общее количество щетинок на скафоцерите – 35. Базиподит максиллулы вооружен 6 крепкими шипами и 6 тонкими щетинками. Экзоподит максиллы несет 25–26 щетинок. Максиллипеды имеют типичное строение. Переоподы одноветвистые, состоят из 6–7 члеников. На первой паре хорошо развита характерная для всех представителей семейства подклешня. На 4 членике P1 имеется вырост, вооруженный крепким шипом. На второй паре клешня очень маленькая, узкая. В основании переоподов располагаются жабры. Все 5 пар плеоподов хорошо развиты, с длинными плавательными щетинками и 1 щетинкой на одночлениковом эндоподите.

Тельсон довольно длинный и узкий, с 2 парами латеральных шипов. На терминальном крае тельсон несет 2 пары длинных щетинок. Средняя пара длиннее, угловые чуть короче и слабее опушены. Степень опушения терминальных щетинок была

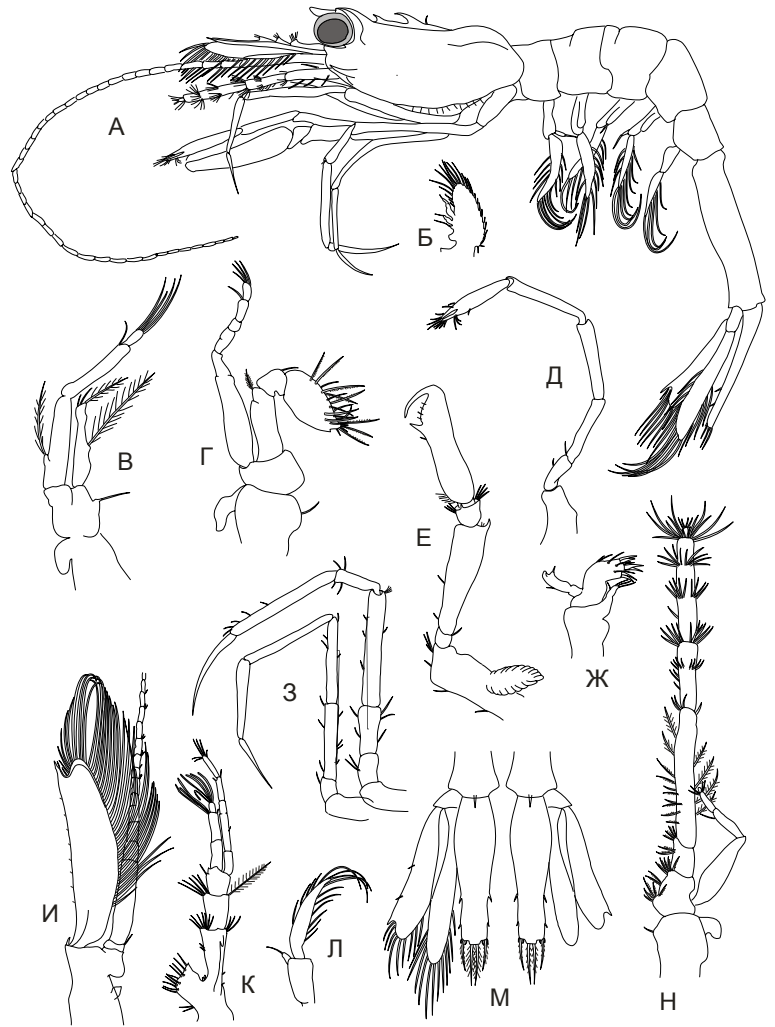


Рисунок 4.41. Морфология декаподита *M. intermedia*: А – общий вид сбоку; Б – скафогнатит; В – Мр1; Г – Мр2; Д – Р2; Е – Р1; Ж – Мх1; З – Р4-Р5; И – А2; К – А1; Л – плеопод; М варианты строения тельсона; Н – Мр3 (Sedova, Grigoriev, 2014б)

различной. У одной из особей центральные щетинки имели очень длинное и густое опушение, у остальных экземпляров – более короткое и редкое. В основании угловых длинных щетинок имеется с двух сторон еще по 2 коротких шипа. Эндоподиты уropодов у части экземпляров были длиннее тельсона, у остальных – примерно равны по длине тельсону. Шип на экзоподите уropодов короткий.

Neocrangon communis

Вид проходит в своем развитии 5 стадий зоэа и 1 декаподитную.

I стадия зоэа

TL 3.2–4.2 мм. Морфология I стадии показана на рисунке 4.42.

Рострум более мощный и длинный, чем у предыдущего вида, доходит до дистального края экзоподита антеннул. На антеровентральном крае карапакса хорошо заметны 3 зубца. Второй и третий плеональные сомиты со спинными килями. Задний край плеональных сомитов

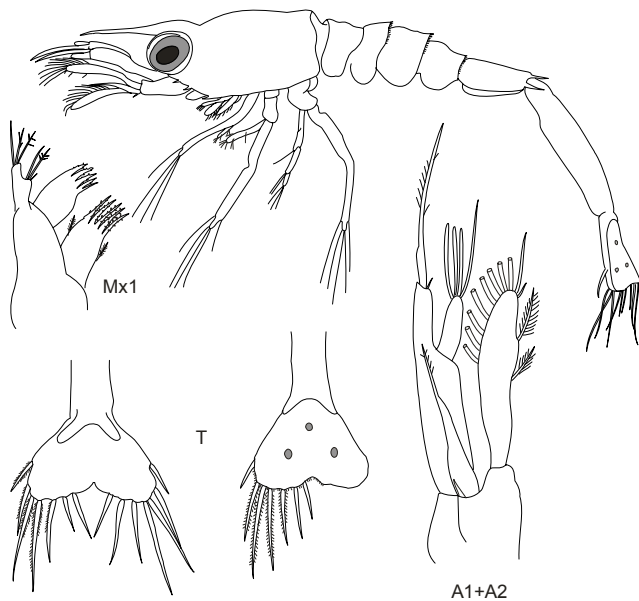


Рисунок 4.42. Морфология зоза I стадии *N. communis* (Седова, Григорьев, 2015).

вооружен мелкими шипиками. Дорзолатеральные шипы на пятом сомите острые, средней длины (несколько короче, чем у *M. intermedia*). Последний сегмент плеона слит с тельсоном. Форма тельсона отличается от предыдущего вида: выемка узкая, но более глубокая, углы сильно закруглены. Хроматофоры на тельсоне заметны у большинства экземпляров. Латеральные щетинки обычно не заходят за терминальный край тельсона. Эндоподит A1 имеет более короткое и жесткое опушение. На экзоподите 3 эстетаска и 1 тонкая щетинка. Щетинка эндоподита A2 не отделена от членика, более

короткая по сравнению с таковой у *M. intermedia*. На скафоцерите 2 внешние довольно длинные густо опушенные щетинки, 1 сильно укороченная апикальная и 9 длинных щетинок на терминально-внутреннем крае. Максиллулы, максиллы и максиллипеды имеют такое же строение, как у предыдущего вида. На I стадии у *N. communis* переоподы еще не развиты. На их месте заметен небольшой бугорок, состоящий из 2 пар очень маленьких зачатков, подогнутых под карапакс.

II стадия зоза

TL 3.5–5.3 мм. По большинству признаков личинки похожи на предыдущий вид. Рострум, как правило, более мощный и длинный. Зубцы на антеровентральном крае карапакса хорошо заметны у всех экземпляров. Очень редко попадаются личинки с 7 щетинками на эндоподите A1. Относительная длина латеральных щетинок на тельсоне несколько отличается от предыдущего вида. Латеральные щетинки тельсона тоньше и чуть короче, чем *M. intermedia*. Остальные признаки почти полностью совпадают.

III стадия зоза

TL 4.5–6.0 мм. Морфология III стадии показана на рисунке 4.43.

Рострум длинный, направлен вперед, обычно длиннее основания A1. Зубцы на антеровентральном крае карапакса, как правило, длинные, хорошо заметные. Обнаружено

также несколько личинок с мелкими зубцами. На заднем крае тергитов плеона обычно имеются очень мелкие, легко обламывающиеся шипики. Дорзолатеральные шипы на пятом и шестом плеональных сомитах короче, чем у *M. intermedia*. Анальный шип отсутствует. Тельсон относительно небольшой, с более глубокой выемкой и более длинными щетинками.

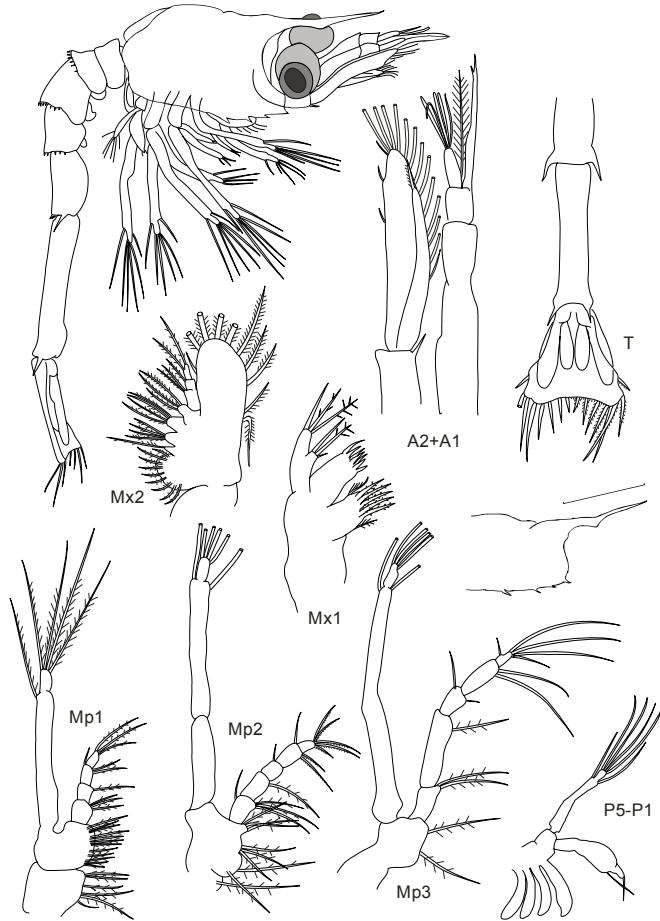


Рисунок 4.43. III зоза *N. communis* (Седова, Григорьев, 2015).

Латеральные шипы средней длины. Хроматофоры на тельсоне были обнаружены только у третьей части просмотренных личинок. A1 с 5 сенсорными щетинками, основание двухсегментное. Эндоподит A2 примерно равен по длине экзоподиту или чуть короче. Шип на конце эндоподита A2 короткий. Строение Mp, Mx1, Mx2, скафоцери́та – как у *M. intermedia*. Переоподы развиты лучше, чем у предыдущего вида. Экзоподит P1 несет 6 плавательных щетинок. По данному признаку личинок 3 стадии *N. communis* легко отличить от личинок соответствующей стадии *M. intermedia*. Плеоподы в виде бугорков, уropоды – как у предыдущего вида.

IV стадия зоза

TL 4.8–7.0 мм. Морфология IV стадии показана на рисунке 4.44.

От предыдущего вида отличается более длинным рострумом. Практически у всех экземпляров он достигает дистального края основания A1. Дорзолатеральные шипы на пятом и шестом плеональных сомитах всегда несколько короче, чем у *M. intermedia*. Хроматофоры на тельсоне, как правило, меньшего размера и сильно сближены. Тельсон небольшой, расширяется к концу, с хорошо заметной выемкой. Латеральные шипы на тельсоне чуть короче, чем у предыдущего вида. Шип на экзоподите уropодов доходит до терминального края пластины или чуть короче. Скафоцери́т имеет более короткий шип (конец его не доходит до переднего края пластины) и более короткий эндоподит, который по длине примерно равен скафоцери́ту. Изредка встречаются экземпляры, у которых эндоподит A2 короче скафоцери́та. Основание эн

доподита A2 отделилось. Большая часть конечностей имеет такое же строение, как у *M. intermedia*.

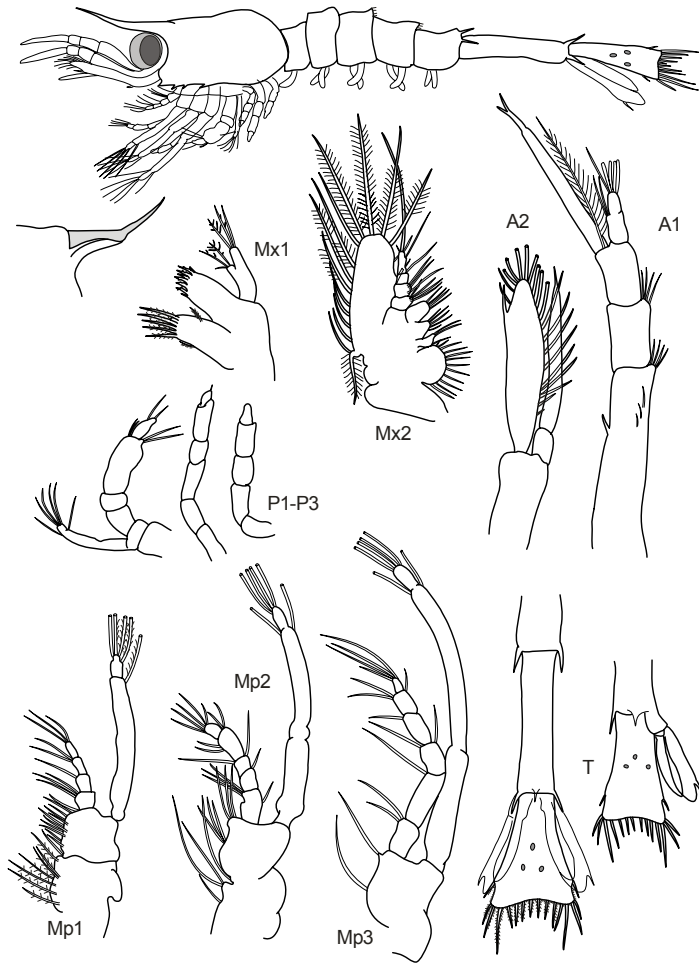


Рисунок 4.44. IV зоза *N. communis* (Седова, Григорьев, 2015).

уроподов доходит только до терминального края пластины. У некоторых личинок через покровы тельсона и эндоподита A2 уже просвечивает следующая стадия – декаподит. На скафоцерите 21–24 щетинки (обычно 22). Шип скафоцерита обычно немного не доходит до края пластины, иногда – точно до края, но никогда не бывает длиннее. На базиподите Mx1 8–9 шипов, обычно 8. Экзоподит Mx2 несет 16–19 щетинок. Строение антеннул, плеоподов, максиллипед – как у предыдущего вида. P1 с хорошо развитой подклешней и экзоподитом, апикальные членики P3–P5 без шипиков.

Декаподит

TL 6,5–7,0 мм. Морфология декаподитной стадии показана на рисунке 4.46.

V стадия зоза

TL 5.0–7.5 мм. Морфология V стадии показана на рисунке 4.45

Рострум длинный, направлен вперед или слегка задран вверх. У большинства особей доходит до конца основания A1. У всех личинок есть зубцы на антеровентральном крае. У подавляющего большинства они гораздо мельче, чем у *M. intermedia* 5 стадии. Дорзолатеральные шипы на пятом и шестом плеональных сомитах более короткие, чем у *M. intermedia*. У большей части личинок задний край тергитов плеона был гладким. Очень редко обнаруживаются очень мелкие редкие шипики. Тельсон длинный и узкий, с короткими латеральными шипами. Терминальный край тельсона прямой или вогнутый. Хроматофоры на тельсоне сильно сближены. Шип экзоподита

Глаза округлые, расположены близко друг к другу. Роострум слегка заостренный, довольно короткий, слегка заходит за середину глаза.

Средняя часть карапакса поднята в виде небольшого кия. В передней части карапакса два шипа. Передней шип меньше и острее, расположен сразу за глазами. Задний шип несколько крупнее и расположен близко к переднему шипу. У основания заднего шипа одна короткая щетинка. Заглазничные шипы небольшие. Плевры от первого до пятого сомитов плеона округлые. Имеется небольшой анальный шип. Основание антеннулы трехсегментное. На первом сегменте основания антеннулы несколько коротких щетинок. Экзоподит антеннулы двухсегментный, с четырьмя длинными дистальными эстетасками и одной очень маленькой щетинкой. Эндоподит состоит из двух сегментов, с одной боковой и четырьмя короткими терминальными щетинками. Жгутик антенны состоит из 16 сегментов. Скафоцерит широкий, с 24 щетинками. Шип на скафоцерите короткий, не достигает переднего края пластины. Базиподит максиллулы с шестью шипами и двумя боковыми щетинками. Экзоподит максиллы с 27 щетинками. Максиллипеды имеют типичное для данного вида строение. Переоподы одноветвистые, состоят из 5–7 члеников. Подклешня на первой паре переоподов была хорошо развита, что характерно для всех представителей семейства. Вторая пара переоподов с маленькой клешней Жабры расположены в основании переоподов. Все пять пар переоподов хорошо развиты, с длинными плавательными щетинками на экзоподите. Тельсон почти прямоугольный, с двумя парами боковых шипов и тремя парами длинных щетинок на терминальном крае тельсона. Внутренние щетинки были короче в среднем почти в два раза. Эндоподит уropодов немного длиннее, чем экзоподит. Уropоды короче тельсона. Шип на уropодах короткий.

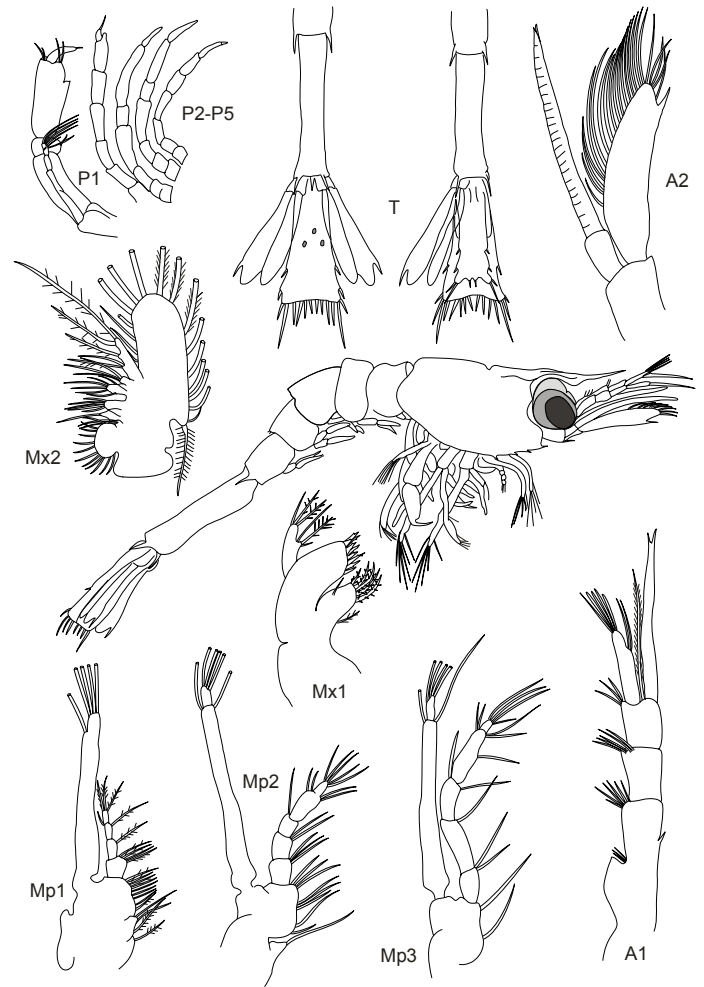


Рисунок 4.45. V зоеа *N. communis* (Седова, Григорьев, 2015).

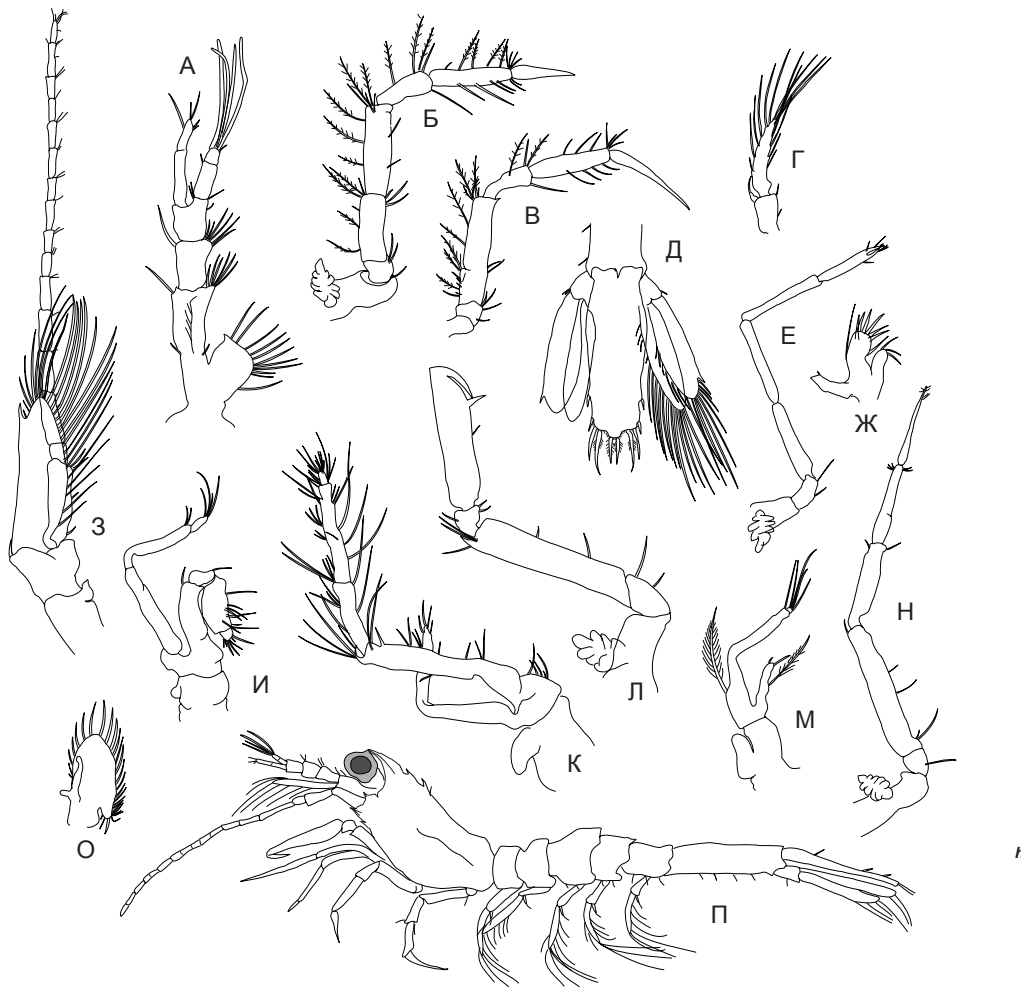


Рисунок 4.46. Морфология декаподитной стадии *N. communis*: А – антеннула; Б, В – P1, P5; Г – плеопод; Д – задняя часть плеона; Е – P2; Ж – максиллула; З – антенна; И, К, М – 1–3; Л – P1; Н – P3; О – максилла; П – общий вид сбоку (Sedova, Grigoryev, 2016)

4.3. Изменчивость личинок каридных креветок

Всестороннее изучение планктонных организмов, обитающих в океане, представляет собой одну из первостепенных задач современной биологической океанологии. Изменчивость – один из важнейших факторов эволюции, обеспечивающий приспособленность популяций и видов к изменяющимся условиям существования. Изучение индивидуальной изменчивости помогает выявить признаки, по которым можно различать внутривидовые группировки, т.к. каждой популяции присущ свой характер изменчивости. Морфологическая разнокачественность особей в популяциях (в том числе и в гемопопуляциях) – одна из важнейших адаптаций к наиболее эффективному использованию потенциальных жизненных ресурсов. Разнокачественность особей повышает устойчивость популяции (Константинов, 1986).

Модификационная изменчивость отражает изменения фенотипа в пределах нормы реакции, а количество и степень развития уродств в популяциях может быть показателем

воздействия вредных факторов в данном районе. Проблеме изучения характера модификаций и уродств морских ракообразных уделяется мало внимания. Имеются лишь отдельные сведения по некоторым видам копепод, эвфаузиид, мизид, взрослым десятиногим ракообразным и отдельные сведения по личинкам креветок. Идентификация даже половозрелых особей, а тем более личиночных стадий, в ряде случаев затруднена из-за большой индивидуальной изменчивости отдельных признаков.

Индивидуальная изменчивость личинок креветок из прикамчатских вод

При анализе морфологии личинок креветок из восточной части Охотского моря и Авачинского залива была обнаружена большая индивидуальная изменчивость в строении карапакса, плеона, тельсона и отдельных конечностей. Наиболее изменчивыми признаками оказались форма тельсона, вооружение роострума, количество эстетасков на антеннулах крангонид, строение плеоподов и скафоцерита у пандалид, длина роострума, строение тергитов плеона, количество плавательных щетинок и др. Показано, что индивидуальная изменчивость многих морских планктонных ракообразных проявляется в одних и тех же структурах.

В пределах нормы изменяется вооружение антеннул и антенн у многих видов семейства Crangonidae. Например, у зоэа *M. intermedia* и *N. communis* I стадии имеется 4 сенсорные щетинки. У половины особей из наших проб было 2 эстетаска и 2 тонкие, более длинные щетинки. У остальных – 1 тонкая щетинка и 3 эстетаска. У личинок II стадии соотношение эстетасков и простых щетинок также может различаться. Мы обнаружили несколько вариантов строения: у 2/3 всех *N. communis* было 5 щетинок, у остальных – 6 сенсорных щетинок (4 тонкие и 2 эстетаска – Рисунок 4.47). Видимо, существует большая индивидуальная

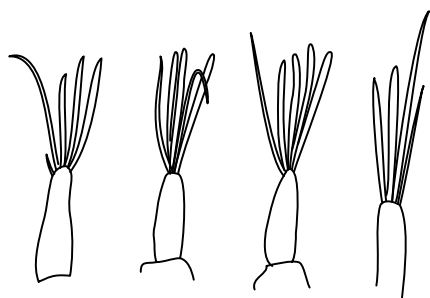


Рисунок 4.47. Варианты строения дистального сегмента A1 *N. communis*

рода *Eualus* (Haynes, 1985; Иванов, 1971).

изменчивость по данному признаку. Отмечены также личинки с 7 щетинками на дистальном сегменте A1. Любая из этих щетинок с одинаковой вероятностью может быть эстетаском или иметь обычное строение. У видов из других семейств морфология данной структуры достаточно стабильна и может быть использована для видовой идентификации. Например, количество сенсорных щетинок используют для определения младших личинок

Антеровентральный край карапакса у многих личинок каридных креветок зубчатый. Например, у большинства *M. intermedia* I стадии обычно имеется 3 острых довольно длинных зубца (Рисунок 4.48). У личинок *C. dalli* в норме на антеровентральном крае присутствует 2 зубца, но у некоторых экземпляров мы обнаружили еще один дополнительный зубец позади

птеригостомиального шипа. Размеры и положение этих зубцов – также изменчивый признак (Sedova, Grigorev, 2014). Антеровентральный край карапакса *Pandalus eous* III–VII стадий у большинства особей также зубчатый. У некоторых экземпляров зубчики отсутствуют. Положение зубца на вентральном крае карапакса иногда используют для определения личинок эвфаузиид и креветок (Sedova, Losenkova, 2012; Sedova & Grigoriev, 2014). По данному признаку у отдельных особей также имеются расхождения.

Похожая ситуация наблюдается в строении плеона этих видов. На терминальном крае 2–5-го плеональных сомитов младших зоеа *M. intermedia*, *N. communis*, *Argis dentata*, *A. ochotensis* и некоторых других видов семейства Crangonidae хорошо заметны маленькие шипики. Изредка в пробы попадают экземпляры с почти гладким краем плеона. У самых старших личинок этих видов большая часть особей утрачивает зубчики, но у некоторых они присутствуют.

Модификации отмечены и в строении антенн, особенно у представителей рода *Pandalus*. Например, шип скафоцерита *P. eous* V стадии обычно на $\frac{1}{2}$ своей длины и более заходит за край пластины, но у некоторых особей – значительно короче. У IV стадии этого вида шип скафоцерита длинный (у 80% личинок на $\frac{1}{2}$ своей длины заходит за край пластины, у остальных – на $\frac{1}{3}$, т.е.

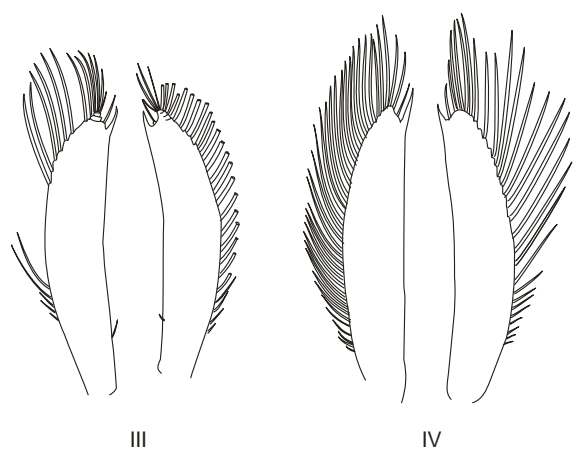


Рисунок 4.49. Варианты строения скафоцерита *P. eous* III и IV стадии

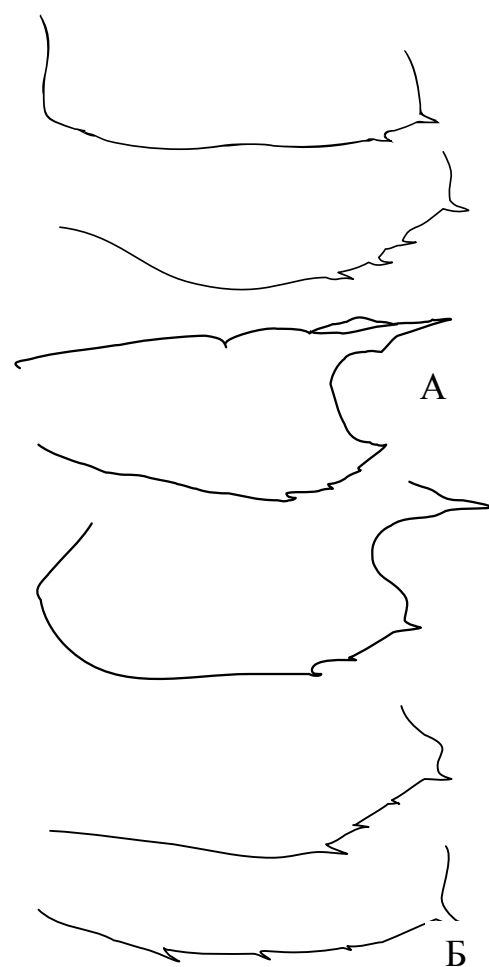


Рисунок 4.48. Варианты строения антеровентрального края карапакса крагонид; А – *M. intermedia*; Б – *C. dalli*; В – *C. septemspinosa*

несколько короче) (Рисунок 4.49). У личинок II стадии *P. tridens* в некоторых случаях длина шипа на правой и левой стороне отличалась.

Эндоподит A2 I стадии *M. intermedia*, как правило, намного короче скафоцерита, даже со щетинкой (Рисунок 4.50). Примерно у трети особей эндоподит несколько длиннее – щетинка заходит за край скафоцерита. На наружном крае скафоцерита всегда имеется 2 коротко опушенные щетинки. В некоторых случаях опушена только дистальная внешняя щетинка (Седова, 2015).

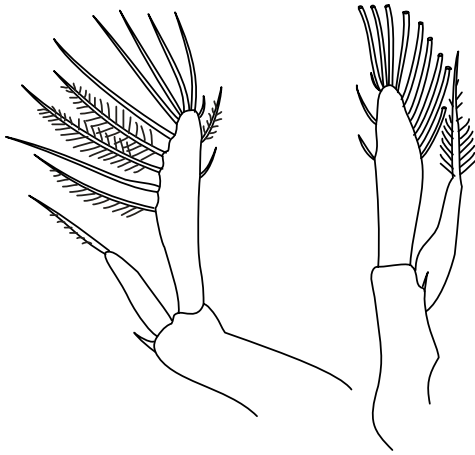


Рисунок 4.50. Варианты строения антенны у зоеа 1 стадии *M. intermedia*

Эндоподит антенны у личинок *P. goniurus* I стадии также короче скафоцерита, даже со щетинкой. Примерно у трети особей эндоподит длиннее. Скафоцерит на конце расчленен и несет на своем внутреннем крае 7–9 длинных щетинок и 1 укороченную. На наружном крае имеется 2 короткие щетинки. В некоторых случаях проксимальная внешняя щетинка отсутствует. У III стадии личинок этого вида на наружном крае заметна одна короткая щетинка, обычно только на одной из антенн. У некоторых личинок наружная щетинка отсутствует на обеих A2. Шип скафоцерита у 60% личинок доходит ровно до края пластины, у остальных – либо чуть короче, либо чуть длиннее. У IV стадии на наружном крае скафоцерита у половины особей имеется 1 короткая щетинка, часто только на одной из антенн. У остальных личинок наружная щетинка отсутствует на обеих антеннах. Шип скафоцерита у 2/3 личинок слегка заходит за край пластины, у остальных доходит ровно до края пластины. У V стадии на наружном крае только у половины особей заметна 1 короткая щетинка.

Часто длина шипа скафоцерита на левой и правой антеннах несколько различается. Например, на одной антенне у *A. lar* шип скафоцерита короче пластины, а на правой он почти доходит до края пластины. Некоторая асимметрия наблюдается также и в числе щетинок на скафоцерите и скафогнатите большинства видов.

Наибольший размах изменчивости обнаружен для рострума личинок рода *Pandalus*. До недавнего времени количество шипов на роструме использовали для идентификации *P. goniurus*, *P. eous* и *P. tridens*. Наши исследования показали, что данную структуру при определении личинок нужно использовать с осторожностью. Так, на роструме зоеа *P. goniurus* III стадии имеется не более одного дорзального небольшого шипа (Рисунок 4.51). Иногда этот шип очень маленький, еле заметный. У 40% особей шипы на роструме отсутствовали. У личинок IV стадии этого вида на роструме хорошо заметны 2–3 дорзальных шипа различной величины (1 или 2 шипа могут быть очень маленькими, еле заметными). На V стадии у некоторых личинок (незначительная часть особей) заметны 6–7 шипов на роструме, но при этом плеоподы совсем без щетинок, а у личинок с 5 шипами на роструме плеоподы были развиты лучше, чем у остальных.

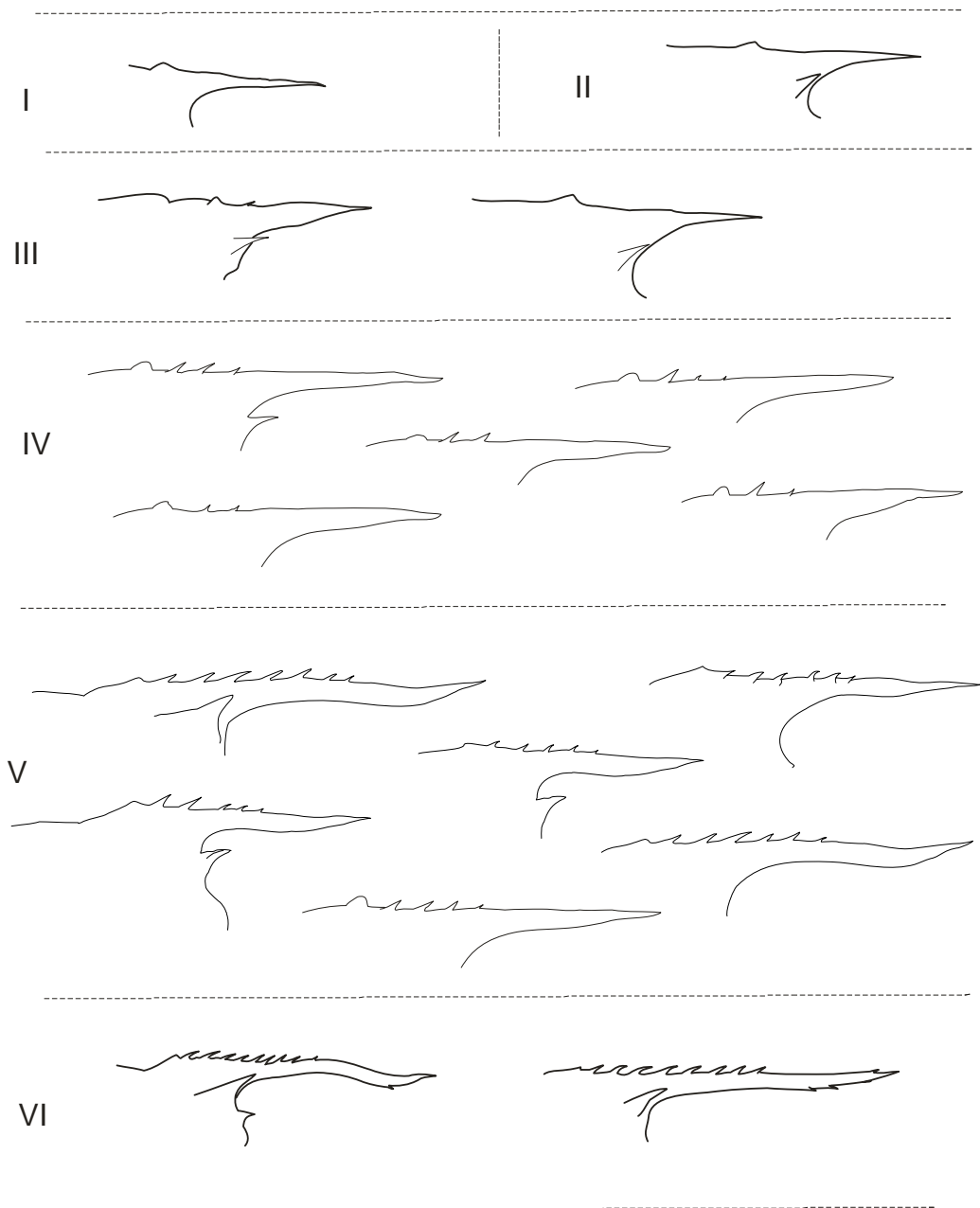


Рисунок 4.51. Варианты строения рostrума у личинок *Pandalus goniurus*: I–VI – стадии зоа

У зоа III–VII стадий *P. eous* изменчивость данного признака также довольно большая (Рисунок 4.52). Столь широкая индивидуальная изменчивость связана с уменьшением размера или редукции одного или нескольких шипов, чаще всего – дистальных (Sedova, Grigorev, 2017).

У отдельных видов из семейства Crangonidae, например у личинок *N. communis* и *M. intermedia*, рostrум лишен шипов, но длина рostrума может варьировать в определенных пределах. Это же характерно для *P. goniurus*, *P. tridens* и для видов из родов *Eualus* и *Spirontocaris*.

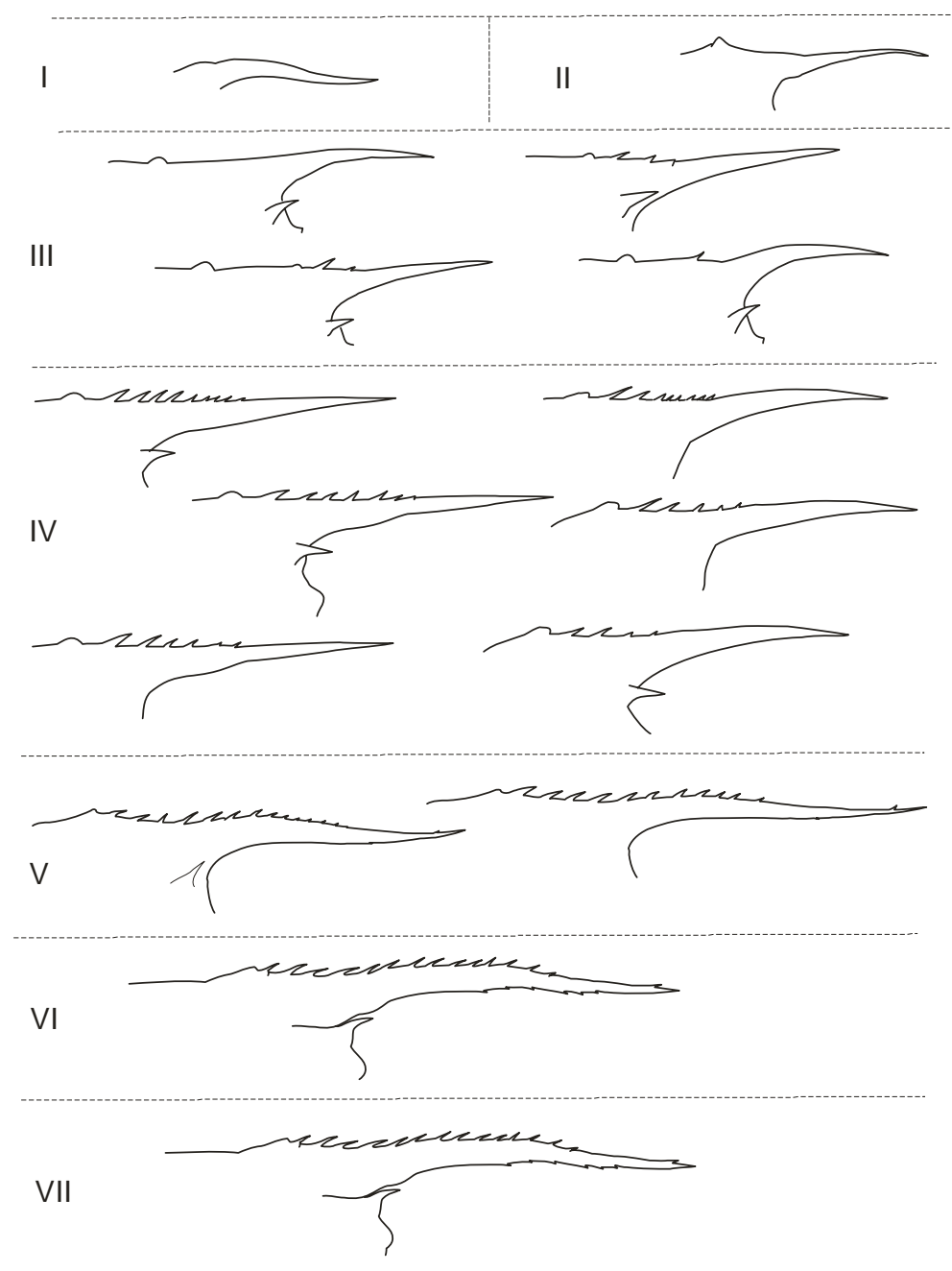


Рисунок 4.52. Варианты строения рostrума личинок *Pandalus eous*: I–VII – стадии зоза

В других группах морских ракообразных также отмечена изменчивость данной структуры. Например, у веслоногого рачка *A. pacificus* ветви рostrума могут быть как параллельными, так и расходящимися, а у *B. curtus* у одной части особей ветви рostrума тонкие и длинные, а у другой части – короткие и более широкие (Седова, 2008, 2009аб, Седова, Григорьев, 2007, 2011; 2013б).

Форма и пропорции тельсона обычно изменяются незначительно. Некоторые модификации касаются размеров и формы выемки на терминальном крае тельсона. Данный признак использовал, например, Р.Р. Макаров (1966) для разделения крангонид, но и здесь имеются исключения (Рисунок 4.53 А, Г). Для семейства Crangonidae различия в строении

тельсона отмечены минимальные. У личинок же семейства Pandalidae обнаружена существенная индивидуальная изменчивость по данному признаку. Например, у зоза I стадии *P. goniurus* в норме выемка на заднем крае тельсона, как правило, совсем маленькая, неглубокая. В некоторых случаях выемка может быть глубже (Рисунок 4.53 Б).

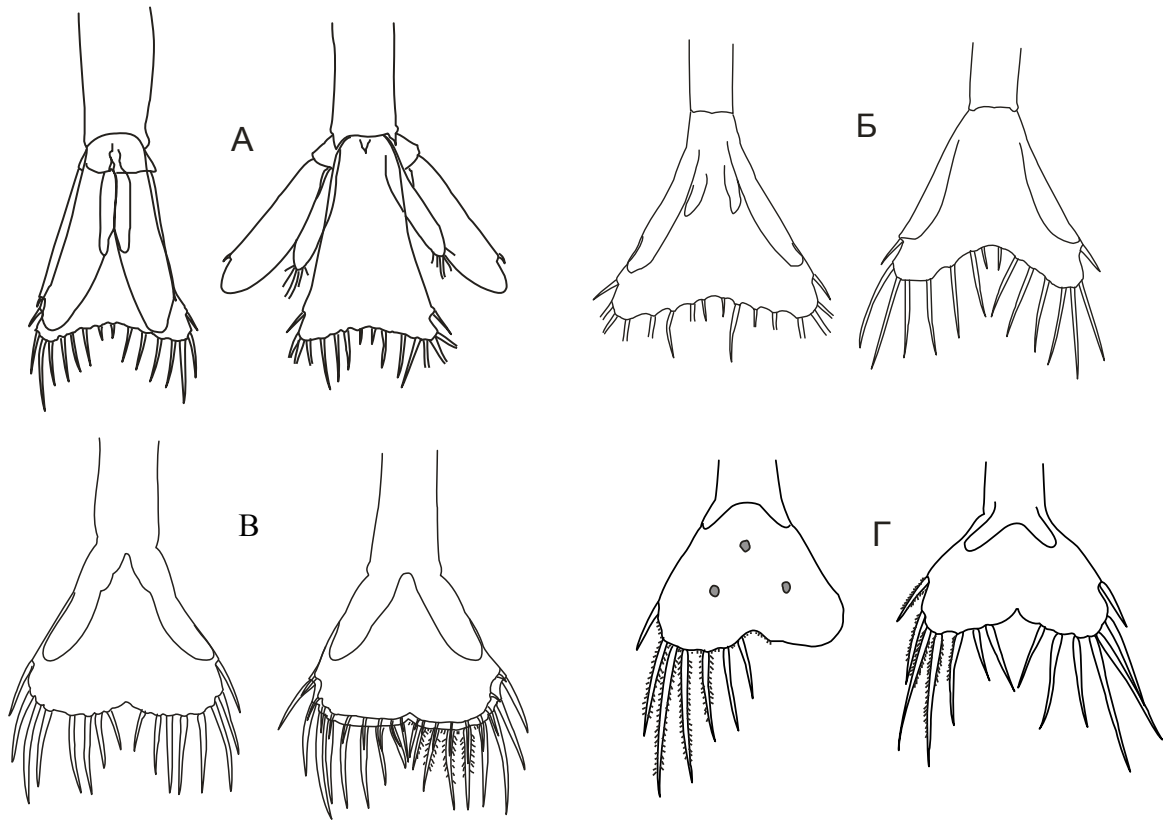


Рисунок 4.53. Варианты строения тельсона личинок креветок: А – *P. eous* III; Б – *P. tridens* II; В – *Argis crassa* I; Г – *N. communis* I

Количество щетинок на тельсоне у абсолютного большинства видов – очень надежный и почти не изменчивый признак. Мы обнаружили 2 исключения – *Argis crassa* и *Spirontocaris phippi* (Рисунок 4.53 В). У них в норме может быть 8 либо 9 пар щетинок на тельсоне (Squires, 1993; Sedova and Grigorev, 2018).

Изменчивость строения глаз, в отличие от других высших ракообразных, например, мизид и эвфаузиид, у личинок креветок не обнаружена. Эта структура стабильна на всех стадиях во всех семействах. У эвфаузиид по данному признаку модификационная изменчивость максимальная у рода *Thysanoessa* (Sedova, Losenkova, 2012), а среди мизид это явление отмечено для рода *Microphthalma* (Седова и др., 2016а, 2016б).

Строение плеоподов обычно используют для определения стадии развития личинок каридных креветок. Однако, эта структура у некоторых видов является весьма изменчивой. Например, у личинок IV стадии зоза *P. goniurus* обычно плеоподы бывают двуветвистые, без

щетинок, но у некоторых экземпляров – в виде характерных для предыдущей стадии раздвоенных бугорков. На V стадии у этого вида плеоподы в норме двуветвистые, 2–3 щетинки имеются только на внешней ветви (более характерно для личинок с 5 шипами на роструме), но у некоторых особей короткие щетинки имеются на обеих ветвях (обычно у личинок с 6–7 шипами на роструме). У некоторых личинок (незначительная часть особей) имеется 6–7 шипов на роструме, но при этом плеоподы совсем без щетинок, а у личинок с 5 шипами на роструме плеоподы были развиты лучше, чем у остальных (Григорьев, Седова, 2018).

Т. Расмуссен и М. Ашан (Rasmussen and Ashan, 2011) отмечали индивидуальную изменчивость многих признаков также и у *P. borealis*. Их данные соответствуют нашим для *P. eous* и *P. goniurus*. Особенно это касается развития плеоподов. Например, в опытах норвежских исследователей (Rasmussen and Ashan, 2011) у некоторых личинок, явно относящихся к III стадии зоза, плеоподы были плохо развиты, как у предыдущей стадии. Авторы выразили сомнение, не следует ли таких личинок выделять в виде отдельных форм или стадий и обозначать как ZIIa и ZIIb. Похожую ситуацию мы наблюдали для *P. goniurus*. Мы заметили, что личинки V стадии, у которых на роструме было 5 небольших шипов, имели плохо развитые плеоподы, а другая часть личинок имела рострум с 6–7 довольно крупными зубцами и плеоподами, на экзоподитах которых уже имелись щетинки. Первое время мы считали их отдельными стадиями. Но впоследствии мы обнаружили в пробах очень много личинок, имеющих черты и от одной, и от другой форм. При более детальном изучении оказалось, что у всех этих личинок, независимо от степени развития плеоподов и рострума, было 28–32 (чаще 32) щетинок на экзоподите максиллы и 6–7 щетинок на Mр1 и одинаково развитая клешня на второй паре.

Строение максилл, как правило, используют для определения видов и стадий личинок креветок. Мы данный признак также использовали в своих ключах как один из наиболее надежных. Но и здесь имеются некоторые различия у отдельных экземпляров. Например, у старших зоза видов рода *Spirontocaris*, *Argis lar*, *A. crassa* и у *A. dentata* экзоподит максиллы, как правило, несет одинаковое количество щетинок (Рисунок. 4.54). У половины личинок хотя бы на одной максилле имеется дополнительная внутренняя короткая щетинка (Иванов, 1968; Sedova, Grigorev, 2018). Экзоподит максиллы *P. tridens* обычно несет 10 щетинок на обеих конечностях, но в редких случаях на одной из максилл имеется 9 щетинок, а на другой – 10.

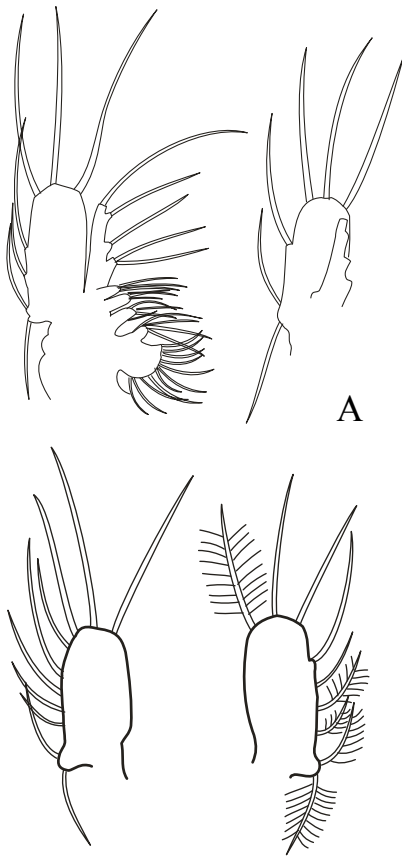


Рисунок 4.54. Варианты строения скафогнатита личинок рода *Argis*: А – *A. dentata*; Б – *A. crassa*

Для разделения в пробах зоэа *P. goniurus* и *P. eous* Э. Хейнс (Haynes, 1985) рекомендовал использовать число щетинок на скафоцерите и количество плавательных щетинок на максиллипедах и переоподах. Этот признак также оказался довольно изменчивым (Таблица 4.2). Данный признак можно использовать только как дополнительный.

У ряда таксонов были выявлены уродства различного характера. Чаще всего встречаются самые простые аномалии – редукция какой-либо части конечности. Лучше всего данная проблема изучена для копепод. Например, отсутствие апикальных щетинок на P_5 *P. scutullata* (Седова, Григорьев, 2010) или неправильное развитие переоподов у этого же вида (Седова, 2012). У младших зоэа *M. intermedia* на антеровентральном крае карапакса у большинства личинок имеется 3 острых довольно длинных зубца. Отмечены случаи уродства, когда имеется только 1 зубец с обеих сторон (Седова, 2007; Седова, Григорьев, 2015).

Гораздо реже у ракообразных возникают дополнительные образования, не характерные для данного вида, например, дополнительные щетинки в основании апикального шипа первой и четвертой пар переоподов *C. columbiae* (Седова, Григорьев, 2008). У одной из младших личинок *A. dentata* мы обнаружили явное уродство: на правой антенне у основания жгутика вместо одного шипа было 2 совершенно одинаковых, на левой А2 – один такой же шип (Sedova and Grigorev, 2018). В некоторых случаях изменяется строение отдельных структур, например, дистальная щетинка на 2 сегменте антеннулы *R. antarcticus* может иметь необычное строение (Седова, Григорьев, 2011).

Многие уродства – следствие неправильного развития организма и реакция на неблагоприятные условия среды или жесткого кратковременного воздействия какого-либо фактора, особенно в раннем возрасте или в эмбриональный период. Такие мутации обычно не наследуются и не имеют существенного значения для вида, но могут служить косвенным показателем неблагополучия в среде обитания. В то же время некоторые аномалии носят явно наследственный характер и могут быть в той или иной мере распространены в популяции (Константинов, 1986). Такие мутации могут положить начало изменению вида и образованию нового подвида, либо быть отличительной чертой данной популяции.

Увеличение относительного количества аномалий – признак ухудшающихся условий обитания. Поэтому при экологических и фаунистических исследованиях необходимо уделять внимание изучению морфологической изменчивости видов.

Таблица 4.2

Отличительные признаки личинок *Pandalus eous* и *Pandalus goniurus* соответствующих стадий развития (Седова, Григорьев, 2018)

Признаки	<i>P. eous</i>	<i>P. goniurus</i>
I стадия зоза		
Длина общая, мм	5,0–6,8	3,5–4,9
Количество внутренне-терминальных щетинок на скафоцерите	16–17	8–9
II стадия зоза		
Длина общая, мм	6,0–9,0	5,1–7,0
Количество внутренне-терминальных щетинок на скафоцерите	24–26	13–14
Количество щетинок на экзоподите максиллы	15–17	9–10
Количество щетинок на экзоподите ногочелюстей	7	5–6
Количество щетинок на экзоподите переоподов	6–7	0
III стадия зоза		
Длина общая, мм	6,5–11,7	5,0–7,5
количество шипов на роструме	1–2, очень редко 0	Не более 1
Количество внутренне-терминальных щетинок на скафоцерите	31–40	20–22
Количество щетинок на экзоподите максиллы	25	15–17
Количество щетинок на экзоподите ногочелюстей	7–8	5–6
IV стадия зоза		
Длина общая, мм	9,0–14,3	6,6–9,5
Количество шипов на роструме	5–9	2–4
Количество щетинок на экзоподите максиллы	32–38	20–25
Количество щетинок на экзоподите ногочелюстей	7–9	6
V стадия зоза		
Длина общая, мм	11,1–15,7	8,7–13,1
Количество дорзальных шипов на роструме	12–15	5–7
Количество вентральных шипов на роструме	2-5	0
Количество зубцов на базиподите максиллулы	14	9–10
Количество щетинок на экзоподите максиллы	45–49	28–32
Количество щетинок на экзоподите ногочелюстей	8–10	6–7
Количество члеников жгутика антенны	30	8–15
VI стадия зоза		
Длина общая, мм	14,0–16,5	9,7–14,0
Количество дорзальных шипов на роструме	15	8–9
Количество щетинок на экзоподите максиллы	57–58	40
Количество вентральных шипов на роструме	4–5	2–4
Декаподит		
Длина общая, мм	20,5	13,0
Количество дорзальных шипов на роструме	14–16	9–10
Количество вентральных шипов на роструме	6–7	4–5

Изучение индивидуальной изменчивости отдельных признаков у личинок каридных креветок показало, что наиболее надежными и удобными признаками для видовой идентификации крангонид следует считать строение карапакса, абдомена, наличие и отсутствие зубчиков на карапаксе и абдомене, количество щетинок на экзоподитах максиллипед, третьей

пары переоподов и максиллы, у I–II стадии – количество щетинок на скафоцерите. Наиболее надежными и удобными признаками для видовой идентификации пандалид следует считать строение рострума, наличие и отсутствие зубчиков на карапаксе и абдомене, количество щетинок на экзоподитах максиллипод, третьей пары переоподов и максиллы, у I–II стадии – количество щетинок на скафоцерите. Для личинок семейства Thoridae наименьшей изменчивостью обладают антеннулы, мандибулы, максиллулы, плеональные сомиты, переоподы. В этих структурах встречаются лишь единичные уродства, т.е. случаи явно аномального строения (Седова, Григорьев, 2016, 2017а, 2017б).

Размеры отдельных экземпляров соответствующих стадий могут существенно различаться (Таблица 4.3). Особенно это заметно у видов семейства Crangonidae. Коэффициент вариации среднего значения по данному признаку у этих видов в некоторых случаях может достигать 20,4%.

Таблица 4.3.

Отношение продолжительности межличиночного периода быстрорастущих и тугорослых личинок для некоторых видов каридных креветок

Вид	младшие личинки	старшие личинки	Источник
<i>Pandalus montagui</i>	1,6	1,3	Schultze and Anger, 1977
<i>Crangon septemspinosa</i>	1,5	2,0	Tesmer and Broad, 1964
<i>Crangon hacodatei</i>	2.6–5.5	2.5–3.0	Li and Hong, 2003
<i>Heptacarpus futirostris</i>	1.7	1.6	Yang and Kim, 2005
<i>Dugastella valentina</i>	1.5–2.0	2.0	Rodriguez and Cuesta, 2011
<i>Latreutes anoplonyx</i>	1.7	1.7	Yang, 2005
<i>Crangon uritai</i>	1.2–1.6	1.5–2.0	Konishi and Kim, 2000

Скорость роста отдельных особей также может существенно различаться. Она зависит не только от условий среды, но и от наследственных факторов. По данным К. Шульца и К. Ангера (Schultze and Anger, 1977), при 6°C продолжительность первой стадии зоеа пандалид составляет от 10 до 16 дней, при 9°C 7–9 дней. При выращивании креветок рода *Crangon* получена еще большая изменчивость по данному признаку. У тугорослых и быстрорастущих личинок каридных креветок скорость роста может различаться в 1,3–5,5 раз (Таблица 4.4).

Достоверных различий в размерах личинок в разные годы не выявлено. Можно лишь отметить большую длину соответствующих стадий *P. goniurus*, пойманных в районе юго-восточной Камчатки по сравнению с западной Камчаткой. У *N. communis* личинки, пойманные во второй половине лета, были явно мельче, чем в первой. Во всех остальных случаях различия носят явно случайный характер. Данные по размерам личинок креветок восточной части Охотского моря оказались в целом сходными с нашими. Несколько крупнее были лишь зоеа

Pandalus eous и *Crangon septemspinosa* из наших проб, а зоэа *Neocrangon communis* в 1962 и 1963 г. (данные Р.Р. Макарова) были чуть крупнее, чем в 1999–2016 гг.

Таблица 4.4

Размерные характеристики личинок каридных креветок из прикамчатских вод

Вид	Стадия	Средняя длина TL, мм	Размах изменчивости, мм	Коэффициент вариации TL, %
<i>Pandalus goniurus</i>	I	4,84±0,23	3,5–5,2	9,6
	II	5,48±0,21	5,0–6,0	6,8
	III	6,76±0,18	5,0–9,1	9,9
	IV	8,51±0,12	6,6–10,4	5,3
	V	10,09±0,13	8,7–12,5	4,0
	VI	11,88±0,26	10,0–13,0	5,3
	decapodid	13,0	–	–
<i>Pandalus eous</i>	I	6,43±0,11	6,3–7,5	2,9
	II	6,8±0,28	6,4–9,0	5,9
	III	9,77±0,28	9,0–12,1	7,6
	IV	11,98±0,29	10,0–14,4	10,9
	V	14,37±0,38	13,5–15,1	4,6
	VI	16,5	–	–
	VII	18,0	–	–
	decapodid	20,5		
<i>Pandalus tridens</i>	I	4,9±0,07	5,3–5,8	2,0
	II	6,6±0,29	6,2–9,6	8,8
	III	7,5	7,0–8,1	5,0
<i>Crangon dalli</i>	I	2,94±0,11	2,3–5,0	20,4
	II	3,69±0,12	3,0–4,5	13,4
	III	4,56±0,13	3,5–5,5	11,8
	IV	5,58±0,13	4,5–6,5	11,3
	V	5,9±0,26	4,0–7,0	17,3
<i>Crangon septemspinosa</i>	I	2,83±0,23	2,3–3,5	16,5
	II	3,53±0,16	2,6–4,0	14,0
	III	4,23±0,21	3,5–6,0	16,2
	IV	4,93±0,25	4,0–7,0	17,3
	V	6,38±0,48	5,5–8,0	15,1
<i>Mesocrangon intermedia</i>	I	4,61±0,13	3,8–6,4	14,4
	II	5,77±0,09	4,8–6,7	7,4
	III	6,85±0,14	4,5–8,8	15,1
	IV	7,63±0,21	5,0–9,0	15,7
	V	8,26±0,22	7,0–9,0	8,4
	decapodid	10,0	–	–
<i>Neocrangon communis</i>	I	3,11±0,09	2,5–4,5	17,1
	II	4,71±0,2	3,0–6,5	21,8
	III	5,69±0,08	3,5–7,4	12,0
	IV	6,48±0,11	4,2–9,0	12,5
	V	7,61±0,28	6,0–10,0	16,2
	decapodid	7,25±0,53	6,5–8,0	10,3
<i>Eualus fabricii</i>	I	4,67±0,13	3,7–5,0	9,1
	II	6,32±0,89	4,0–10,7	34,7
	III	6,65±0,23	5,0–8,2	12,7
	IV	7,43±0,16	6,5–8,1	6,4

Рисунок 4.55 показывает рост по стадиям массовых видов каридных креветок. Показаны реальные значения, линия тренда, уравнение диаграммы и величина достоверности аппроксимации R^2 . В связи с тем, что рост личинок происходит не равномерно, а дискретно, величина прироста длины личинок связывается не с продолжительностью развития, а со стадиями развития. В приведенных формулах указаны следующие обозначения:

y – полная длина личинки с рострумом (TL);

x – числовое выражение стадий развития;

e — число Эйлера, математическая константа равная приблизительно 2,71828.

Коэффициент достоверности аппроксимации R^2 показывает степень соответствия трендовой модели исходным данным. Значение R^2 во всех случаях близко к единице, что свидетельствует о хорошем совпадении расчетной линии с данными наблюдений.

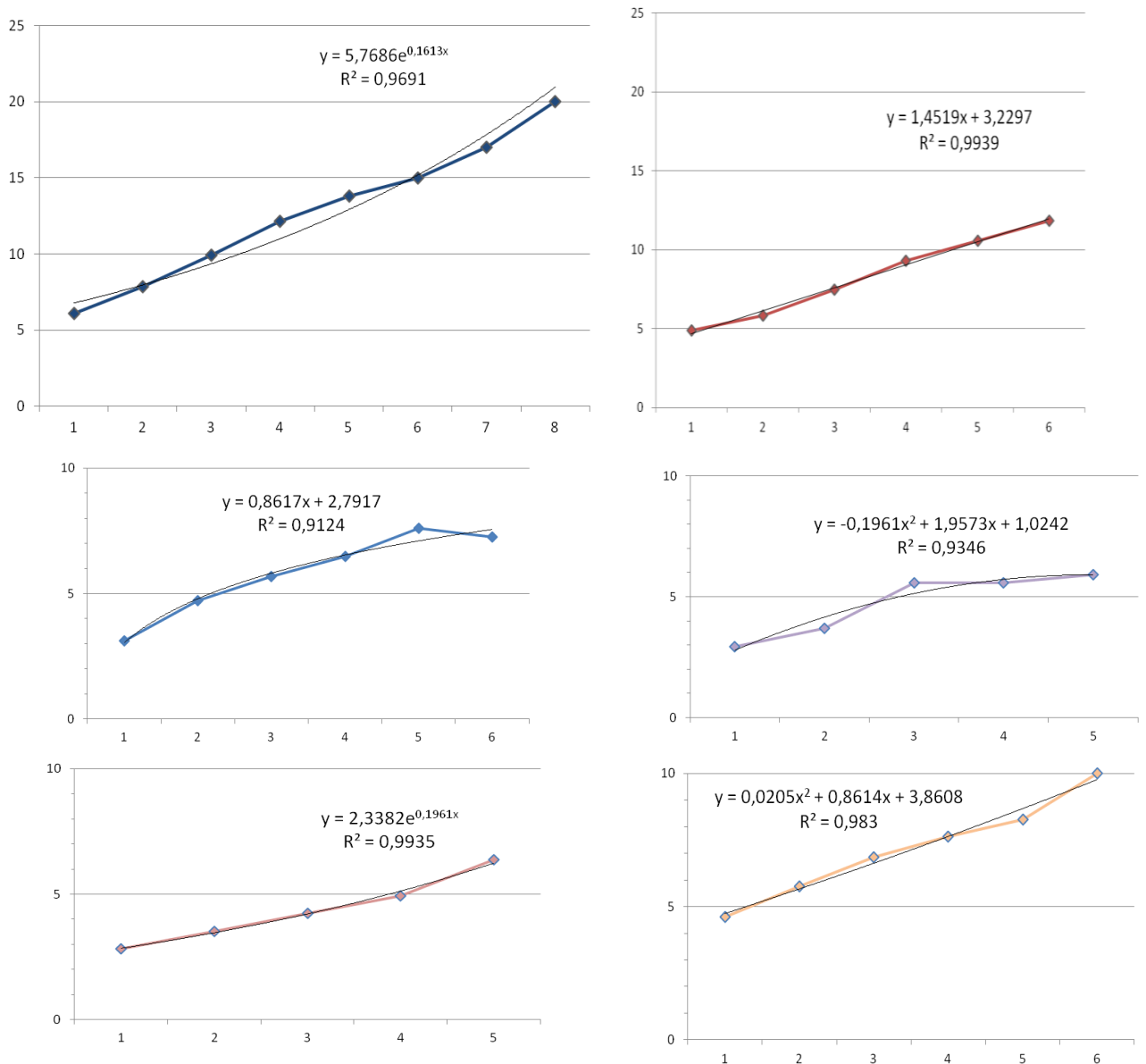


Рисунок 4.55. Зависимость длины от стадий развития. По вертикали длина личинок (TL). По горизонтали числовое выражение стадий развития

Экспоненциальный характер увеличения биомассы с увеличением числа возрастов (Рисунок 4.56) часто наблюдается у личинок декапод, в том числе у видов креветок и крабов (Schultze and Anger, 1997). Аллометрическая зависимость между размерами тела и массой личинок является общей чертой, которая уже использовалась для преобразования размеров в данные о биомассе у личинок декапод (Lindley, 1988).

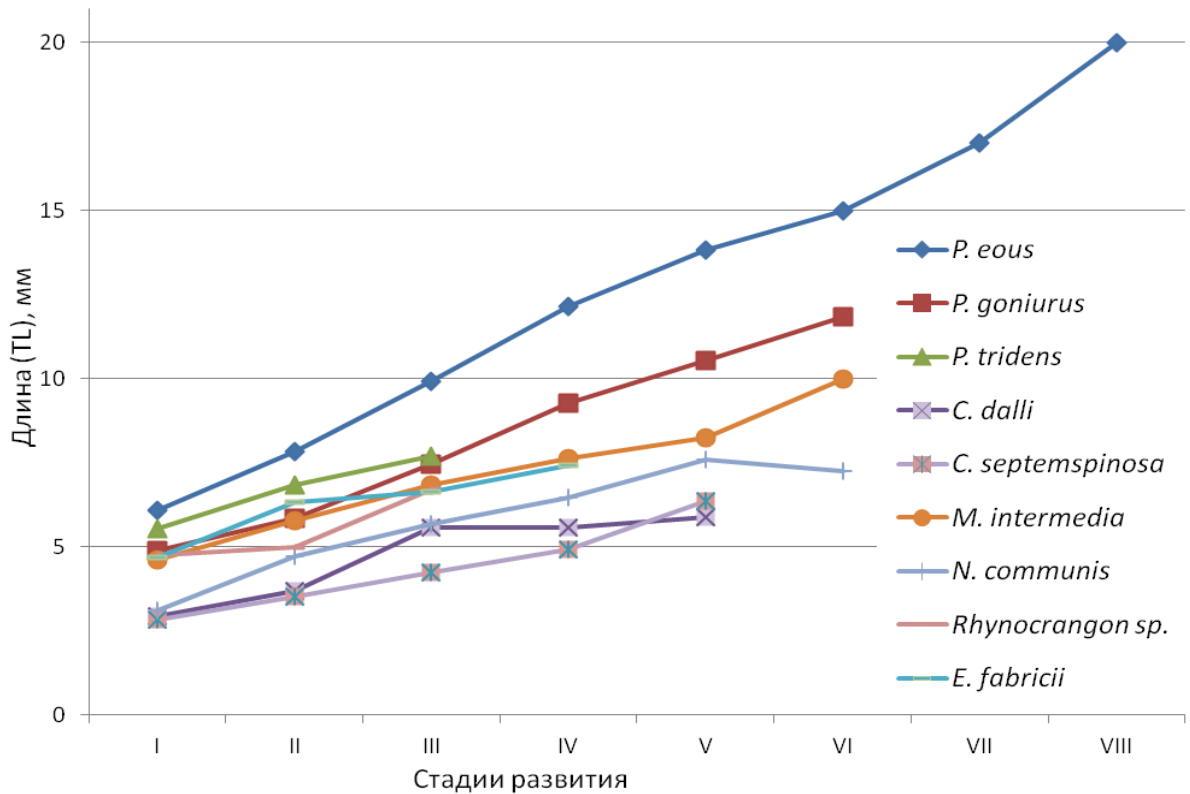


Рисунок 4.56 . Изменение средней длины личинок креветок по мере развития в прикамчатских водах

Статистические показатели изменения средней длины личинок креветок по мере развития приведены в таблице 4.5 и на рисунке 4.57. Диаграмма размаха изменения данных прироста длины личинок креветок компактно изображает одномерное распределение вероятностей. Такой вид диаграммы показывает медиану, нижний и верхний квартили (25-й и 75-й процентиля соответственно), минимальное и максимальное значение выборки и выбросы. Статистический анализ показывает, что наиболее многочисленными и репрезентативными были результаты измерения личинок на третьей и четвертой стадиях развития. Выбросами обозначены данные, выделяющиеся из общего ряда. Мягкие выбросы при использовании других алгоритмов могут не нарушать нормального распределения и могут быть использованы в статистическом анализе.

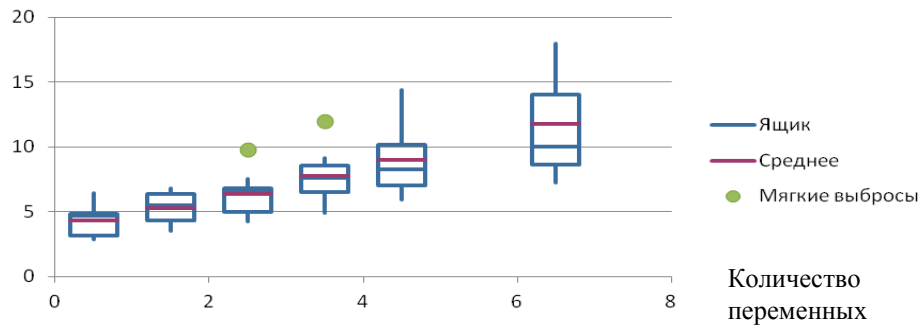


Рисунок. 4.57. Диаграмма размаха изменения данных средней длины (типа «ящик») личинок массовых видов каридных креветок по мере роста в прикамчатских водах. По вертикали: значения переменных (длина личинок TL), мм

Таблица 4.5

Статистические показатели изменения средней длины личинок креветок по мере развития

Стадии (переменная)	Размер выборки	Среднее	Минимум	Нижний ограничитель	Первый квартиль Q_1	Медиана	Третий квартиль Q_3	Верхний ограничитель	Максимум
I	9	4,342	2,825	2,825	3,112	4,670	4,840	6,430	6,430
II	11	5,290	3,530	3,530	4,280	5,480	6,383	6,80	6,80
III	10	6,340	4,227	4,227	4,946	6,674	6,825	7,50	9,770
IV	9	7,724	4,925	4,925	6,479	7,626	8,510	9,10	11,980
V	7	8,964	5,90	5,90	6,990	8,260	10,120	14,370	14,370
VI	2	14,190	Н/Д	Н/Д	Н/Д	Н/Д	Н/Д	Н/Д	Н/Д
VII	3	11,750	7,250	7,250	8,625	10,0	14,0	18,0	18,0

Популяционная изменчивость

В прикамчатских и чукотских водах водится несколько видов, обитающих также в американских водах и в Японском море, а также в других районах Охотского моря. Подробные описания личинок имеются лишь для некоторых из них. Это, главным образом, виды из семейства Pandalidae. Из семейства Crangonidae широко распространенным является лишь *Crangon septemspinosa*. Есть также представители рода *Eualus*, общие для нескольких регионов, но мы подробно их не изучали. К тому же для большинства из них сделаны описания только первых стадий, либо описания неполные. Поэтому в данном разделе я остановлюсь только на некоторых хорошо изученных видах.

Ранее при исследовании изменчивости других батипелагических видов ракообразных нами было установлено, что особи из северо-западной части тихоокеанских вод и из восточной части Охотского моря не отличаются по размерам и морфологии (Седова, 2006, 2007; Седова, Григорьев, 2008, 2009; Седова Н.А., Лосенкова 2011, 2012; Седова, Мурашева, 2014; Sedova et

all., 2009; Седова, 2013а, 2013б; Седова, Григорьев, 2015; Sedova & Grigoryev, 2018; Sedova, Grigoriev. 2014). Описания личинок креветок из северной и южной частей Охотского моря отсутствуют. Поэтому индивидуальную изменчивость охотоморских и тихоокеанских особей рассматривали вместе, без разделения на районы поимки.

В описаниях личиночного развития *P. eous* у разных авторов имеется множество расхождений. Например, у личинок I стадии наиболее существенно отличается морфология максиллулы и максиллы. По нашим данным и в описании А.А. Баркляя (Berkeley, 1931), базиподит максиллулы вооружен 5 шипами. Э. Хейнс (Haynes, 1979) в своем описании для Аляски указывает на наличие 9 шипов на базиподите. На II стадии у личинок с Аляски шипов на 2–3 больше, чем в прикамчатских водах и в водах Британской Колумбии. В описаниях остальных стадий Э. Хейнс этот признак не использует. Количество щетинок на экзоподите (скафогнатите) максиллы также отличается у наших личинок от описаний Э. Хейнса, и совпадает с описанием А.А. Баркляя.

Имеются и другие мелкие отличия. Например, у личинок *P. eous* на I–V стадиях у большей части особей хотя бы на одном скафоцерите имеется проксимальная слабо опушенная короткая щетинка (рис. 2 А–4 А). У всех личинок из наших проб она расположена на внешнем крае пластины. Р.Р. Макаров и А.А. Берклей на этот признак не обратили внимания. Э. Хейнс в своих описаниях, в том числе и для *P. goniurus* (Haynes, 1978, 1979), везде эту щетинку изображает на значительном расстоянии от внешнего края скафоцерита. У зоза *P. eous* и *P. goniurus* из прикамчатских и чукотских вод проксимальная щетинка может отсутствовать, но никогда не расположена так, как указывает Э. Хейнс (Sedova, Grigorev, 2017).

Р.Р. Макаров (1966) сообщает о наличии маленького шипа на роструме II зоза *P. eous*. Другие авторы отмечают отсутствие шипов на роструме этой стадии. Мы также ни разу не обнаружили шип у личинок данной стадии. Количество щетинок на экзоподите максиллы II стадии зоза *P. eous* у наших личинок на 3–5 меньше, чем в описаниях других авторов. Меньше плавательных щетинок мы обнаружили также и на третьей паре переоподов II стадии. У наших экземпляров их было 6–7, а не 11–14, как в описаниях других авторов.

Старших личинок *P. eous* из прикамчатских вод детально сравнить с представителями из других районов не представляется возможным из-за отсутствия в описаниях Э. Хейнса многих важных признаков. Замечены некоторые расхождения по количеству шипов на роструме. Именно этот признак чаще всего используют для идентификации личинок пандалид. У личинок *P. eous* III стадии мы обнаружили различное количество шипов на роструме. У некоторых экземпляров рострум был без шипов, у других с 1 шипом, у большей части особей – с двумя шипами разного размера. Данный признак не подходит для идентификации, т.к. у *P. goniurus* на III стадии также может присутствовать или отсутствовать 1 шип. На IV стадии мы обнаружили

еще большую изменчивость по данному признаку: количество шипов на роструме *P. eous* варьировало от 4 до 9. Э. Хейнс (Haynes, 1978) указывает на наличие у личинок *P. eous* IV стадии 4–8 шипов, Р.Р. Макаров 5–6, а А.А. Берклей (Berkeley, 1931) – всего 4.

У наших личинок рострум в проксимальной части несет не менее 11 шипов. У личинок из бухты Качемак их всего 9–12, в Охотском море, по данным Р.Р. Макарова (1966), их всего 8–9, в Британской Колумбии – 11 шипов. Расхождения в количестве шипов у особей из разных районов связано, вероятно, с меньшим количеством личиночных стадий у северной креветки из восточной части Берингова моря. На VI стадии личинки из описания Макарова также имели меньшее количество шипов на роструме.

Декаподитная стадия *P. eous* описана только для Аляски (Haynes, 1978). От нашего описания она отличается, главным образом, количеством латеральных шипов на тельсоне. У наших личинок их было 7 пар, а на Аляске – только 4. Вероятно, это также связано с большим количеством стадий зоеа в прикамчатских водах как результат более длительного развития в планктоне. У взрослых *P. eous* тельсон в норме несет 7–13 пар дорзолатеральных шипов. Рострум вооружен у взрослых 15–23 шипами (Соколов, 2001; Komai, 1999).

Описания 1 зоеа *P. goniurus*, сделанные Б.Г. Ивановым, Р.Р. Макаровым, Э. Хейнсом в целом идентичны нашим. Имеется лишь незначительное отличие в числе щетинок на скафоцерите – у наших личинок их было меньше. На II стадии несколько отличается количество щетинок на скафоцерите *P. goniurus* у личинок из Охотского моря и с Аляски. В Охотском море общее количество щетинок не более 16, на Аляске – не менее 21. Анального шипа на этой стадии у наших личинок еще нет. Основное отличие наших личинок II стадии – отсутствие плавательных щетинок на третьей паре переоподов (Григорьев, Седова, 2018). На III стадии наши личинки практически не отличаются от описаний других авторов. Исключение – более длинный шип скафоцерита у наших личинок. На V стадии обнаруживается более развитая клешня на второй паре переоподов у личинок из прикамчатских вод. Имеются также некоторые несоответствия в строении плеоподов. В описании Р.Р. Макарова (1966) у личинок данной стадии плеоподы имеют длинные хорошо развитые плеоподы со щетинками на обеих ветвях. У наших экземпляров имеется не более 2–3 щетинок только на экзоподитах плеоподов. Наибольшие расхождения в развитии *P. goniurus* наблюдаются после V стадии. В бухте Качемак, по данным Э. Хейнса (Haynes, 1978), VI стадия – мегалопа. Размеры и морфология отдельных частей соответствует нашему описанию декаподита. К сожалению, у Э. Хейнса не дано описание максиллулы, максиллы и максиллипед, поэтому нельзя сказать наверняка, можно ли считать эту стадию декаподитной.

Личинки *P. tridens* 1 стадии, описанные нами из планктона Берингова моря и Авачинского залива, полностью идентичны личинкам, полученным Б.Г. Ивановым (1971).

Личинки *P. tridens* 1 стадии из бухты Качемак в описании Э. Хейнса отличаются по количеству щетинок на экзоподите максиллы, первой максиллипеды, а также меньшими размерами. Личинки из прикамчатских вод на II и III стадиях также оказались значительно крупнее, чем в бухте Качемак. Кроме того, обнаружены различия в строении отдельных конечностей. Например, Э. Хейнс указывает на наличие 6 щетинок на экзоподите Mp_1 у II зоза, а не 5, как у наших. У личинок из бухты Качемак уже имеется маленький анальный шип на II стадии зоза, в то время как у наших личинок он отсутствует. У наших личинок более длинный шип скафоцерита на III стадии зоза. Жгутик антенны у наших экземпляров был еще очень коротким и нерасчлененным на III стадии, в то время как у личинок с Аляски основание жгутика на этой стадии уже отделилось.

К сожалению, у нас не было возможности сравнить такие важные признаки, как количество шипов на максиллуле, количество щетинок на экзоподитах максиллы, максиллипеды и третьей пары переоподов. Э. Хейнс эти признаки не приводит. Описание старших личинок *P. tridens* у Э. Хейнса (Haynes, 1980) также является неполным, указаны лишь те признаки, которые, по мнению автора, имеют значение для идентификации. Для V зоза показаны только форма тельсона и дистальный конец P2. По этим признакам нельзя достоверно отличить этих особей от близких видов. Автор указывает, что зубчики на абдомене начинают редуцироваться после IV стадии. Личинка *P. tridens* на стадии VII из описания Э. Хейнса по указанным признакам очень напоминает *P. goniurus* V стадии, а VI стадия *P. tridens* похожа на IV зоза *P. eous*.

Степень развития плеоподов различная у рассмотренных здесь видов, особенно у старших личинок. У *P. tridens* до IV стадии плеоподы отсутствуют. На IV стадии у *P. goniurus* плеоподы еще плохо развиты, без щетинок, а у *P. eous* они более длинные, со щетинками, имеется небольшой *appendix interna*. На V стадии у всех *P. eous* обе ветви плеоподов со щетинками, у *P. goniurus* имеются 2–3 коротких щетинки только на экзоподите. У последнего вида *appendix interna* хорошо заметен только на VI стадии.

Сравнение личинок *Crangon septemspinosus* из прикамчатских и европейских вод показало существенную разницу. Наибольшие различия отмечены для младших личинок. Ранее были сделаны описания личинок из планктона и личинок, выращенных при различных режимах в лаборатории (Tesmer, Broad, 1964). В естественных условиях описанные К.А. Тесмером и А.С. Бродом личинки вылупляются весной при температурах 9–14°C. В планктоне они развиваются в течение 2–2,5 месяцев через 7–8 стадий. В лаборатории выращены личинки при температуре 18–20°C. Количество стадий было больше (до 9 стадий зоза в отдельных опытах). Несмотря на различия в количестве стадий, лабораторные данные этих авторов не выявили существенных

морфологических отличий личинок из искусственных и естественных условий, поэтому мы сравниваем наших личинок и обобщенные данные по европейским формам.

Самые младшие личинки из описаний К.А. Тесмера и А.С. Брода имели очень мелкие размеры по сравнению с личинками из прикамчатских вод. Наши личинки были крупнее в 1,5–2 раза на первых трех стадиях (Sedova, Grigoriev. 2014). К сожалению, авторы не указывают размеры яиц, из которых были выведены личинки, но по всем признакам, они были явно очень мелкие. У личинок из прикамчатских вод переоподы развиты намного лучше на всех стадиях зоза. Имеется более длинный рострум у личинок I–III стадии. Антенны у наших личинок были длиннее, чем антеннулы, а в описаниях К.А. Тесмера и А.С. Брода заметно обратное соотношение данных конечностей. Уже на III стадии у наших личинок имелись 6 плавательных щетинок на экзоподитах первой пары переоподов, а у европейских форм они появляются только на 4–5 стадиях. Плеоподы в виде бугорков у наших появляются уже на 2 стадии, а в описаниях Тесмера они отсутствуют до 5 стадии. Скафоцерит несет, соответственно, большее количество щетинок у более крупных тихоокеанских личинок.

Личинки, полученные от трех яйценосных самок *Crangon septemspinosa* в Северной Каролине и выращенные в лаборатории, проходили через последовательность из пяти-восьми морфологически различных личиночных форм и превращались в декаподита после пяти, шести или семи линек. Девятая личиночная форма наблюдалась один раз, но эта особь не выжила. Метаморфоз заканчивался через 13–19 дней после вылупления. Наблюдаемый в лаборатории способ развития личинок в нескольких отношениях отличался от описания личинок *C. septemspinosa* с островов Принца Эдуарда, проведенного А.В. Нидье (Needier, 1941), и от других описаний.

Разные способы развития личинок у одного и того же вида ракообразных обсуждались А.Р. Гюрней (1942), А.С. Бродом (Broad, 1957) и А. Д. Провенцано и С. Добкиным (Provenzano and Dobkin, 1962). А.Р. Гюрней считал дополнительные стадии «ненормальными», но А.С. Брод и Д.Н. Хабшман (Broad & Hubschman, 1962, 1963) указывали, что изменение формы личинок у рода *Palaemon* Weber, 1795 может быть результатом независимости от скорости развития и периодичности линек, как это было показано на стадиях фурцилии эвфаузиид Л. С. Фрейзером (Fraser, 1936) и В. П. Боденом (Boden, 1950, 1951) и отмечено для пенеид Р. Хигордом (Heegaard, 1953).

Таким образом, мы наблюдаем явное отставание в развитии атлантических личинок от тихоокеанских по большинству признаков. Вылупляются европейские *C. septemspinosa* на 2–3 месяца раньше и менее развитыми, чем формы из прикамчатских вод, поэтому вынуждены зачастую проходить большее количество стадий в своем развитии. Оседают они немного быстрее, т.к. температурные условия более благоприятные. Видимо, креветки из прикамчатских

вод из-за более суровых условий развития вынуждены дольше вынашивать более крупную икру, из которой выходят личинки, более продвинутые в эмбриональном развитии, и которые в короткий срок могут перейти на питание более крупными формами зоопланктона, чем личинки из атлантических вод.

Норвежские исследователи Т. Расмуссен и М. Ашан (Rasmussen and Aschan, 2011) предприняли попытку создания на основе аллометрических признаков простого ключа для определения стадий атлантической северной креветки *Pandalus borealis*. Они провели серию измерений следующих признаков: общая (тотальная) длина TL, длина карапакса CL, длина скафоцерита ANL, длина плеона AL, ширина карапакса CW, ширина анального сегмента TWA, длина тельсона TEL, ширина тельсона TWP. По соотношению TWP/TWA , TEL/TWA , CL/TWA , и CL/TEL были описаны пять стадий зоза и одна декаподитная стадия *P. borealis*. При этом морфологию отдельных структур во внимание почти не принимали. Главной задачей этой работы было научить неквалифицированный персонал определять личинок по параметрическим критериям.

Авторами этой работы были использованы самые современные на тот момент компьютерные программы для обработки данных и получены статистически значимые критерии. В результате был создан иконографический ключ, в котором использованы 5 признаков. С.А. Педерсен (Pedersen, 1998) использовал полученные Т. Расмуссеном и М. Ашан результаты для вычисления аналогичных параметров для американских видов пандалид. Попытка оказалась явно неудачной, что и неудивительно. Во-первых, автор не учел, что *P. borealis* и *P. eous* – разные виды. По личинкам это заметно даже больше, чем по взрослым формам. Многие морфологические признаки личинок отдельных личиночных стадий этих видов не совпадают. Сравнение личинок *P. eous* из прикамчатских вод и из залива Кодьяк (Аляска) показывает большее морфологическое сходство популяций, чем с северной креветкой из канадских или гренландских атлантических вод, хотя в наших водах вид проходит 8 стадий зоза, а в приамериканских – всего 5–6 стадий, что соответствует количеству стадий *P. borealis*. Это является еще одним доказательством того, что тихоокеанская северная креветка – самостоятельный вид, а не подвид.

Основываясь на предыдущей работе, С.А. Педерсен с соавторами (Pedersen et al., 2002) в диаграммах длины и частоты стадий, определил критерии размеров личинок *P. montagui*. Авторы сами отмечают, что различия между видами по критерию фиксированного размера сомнительно, поскольку различия в размерах отдельных стадий могут быть вызваны генетическими или температурными факторами при развитии личинок (экофенотипические эффекты). Аллометрическая взаимосвязь между размерами тела и весом личинок *P. montagui*

показала очень большую индивидуальную изменчивость среди личинок, происходящих от разных самок, особенно у старших личинок на последних трех стадиях.

Аллометрические показатели для идентификации морских планктонных ракообразных следует использовать с большой осторожностью, тем более что после фиксации пропорции и размеры рачков могут изменяться, особенно при хранении более трех месяцев. Исследования на эту тему ранее проводились в семействе Heterorhabdidae. Статистически значимой корреляции между основными аллометрическими признаками не обнаружено (Седова, Григорьев, 2013). Большая индивидуальная изменчивость у креветок может быть связана с генотипом или просто с возрастом самок.

Размеры личинок *P. eois* из восточной части Берингова моря и района наших исследований почти не отличаются. Большие размеры декаподитной стадии из наших вод обусловлены большим количеством линек и большей продолжительностью развития личинок. Средняя продолжительность планктонного периода северной креветки из приамериканских вод – 3 месяца (Berkeley, 1930, Haynes, Armstrong et al., 1981), а в прикамчатских водах – примерно 3,5–4 месяца. Младшие личинки *P. tridens* из наших вод оказались несколько крупнее американских. Средний прирост длины за одну стадию в приамериканских водах составляет 2,36 мм (около 18–19%), а в российских водах – 2,01 мм (17,8%).

Сроки вылупления личинок одного итого же вида могут изменяться в зависимости от условий среды. Вылупление *C. dalli* в Северном море происходит с мая по август (Allen, 1960). Вылупление личинок северной креветки в восточной части Берингова моря длится недолго – не более трех недель (Armstrong, 1981), а время вылупления *P. tridens* растянуто. У крагонид наблюдается более растянутое вылупление. В приамериканских водах оно продолжается с апреля по июль (Armstrong, 1981).

Аналогичная картина роста наблюдается у других видов каридных креветок: *P. borealis* (Wienberg, 1982b; Shumway et al., 1985), *P. jordani* (Rothlisberg, 1979), *Palaemon longirostris* Milne Edwards (Fincham, 1979), *Macrobrachium vollenhovenii* Herklots (Willführ-Nast et al., 1993) и *Crangon crangon* Linne и *C. allmanni* Kinahan (Crales and Anger, 1986). Таким образом, это может быть типичной чертой этой группы, но она встречается и у других декапод со множеством личиночных стадий и сложным метаморфозом.

В естественных условиях количество стадий у большинства видов креветок семейства Crangonidae с неукороченным развитием в популяциях из Атлантического и Тихого океанов не отличается: все они в норме проходят 5–7 стадий зоза и одну декаподитную стадию (Campos et al., 2012) до стадии декаподита, который оседает на дно. *Crangon* вылупляется в виде планктонных личинок, которые проходят через серию линек, от обычных пяти (*C. crangon*, *C. allmanni*, *C. uritai*) до семи стадий (*C. franciscorum*) до постличинок, которые оседают на дно.

Морфологические характеристики на личиночных стадиях были описаны для *C. affinis* (Kurata, 1964), *C. septemspinosa* (Tesmer and Broad, 1964), *C. franciscorium* (Haynes, 1980), *C. crangon* и *C. allmanni* (Criales and Anger, 1986), *C. amurensis* (Konishi and Kim, 2000), *C. hakodatei* (Li and Hong, 2003) и *C. uritai* (Li and Hong, 2004). Продолжительность личиночного периода зависит от температуры. Личинки *Crangon septemspinosa* требуют 46 дней для развития молоди при 13°C и 32 дня при 18°C (Modlin, 1980).

При выращивании в искусственных условиях количество стадий может увеличиваться. Существенные отличия выявлены для личинок *C. septemspinosa*. В Атлантическом океане они могут проходить от 6 до 9 стадий зоэа (Tesmer and Broad, 1964). В восточной части Охотского моря этот вид также как и близкий ему *C. dalli*, по данным Р.Р. Макарова (1966), развивается через 5 стадий зоэа и одну декаподитную стадию. Т. Курата (Kurata, 1964) описывает для этих видов 6 стадий зоэа. Предположительно, это может быть связано с однообразным и часто несбалансированным рационом питания личинок в лаборатории.

В наших пробах присутствовали личинки *C. septemspinosa* и *C. dalli* I–V стадий. Декаподит не был пойман ни разу. Вероятно, данные виды в наших водах проходят не 5 стадий зоэа, а 6, т.к. морфология последней пойманной нами стадии не соответствует обычной схеме для последней стадии зоэа крагонидных креветок, тем более что условия обитания креветок в прикамчатских водах более суровые, чем в Японском море. Известно, что при ухудшении условий могут появляться дополнительные стадии развития, и период планктонного развития продлевается (Thorson, 1950). Шестая стадия зоэа *C. septemspinosa* и *C. dalli*, предположительно, обитает на малых глубинах вблизи берега, где она не могла быть поймана икорной сетью.

В личиночном развитии пандалидных креветок из различных популяций выявлены различия. Количество стадий зоэа в более суровых условиях может увеличиваться на 1–2 стадии у *P. goniurus* и *P. hypsinotus* и на 2–3 стадии у *P. eous*. В Беринговом море *P. eous* может проходить 5 или 6 стадий зоэа и 1–2 декаподитных (Haynes, 1979; Berkeley, 1930). Гребенчатая креветка *P. hypsinotus* из восточной части Берингова моря проходит 4–5 стадий зоэа и 2–3 декаподитных стадии (Haynes, 1976; Berkeley, 1930). В наших пробах из восточной части Охотского моря присутствуют личинки этого вида на IV–V стадиях зоэа, причем все признаки указывают на то, что эта стадия не является последней, и декаподит появится не ранее, чем после 2 линек. Количество стадий зоэа углохвостой креветки из прикамчатских и чукотских вод известно – их всегда 6 (Sedova, Grigorev, 2017).

Личиночное развитие креветок из восточной части Охотского моря, Авачинского залива и западной части Берингова моря несколько не совпадает только по срокам, а количество

стадий и морфология не отличаются. В то же время были выявлены морфологические и экологические отличия пандалид из российских и приамериканских вод.

Частоту линьки личинок каридных креветок и прирост средней длины за цикл линьки личинок можно считать довольно стабильным в постоянных условиях окружающей среды (Schultze and Anger, 1997). Это позволяет описать рост размера личинок как линейную функцию числа личиночных стадий или как линейную диаграмму Хайатта от размера данных. В случаях, когда в относительных приростах длины последовательных стадий наблюдается лишь небольшое изменение, независимо от их размера (Rothlisberg, 1979; Wienberg, 1982b), можно рассчитать средние показатели роста для личинок разных видов или групп. Для личинок креветок-пандалид, например, Р.Н. Гор (Gore, 1985) отметил увеличение среднего размера примерно на 17% за стадию (на основе данных из семи видов), измерения в *P. montagui* (общая длина личинок I и VIII стадий) дали сходную величину – среднее увеличение на 18% за цикл линьки. Характеристики роста личинок *P. montagui* близки к средним для креветок-пандалид. Тем не менее, значительная изменчивость в зависимости от условий окружающей среды может изменить средние приросты роста и общие темпы роста (Rasmussen and Tande, 1995). Более того, поздние факультативные стадии развития, по-видимому, нарушают правило, так как они могут линять с уменьшенным размером или даже без увеличения размера и без дальнейших морфологических изменений. Такая же картина наблюдалась и у поздних личинок других каридных креветок (Rothlisberg, 1979; Criales and Anger, 1986).

Средний прирост длины за весь период развития в наших водах у личинок *P. eous* составляет 218,8% от первоначальной длины (8,16 мм). Прирост длины за одну стадию составляет у этого вида в среднем 17,9%. Личинки углохвостой *P. goniurus* креветки за весь планктонный период вырастают примерно на 168,6% от начальной длины. Средний прирост общей длины за линьку составляет 1,41 мм, т.к. 17,8%. Наибольший прирост у пандалид наблюдается на II–III стадии зоза, минимальный – на последней стадии (Таблица 4.6).

Креветки семейства Crangonidae показывают примерно такой же прирост за одну стадию (16,9–22,7%), но имеют меньшее количество стадий зоза и развиваются в более теплых прибрежных водах, поэтому свое развитие они заканчивают в среднем за 2 месяца. За весь цикл личиночного развития крагониды увеличиваются на 100,4–132,9% от первоначальной длины. Максимальный прирост наблюдается у видов рода *Crangon* на старших стадиях, у остальных на первой стадии зоза.

Размер яйца на 3 стадии, когда уже отчетливо определяются глазки эмбриона, увеличивается (1,6 и 1,1 мм, соответственно). В районе Западной Камчатки этот показатель несколько ниже. Так, согласно материалам по размеру яиц креветки в Беринговом море, средние значения равны 1,3 и 1,0 мм (Андронов, 2003). В Татарском проливе длина икринок в

среднем равна 1,08 мм, а диаметр – 0,8 мм (Букин, 2003). Как правило, на данный показатель наиболее значимое влияние оказывают условия окружающей среды. Как отмечает В.И. Дулепов (1995), более крупные яйца самки имеют на границах ареала и у видов, размножающихся в неблагоприятных условиях. Такая же связь была описана в работе П.Ю. Андропова (2003), где отмечена зависимость размера яиц от места сбора материала. Согласно этим данным, на материковом склоне средний размер яиц достоверно выше, чем у креветок, обитающих на шельфе. Дополнительное влияние на размер яиц может оказывать температура. При более высоких ее показателях размер яиц меньше, чем при низких (Дулепов, 1995; Михайлова, 2017).

Таблица 4.6

Размерные характеристики личинок каридных креветок из прикамчатских вод

Вид	Стадия	прирост TL за стадию, %	Прирост TL за весь период	
			мм	%
<i>Pandalus goniurus</i>	I	–	8,16	168,6
	II	19,4		
	III	27,6		
	IV	24,7		
	V	13,7		
	VI	12,2		
	decapodid	9,4		
<i>Pandalus eous</i>	I	–	14,1	218,8
	II	29,0		
	III	26,6		
	IV	22,3		
	V	13,7		
	VI	14,8		
	VII	9,1		
	decapodid	13,9		
<i>Crangon dalli</i>	I	–	2,96	100,4
	II	25,3		
	III	23,8		
	IV	22,3		
	V	5,7		
<i>Crangon septemspinosa</i>	I	–	3,55	125,7
	II	25,0		
	III	19,8		
	IV	16,5		
	V	29,4		
<i>Mesocrangon intermedia</i>	I	–	5,39	116,7
	II	25,1		
	III	18,6		
	IV	11,4		
	V	8,3		
	decapodid	21,1		
<i>Neocrangon communis</i>	I	–	4,14	132,9
	II	51,4		
	III	20,7		
	IV	13,9		
	V	17,4		
	decapodid	-4,7		

Индивидуальная абсолютная плодовитость северной креветки, обитающей вдоль западного побережья Камчатки, имеет более низкие значения этого параметра, по сравнению с показателями из близлежащих мест ее обитания. Наибольшая плодовитость отмечена у креветок в возрасте 7+. За весь инкубационный период, который длится у данной группировки 9–10 месяцев, потери яиц не превышают 12% (Михайлова, 2017).

4.4. Таксономические ключи для определения видов личинок креветок из прикамчатских и чукотских морских вод

Для того, чтобы правильно идентифицировать личинку, нужно знать хотя бы примерно стадию ее развития, т.к. морфология различных стадий имеет свои особенности. Попытки сделать ключ семейств сразу для всех стадий были неудачными. Кроме того, для решения различных прикладных задач необходимо знать, насколько далеко данная особь продвинулась в своем развитии. Наличие видов с укороченным развитием усложняет эту задачу. Для них желательно иметь отдельный ключ. Морфологические признаки, характерные для семейств Crangonidae, Thoridae и Pandalidae, описаны довольно подробно (Berkeley, 1930; Kurata, 1964; Gurney, 1942; Haynes, 1985). Тем не менее, для гидробиолога, работающего постоянно с планктоном, но не являющегося специалистом по ракообразным, трудно однозначно определить семейство, не имея в своем распоряжении ключа. Сложнее всего различать семейства Thoridae и Pandalidae.

4.4.1 Ключ для определения стадии развития личинок креветок

- | | | |
|----|---|-----------------------|
| 1. | Уроподы отсутствуют..... | 2 |
| — | Уроподы имеются..... | 5 |
| 2. | Плеоподы имеются..... | 11 |
| — | Плеоподы отсутствуют..... | 3 |
| 3. | На тельсоне не более 8 пар щетинок..... | 4 |
| — | На тельсоне 12 пар щетинок (<i>Pandalopsis dispar</i> Rathbun, 1902)..... | 7 |
| 4. | На терминальном крае тельсона имеется 7 пар щетинок. Шестой плеональный сомит, как правило, не отделен от тельсона..... | 1 стадия |
| — | На тельсоне 8 пар щетинок, 6-й сомит отделен от тельсона..... | 2 стадия |
| 5. | Плеоподы в виде маленьких бугорков или отсутствуют. Экзоподит уropодов намного длиннее эндоподита..... | 3 стадия |
| — | Плеоподы хорошо развиты. Экзоподит уropодов лишь незначительно длиннее эндоподита..... | старшие личинки.....6 |

6. Экзоподиты на переоподах развиты нормально. На тельсоне имеется от 1 до 7 пар латеральных шипов.....зоэа 4 стадии и старше
 — Экзоподиты на переоподах сильно редуцированы. На терминальном крае тельсона 2–3 пары щетинокдекаподитная стадия
7. Уроподы отсутствуют.....8
 — Уроподы имеются.....9
8. Экзоподиты первых двух пар переоподов без плавательных щетинок. Антеннулы несегментированные. Конец скафоцерита членистый.....1 стадия
 — Экзоподиты первых двух пар переоподов с плавательными щетинками. Основание антеннул состоит из трех сегментов.....2 стадия
9. Тельсон треугольный, без латеральных шипов. Рострум доходит примерно до середины антеннул.....3 стадия
 — Тельсон с 2–4 парами латеральных шипов. Рострум очень длинный.....10
10. Тельсон слегка расширен к концу. Плеоподы без щетинок.....4 стадия
 — Тельсон узкий. Плеоподы с плавательными щетинками.....старшие личинки
11. Экзоподиты на переоподах имеются только на первой паре.....3
 — Экзоподиты имеются на первой и второй парах переоподов.....личинки с укороченным развитием (*Lebbeus*, *Argis*, *Sclerocrangon*)

4.4.2. Ключ для определения семейства личинок из прикамчатских и сопредельных вод

Личинки с укороченным развитием

1. Плеон без шипов. Рострум длинный, с большим количеством шипов..... **Pandalidae**
 — Шипы на плеоне имеются.....2
2. На 4-ом плеональном сомите имеются шипы..... **Thoridae**
 — На 4-ом плеональном сомите шипы отсутствуют..... **Crangonidae**

Личинки с неукороченным развитием

Определение семейства личинок 1 стадии

1. Конец скафоцерита членистый.....2
 — Конец скафоцерита не разделен на членики. Рострум длинный. На плеоне имеются дорзолатеральные шипы..... **Crangonidae**
2. Рострум довольно длинный, хорошо заметный.....3
 — Рострум очень короткий, почти незаметный, или отсутствует.....**Thoridae**
 (*Heptacarpus*, часть *Eualus*)

3. На плеоне имеются дорзолатеральные шипы. Переоподы отсутствуют или недоразвиты..... **Thoridae** (*Spirontocaris*, часть *Eualus*)
 — Плеон без дорзолатеральных шипов..... **Pandalidae**

Определение семейства личинок 2–3 стадии

1. Плеон без шипов.....2
 — На плеоне имеются дорзальные или дорзолатеральные шипы.....3
2. Ротрум длинный – не менее 1/3 длины карапакса..... **Pandalidae**
 — Ротрум отсутствует или относительно короткий, без шипов..... **Thoridae**
 (*Heptacarpus*, часть *Eualus*)
3. Дорзальные шипы на плеональных сомитах имеются..... **Crangonidae**
 — Дорзальные шипы на плеоне отсутствуют, имеются только дорзолатеральные шипы.....4
4. Дорзолатеральные шипы имеются на 4-м и 5-м плеональных сомитах **Thoridae**
 (*Spirontocaris*, часть *Eualus*)
 — Дорзолатеральные шипы имеются только на 5-м плеональном сомите или на 5-м и 6-м сомитах.....5
5. Дорзолатеральные шипы отсутствуют. Переоподы несут экзоподиты только на первой паре..... **Crangonidae**
 — Дорзолатеральные шипы имеются. Переоподы несут экзоподиты на 1–3 или на 1–4 парах.
 **Thoridae** (*Eualus*)

Ключ для определения семейств старших личинок

1. Плеон без шипов.....2
 — Шипы имеются хотя бы на одном из плеональных сомитов.....3
2. Ротрум длинный, вооружен шипами **Pandalidae**
 — Ротрум без шипов или короткий..... **Thoridae** (*Heptacarpus*, часть *Eualus*)
3. 1–5 плеональные сомиты вооружены многочисленными шипами **Crangonidae**
 (*Rhynocrangon sp.*)
 — Дорзолатеральные шипы имеются только на 4, на 4 и 5 или на 5 и 6 плеональных сомитах...4
4. На 4-м плеональном сомите имеются дорзолатеральные шипы. Дорзальные шипы отсутствуют..... **Thoridae** (*Spirontocaris*, *Birulia sp.*, часть *Eualus*)
 — Дорзолатеральные шипы имеются только на 5-м или на 5 и 6 сомитах.....5
5. Переоподы несут экзоподиты на трех или четырех парах. Ротрум часто с 1–3 дорзальными шипами. Супраорбитальные шипы имеются..... **Thoridae** (*Eualus*)
 — Переоподы несут экзоподиты только на первой паре. Ротрум без шипов. Дорзолатеральные шипы отсутствуют..... **Crangonidae**

4.4.3 Ключ для определения личинок семейства *Pandalidae* из прикамчатских вод

1. На тельсоне имеется не менее 12 пар щетинок. Рострум очень длинный, с большим количеством шипов. Длина не менее 10 мм..... *Pandalopsis dispar*
 — На терминальном крае тельсона не более 8 пар щетинок..... род *Pandalus*.....2
2. Экзоподиты имеются только на 1–2 паре переоподов. Третья – пятая пары переоподов одноветвистые..... *Pandalus hypsinotus*
 — Экзоподиты имеются на 1–3 паре переоподов.....3
3. 1–5 плеональные сомиты по заднему краю покрыты мелкими шипиками..... *Pandalus tridens*
 — Плеон гладкий, без шипов4
4. Уроподы отсутствуют. Рострум тонкий, без шипов.....5
 — Уроподы и плеоподы имеются.....8
5. На тельсоне 7 пар щетинок..... I стадия.....6
 — На тельсоне 8 пар щетинок..... II стадия.....7
6. Длина 5,0–6,8 мм. На скафоцерите 18–20 щетинок. Экзоподит Мр1 несет 5 терминальных щетинок. Экзоподит Мх2 с 10 щетинками..... *Pandalus eous*
 — Довольно мелкие личинки (3,5–4,9 мм). На скафоцерите 10–11 щетинок. Экзоподит Мр1 с 4 щетинками, экзоподит Мх2 с 5 щетинками..... *Pandalus goniurus*
7. На экзоподите Р3 имеется 6–7 плавательных щетинок. На экзоподите Мр1 имеется 7 щетинок..... *Pandalus eous*
 — Экзоподит Р3 без щетинок. На экзоподите Мр1 не более 6 щетинок *Pandalus goniurus*
8. Эндоподит уроподов намного короче экзоподита. Тельсон сильно расширяется к концу..... III стадия.....9
 — Эндоподит уроподов по длине не намного отличается от экзоподита. Тельсон почти прямоугольный.....10
9. Антеровентральный край карапакса зубчатый. На скафоцерите 32–42 щетинки. Экзоподит Мр1 несет 7–8 щетинок на терминальном крае. Экзоподит Мх2 с 25 щетинками..... *Pandalus eous*
 — Край карапакса гладкий, без зубчиков. Скафоцерит с 22–24 щетинками. Экзоподит Мр1 с 5–6 щетинками. Экзоподит Мх2 с 15–17 щетинками *Pandalus goniurus*
10. Латеральные шипы на тельсоне расположены в дистальной части. Тельсон слегка расширяется к концу..... IV стадия.....11
 — Проксимальные латеральные шипы на тельсоне расположены вблизи середины бокового края. На тельсоне 2 и более пар латеральных шипов.....13
11. Рострум с 5–9 дорзальными шипами. Экзоподит Мр1 с 7–9 щетинками. Экзоподит Мх2 с 32–38 щетинками. Экзоподит плеоподов с короткими щетинками..... *Pandalus eous*

- На роstrуме не более 4 шипов..... 12
12. Вентральный край карапакса с мелкими зубчиками. Жгутик А2 короткий. Тельсон расширяется к концу..... *Pandalus tridens*
- Край карапакса гладкий. Жгутик А2 длиннее скафоцерита. Роstrум намного короче глаз. Плеоподы без щетинок..... *Pandalus goniurus*
13. Тельсон прямоугольный, с параллельными боковыми краями..... V стадия..... 14
- Тельсон более узкий и длинный. Плеоподы со щетинками..... 16
14. Роstrум с 12–14 дорзальными шипами..... *Pandalus eous*
- На роstrуме не более 8 дорзальных шипов..... 15
15. Край карапакса зубчатый..... *Pandalus tridens*
- Край карапакса гладкий..... *Pandalus goniurus*
16. На тельсоне 2 пары латеральных шипов. На роstrуме 8–9 дорзальных шипов *Pandalus goniurus* VI стадия
- Тельсон с 3–7 парами латеральных шипов..... 17
17. Экзоподиты переоподов развиты нормально. На терминальном крае тельсона 10 щетинок. Роstrум с 15 дорзальными и 5–7 вентральными шипами..... *Pandalus eous*
- VI стадия зоза и старше
- Экзоподиты переоподов сильно редуцированы. Терминальный край тельсона закруглен, на нем 3 пары щетинок. Мх1 и Мх2 имеют строение, как у взрослых особей декаподитная стадия..... 18
18. Тельсон с 3 парами латеральных шипов. На роstrуме 9–10 дорзальных и 4–5 вентральных шипов *Pandalus goniurus*
- Тельсон с 7 парами латеральных шипов. Роstrум с 14–16 дорзальными и 6–7 вентральными шипами..... *Pandalus eous*

4.4.4. Ключ для определения личинок креветок рода *Argis* из прикамчатских вод

1. Основание антеннул несегментированное или имеет неотчетливую сегментированность. Плеоподы в виде длинных бугорков. Жгутик А2, как правило, не расчленен, но с отделившимся основанием..... младшие личинки..... 2
- Основание А1 явно состоит из 3 сегментов. Жгутик А2 состоит не менее, чем из 4–5 члеников. Плеоподы более длинные, одноветвистые с отделившимся основанием, с экзоподитом в виде небольшого бугорка..... старшие личинки..... 6
2. Шип скафоцерита имеется..... 3
- Шип скафоцерита отсутствует. Терминальный край тельсона закруглен..... *A. crassa*

3. Шип скафоцерита короткий. Антеровентральный край карапакса с 1 зубцом. На скафогнатите 5 щетинок..... *A. lar*
 — Шип скафоцерита доходит до переднего края пластины или заходит за ее край.....4
4. Шип скафоцерита доходит до переднего края пластины..... *A. ovifer*
 — Шип скафоцерита очень длинный.....5
5. Скафогнатит с 5 щетинками, базиподит Mx1 с 8 шипами..... *A. ochotensis*
 — Скафогнатит с 6–7 щетинками, базиподит Mx1 с 9 шипами..... *A. dentata*
6. Шип скафоцерита не менее, чем на $\frac{1}{2}$ своей длины заходит за край пластины. Задний край сомитов плеона зубчатый. Антеровентральный край карапакса с 3 зубчиками.....7
 — Шип скафоцерита не заходит за край пластины. Зубчики на плеоне отсутствуют. Антеровентральный край карапакса с 1 зубчиком.....8
7. Терминальный край тельсона закруглен, с небольшой выемкой. Жгутик A2 состоит из 18–20 члеников. Скафогнатит с 23–24 щетинками..... *A. crassa*
 — Терминальный край тельсона прямой. Жгутик A2 состоит из 4–5 члеников. Скафогнатит с 17–18 щетинками..... *A. ochotensis*
8. Шип скафоцерита короче пластины. Скафогнатит с 14–15 щетинками..... *A. lar*
 — Шип скафоцерита доходит до переднего края пластины. Скафогнатит с 16–18 щетинками..... *A. ovifer*

4.4.5. Ключ для определения личинок креветок сем. *Crangonidae*, проходящих неукороченное развитие в планктоне

1. На медианной линии карапакса имеется 1–2 шипа*декаподит*.....13
 — Дорзальные шипы на медианной линии карапакса отсутствуют.....*зоэа*.....2
2. Дорзальные шипы на абдомене отсутствуют.....5
 — Дорзальные шипы на абдомене имеются3
3. Длинными дорзальными шипами вооружены 1–5 плеональные сомиты. Рострум длинный.....*Rhynocrangon sp.*
 — Дорзальный шип имеется только на 3 плеональном сомите.....4
4. Рострум короткий. Мелкие личинки (длина не более 3 мм).....*Crangon alaskensis*
 — Рострум длинный. Длина 2.6–5 мм..... *Crangon septemspinosa*
5. Дорзолатеральные шипы на 5 плеональном сомите короткие. Задние края плеональных сомитов гладкие, без килей и зубчиков. Скафоцерит широкий. Длина 2.7–7,0 мм...*Crangon dalli*
 — Дорзолатеральные шипы на 5 плеональном сомите длинные. Задние края плеональных сомитов зубчатые, приподняты в виде килей. На тельсоне часто заметны 3 округлых хроматофора. Длина не менее 3.5 мм.....6
6. На терминальном крае тельсона 7 пар щетинок.....*I. стадия*.....7

- На терминальном крае тельсона 8 пар щетинок.....8
7. Рострум очень длинный (заходит за дистальный край основания антеннул). На месте переоподов небольшой бугорок. Длина 3,2–4,2 мм.....*Neocrangon communis*
- Рострум более короткий. Переоподы в виде 4 пар хорошо заметных зачатков. Длина 4,5–5,5 мм.....*Mesocrangon intermedia*
8. Уроподы и шип на скафоцерите отсутствуют.....*II стадия*.....9
- Уроподы и шип на скафоцерите имеются.....10
9. Рострум очень длинный (доходит до конца основания антеннул). Длина 3,5–5,3 мм.....*Neocrangon communis*
- Рострум короче основания антеннул. Длина 5,5–6,5 мм.....*Mesocrangon intermedia*
10. Эндоподит уроподов намного короче экзоподита. Плеоподы в виде маленьких бугорков.....*III стадия*.....11
- Эндоподит уроподов по длине незначительно отличается от экзоподита.*старшие зоза*.....12
11. Экзоподит первой пары переоподов несет 6 плавательных щетинок. Длина 4,5–6 мм.....*Neocrangon communis*
- Экзоподит первой пары переоподов без плавательных щетинок. Длина 6,5–7,5 мм*Mesocrangon intermedia*
12. Шип на скафоцерите и экзоподите уроподов не заходит за край пластины. Длина 5–7,5 мм.....*Neocrangon communis*
- Шип скафоцерита и экзоподита уропода доходит до края пластины (IV стадия) или заходит за ее край (V стадия). Длина 7–9 мм.....*Mesocrangon intermedia*
13. На медианной линии карапакса 1 дорзальный шип.....род *Crangon*.....14
- На медианной линии карапакса 2 шипа.....15
14. Длина около 4 мм. Конец тельсона заострен..... *Crangon septemspinosa*
- Длина около 7 мм. Тельсон почти прямоугольный..... *Crangon dalli*
15. Задний дорзальный медианный шип расположен вблизи середины карапакса. Средние терминальные шипы на тельсоне намного длиннее остальных.....*Mesocrangon intermedia*
- Оба шипа на карапаксе сдвинуты к роструму. Средние шипы на тельсоне короче угловых..... *Neocrangon communis*

Глава 5. ВИДОВОЙ СОСТАВ КРЕВЕТОЧНОГО МЕРОПЛАНКТОНА, ЕГО ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В РАЗНЫХ РАЙОНАХ ПАЦИФИКИ

Структура популяций характеризуется их величиной, плотностью и особенностями размещения в пространстве (Константинов, 1986). Один из главных способов выяснения годовых циклов размножения морских донных беспозвоночных – изучение личиночного планктона, определение относительной плотности скопления личинок в разные сезоны. Знание особенностей пространственного распределения личинок в пелагиали отдельных районов способствует выявлению основных факторов среды, оказывающих влияние на развитие креветок. По данным о распределении личинок по акватории можно установить места нереста, продолжительность размножения отдельных видов, дальность разноса пелагических личинок разных стадий и сроки выхода личинок в планктон.

5.1. Креветочный меропланктон восточной части Охотского моря

В пробах, взятых в восточной части Охотского моря, было обнаружено более 40 видов, относящихся к трем семействам: Crangonidae, Pandalidae и Thoridae. Большинство из них являются тихоокеанскими широко распространенными бореальными сублиторальными или сублиторально-батиальными видами. *E. suckleyi*, *L. armatus*, *N. communis*, и *P. goniurus*, *S. arcuata* и *S. intermedia* являются арктическо-бореальными. *E. pusiolus* и *S. phippsi* имеют циркумполярное распространение. *P. platyceros* – низкобореальный вид, *A. dentata* – амфибореальный, *E. belcheri* – циркумбореальный преимущественно арктический; *E. macilentus* – циркумбореальный широко распространенный вид.

Для удобства изложения весь район исследования был разделен на 3 части – северную (севернее 56,2° с.ш.), центральную (53,7–56,2° с.ш.) и южную (южнее 53,7° с.ш.). Границы проведены аналогично районам осреднения данных, принятых в планктонных и крабовых исследованиях (Слизкин и др., 2001).

Личинки креветок были обнаружены в пробах с марта по октябрь. В апреле наиболее массовыми были *P. eous* и представители рода *Eualus*, летом на малых глубинах по численности доминировали *N. communis*, *C. dalli*, *C. septemspinosa*, над глубинами свыше 100 м – *P. eous* и *P. goniurus*; осенью – *C. dalli*, *C. septemspinosa* и *Eualus* spp. Весной личинок было больше в южной части, летом и осенью встречаемость была примерно одинаковой во всех районах.

Весной и во второй половине лета в южной части численность была, как правило, выше, чем в центральной и северной частях. Исключение – экстремально холодный 2001 г., когда на севере средняя численность была несколько выше (Таблица 5.1). В первой половине лета в самом теплом 2015 году больше всего было личинок на севере – в среднем 70,9 экз./м².

Средняя численность личинок креветок в восточной части Охотского моря, экз./м²

Период времени	Год съемки	Условные части акватории Западной Камчатки		
		Северная	Центральная	Южная
Апрель	2001	1,0	3,0	7,5
	2002	1,2	3,3	8,4
Июнь-июль	2014	2,7	2,8	—
	2015	70,9	12,5	29,9
	2016	25,1	7,0	20,6
Июль-август	1999	45,7	42,3	85,1
	2001	45,7	32,9	30,5
	2002	53,6	15	133
	2013	13,1	16,5	—
Сентябрь Сентябрь-октябрь	1999	10,0	0	4,0
	2003	27,0	18,8	12,0

Личинки креветок были обнаружены над глубинами от 9 до 800 м по всей акватории района исследования. В апреле личинки отмечены за пределами шельфа. Летом личинки были пойманы ближе к берегу, над средним и внутренним шельфом. Осенью над глубинами более 200 м личинки не обнаружены. Основная их масса в сентябре сосредоточена над глубиной 30–50 м.

В марте-апреле личинки были пойманы над большими глубинами далеко от берега. В экстремально холодном 2001 г. личинки отмечены исключительно за пределами шельфа, над глубинами от 305 до 800 м, т.е. в океанической части моря. Весной личинок находили в пробах регулярно (57,6% проб), но в небольшом количестве (Таблица 5.2). В умеренном 2002 г. отдельные личинки *P. eous* отмечены в северной части над глубинами 50–80 м. В центральной и южной частях над глубинами 100–200 м в 70% проб были пойманы младшие личинки *P. eous* и *Eualus spp.* Над глубинами более 200 м все три перечисленных вида присутствовали в 83,8% проб.

Таблица 5.2.

Встречаемость личинок креветок в пробах (% от общего количества проб)

Период времени	Год выполнения съемки	Условные части акватории Западной Камчатки		
		Северная	Центральная	Южная
Апрель	2001	2,9	25,0	42,9
	2002	2,0	27,3	55,6
Июнь-июль	2014	68,0	75,0	—
	2015	57,1	67,2	77,4
	2016	40,0	23,5	25,6
Июль-август	1999	100	71,4	17,4
	2001	19,4	62,1	53,1
	2002	36,0	56,8	50,0
	2013	60,0	48,4	—
Сентябрь Сентябрь-октябрь	1999	43,0	0	15,4
	2003	100,0	50,0	48,0

В первой половине лета личинки креветок обнаружены над всеми глубинами. В 2015 г. над глубинами 50–150 м в июне была сосредоточена основная масса личинок (встречаемость 33–85,7%). В 2016 г. встречаемость была несколько ниже, чем в теплые. Вблизи берега пойманы личинки прибрежных крангонид.

В сентябре в холодные годы личинки пойманы над глубинами не более 80 м. Единичные экземпляры видов семейства Pandalidae отмечены дальше от берега в более теплые годы. В прибрежной части была поймана основная часть личинок. Над глубинами 101–200 м креветки присутствовали в 20% проб.

5.1.1 Весеннее распределение личинок креветок в восточной части Охотского моря

В весенних сборах личинки креветок обнаружены в северной части шельфа над глубинами 300–400 м, в южной части – над глубинами до 400 м, т.е. за пределами шельфа. Большую часть составляли зоэа *Eualus spp.* (плотность их не превышала 22 экз./м²). Кроме *Eualus spp.* в это время отмечены единично зоэа *P. eous*, *P. goniurus* и *Rhynocrangon sp.* (Рисунок 5.1). Все личинки были на начальных стадиях развития. В апреле наибольшие скопления отмечены в южной части района исследований (над глубинами 500–800 м) и чуть

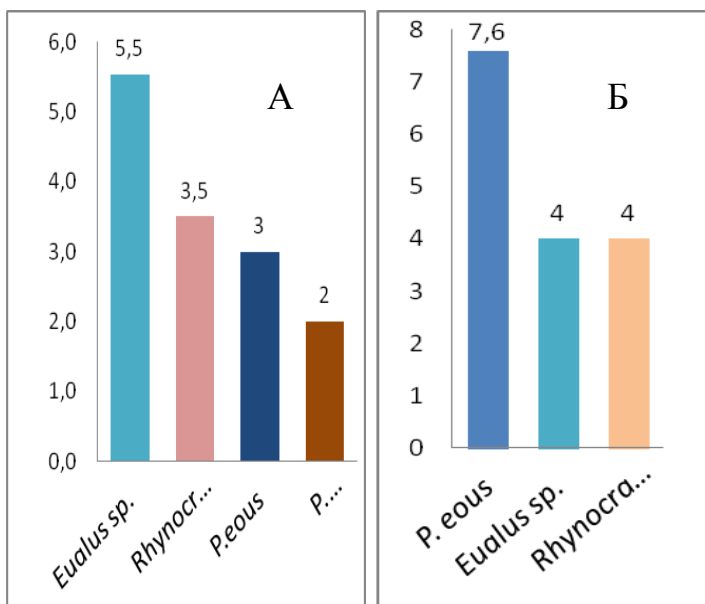


Рисунок 5.1. Средняя плотность личинок каридных креветок (экз./м²) в восточной части Охотского моря в апреле 2001 (А) и 2002 (Б) гг.

меньше на севере – над глубинами более 300 м.

На севере и на юге акватории Западной Камчатки личинки на сходных стадиях развития пойманы на разном удалении от берега и над разными глубинами, что можно объяснить различной шириной шельфа и направлением движения судна с севера на юг. Максимальные глубины, над которыми были пойманы личинки креветок весной – более 200 м (личинки *Eualus spp.*, *P. eous*, *P. goniurus* и *Rhynocrangon sp.*).

Весной пробы собирали в апреле 2001 и 2002 г. По видовому составу отдельные районы исследования несколько отличались. В северной части в апреле обнаружено всего 2 вида креветок – *Eualus sp.* и *P. eous*. Зоэа *Eualus sp.* I–II стадии в 2001 г. отмечены в 5,9% всех проб с плотностью не более 8 экз./м² в северной части. 2001 г. был аномально холодным, а съемку начали в начале апреля с севера, поэтому поймали очень мало личинок (Рисунок 5.2). В 2002 г.

в этом районе съемку проводили в конце апреля, но над глубинами не более 142 м, поэтому поймали всего 1 экз. *P. eous*.

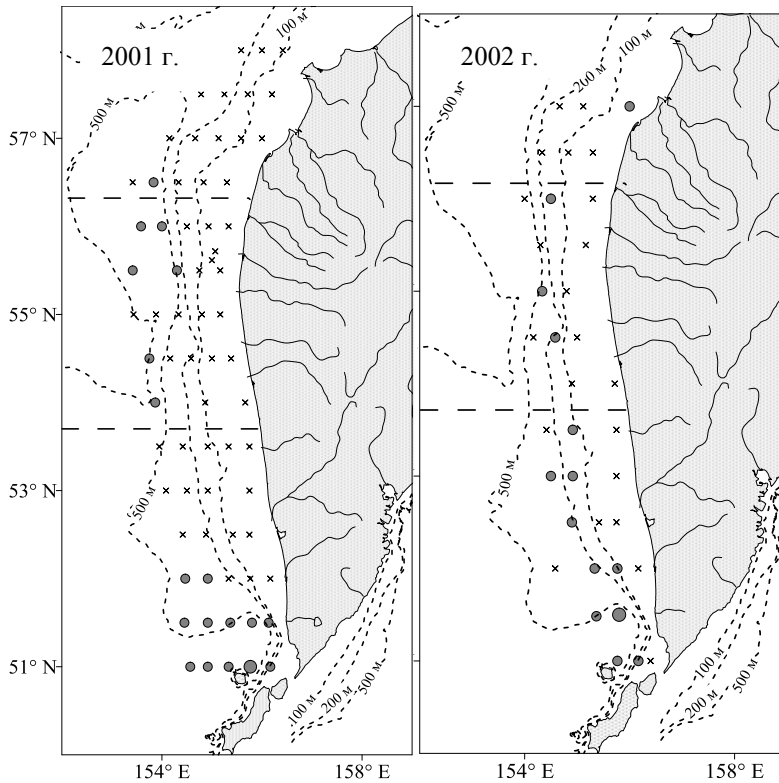


Рисунок 5.2. Распределение личинок каридных креветок всех видов в восточной части Охотского моря в апреле 2001 и 2002 гг.

Обозначения: (экз./м²): x – нет улова, ■ – 1-20, ● – 21-100, ● – 101-500, ● – более 500.

которые по численности составляли 80%. Эти виды образовывали небольшие скопления (до 22 экз./м²) над глубинами 600–700 м. Остальные виды отмечены единично – не более 6 экз./м². В 2002 г. 83,3% всех личинок составляли I зона *P. eous*. Над глубинами 236–630 м плотность личинок составляла не более 20 экз./м², причем большая часть поймана над максимальными глубинами.

5.1.2 Распределение личинок в первой половине лета

Из семейства Pandalidae в июне-июле 2015 г. в пробах обнаружены личинки 4-х видов: *Pandalus eous*, *P. goniurus*, *P. hypsinotus*, *P. tridens*. Наиболее массовым был *P. goniurus* – 64,5% от всех проб с пандалидами, в меньшем количестве – *P. eous* (34,4%). Единично в пробах отмечены личинки *P. hypsinotus* и *P. tridens*. Зона этих четырех видов креветок были обнаружены над глубинами от 15 до 458 м по всей акватории района исследования.

В 2015 г. в пробах обнаружены многочисленные представители семейства Thoridae, относящиеся к двум родам – *Spirontocaris* и *Eualus*. Из них до вида можно определить только *E.*

В центральной части в апреле личинки присутствовали единично, не образуя скоплений, и были обнаружены в 25% проб. В 2001 г. доминировали виды из рода *Eualus*. Личинки северной и углохвостой креветок отмечены единично над глубинами 350–800 м. В 2002 г. над глубинами 125–405 м часто присутствовали виды из рода *Eualus*, которых было около 60%. Остальные 40% – *P. eous* I–II стадии.

В южной части в апреле личинки обнаружены примерно в половине проб. В более теплый 2002 г. встречаемость была несколько выше. В 2001 г. доминировали виды рода *Eualus*,

fabricii, *E. belcheri* и *S. phippii*. Остальные определены только до рода. Личинки были обнаружены над глубинами от 14 до 430 м по всей акватории района исследования. Наиболее массовым представителем данного семейства был род *Eualus* – 63,0% от всех проб торид, в меньшем количестве род *Spirontocaris* – 43,6%.

Из семейства Crangonidae в 2015 г. были обнаружены личинки 7 видов: *Argis crassa*, *Argis lar*, *Argis ovifer*, *Crangon dalli*, *Mesocrangon intermedia*, *Neocrangon communis*, *Rhynocrangon sp.* Зоэа разных стадий пойманы над глубинами от 11 до 430 м по всей акватории района исследования. Наиболее массовым представителем данного семейства был *N. communis* – 56,6% от всех проб крангонид, в меньшем количестве *M. intermedia* – 34,7%. Единично в пробах отмечены представители *A. crassa*, *A. lar* и *A. ovifer*, *Rhynocrangon sp.*

В июне-июле в пробах присутствовали все обнаруженные виды. В северной части по численности доминировали *P. goniurus* и *Eualus spp.*, в центральной – *P. eous*, *P. goniurus* (в 2015 г. к ним добавились *Eualus spp.* и *M. intermedia*), в южной части во все годы доминировали личинки северной креветки, а в 2015 – *C. dalli*, *N. communis* и *Eualus spp.*, *P. eous*.

Личинки большинства видов личинок креветок отмечены преимущественно над глубинами от 14 до 100 м в 80,2% всех собранных проб. Самые большие скопления отмечены на севере района исследования (Рисунок 5.3). Численность личинок, как правило, составляет не более 60 экз./м². В отдельных случаях отмечены скопления *N. communis*, *P. goniurus* и *Eualus spp.* – до 180 экз./м². При продвижении от берега, начиная с 30-метровой глубины, количество личинок резко возрастало, а при достижении глубины 100 м – заметно падало.

Максимальные скопления на одной станции обнаружены в 2015 году (1410 экз./м²) в начале июля в северной части района исследования над глубиной 40 м за счет большого количества *Eualus spp.* В южной части в середине июля отмечено скопление личинок *C. dalli* (1124 экз./м²) над глубиной 15 м. В центральной части максимальное скопление – 106 экз./м² – образовывали личинки *Eualus spp.* над глубиной 40 м. В 2015 г. личинки креветок были обнаружены в 80,2% всех проб над глубинами от 14 до 458 м по всей акватории района исследования. Наибольшие скопления в северной части района исследования образовывали представители семейства Crangonidae и Thoridae.

В пробах присутствовали личинки креветок на разных стадиях развития. У четырех видов (*M. intermedia*, *N. communis*, *P. goniurus*, *P. eous*) отмечены почти все стадии, чаще всего встречаются старшие личинки. Два вида представлены только самой младшей зоэа (*Rhynocrangon sp.*, *P. tridens*). Укороченное развитие проходят виды из рода *Argis*. В июне-июле эти виды уже заканчивают свое развитие, поэтому в пробах отмечены только старшие личинки. Массовыми были зоэа *M. intermedia*, *N. communis*, *P. goniurus*, *P. eous*, *Spirontocaris spp.*

Максимальная численность отмечена на северных станциях за счет скоплений *N. communis* и зоэа видов рода *Eualus*.

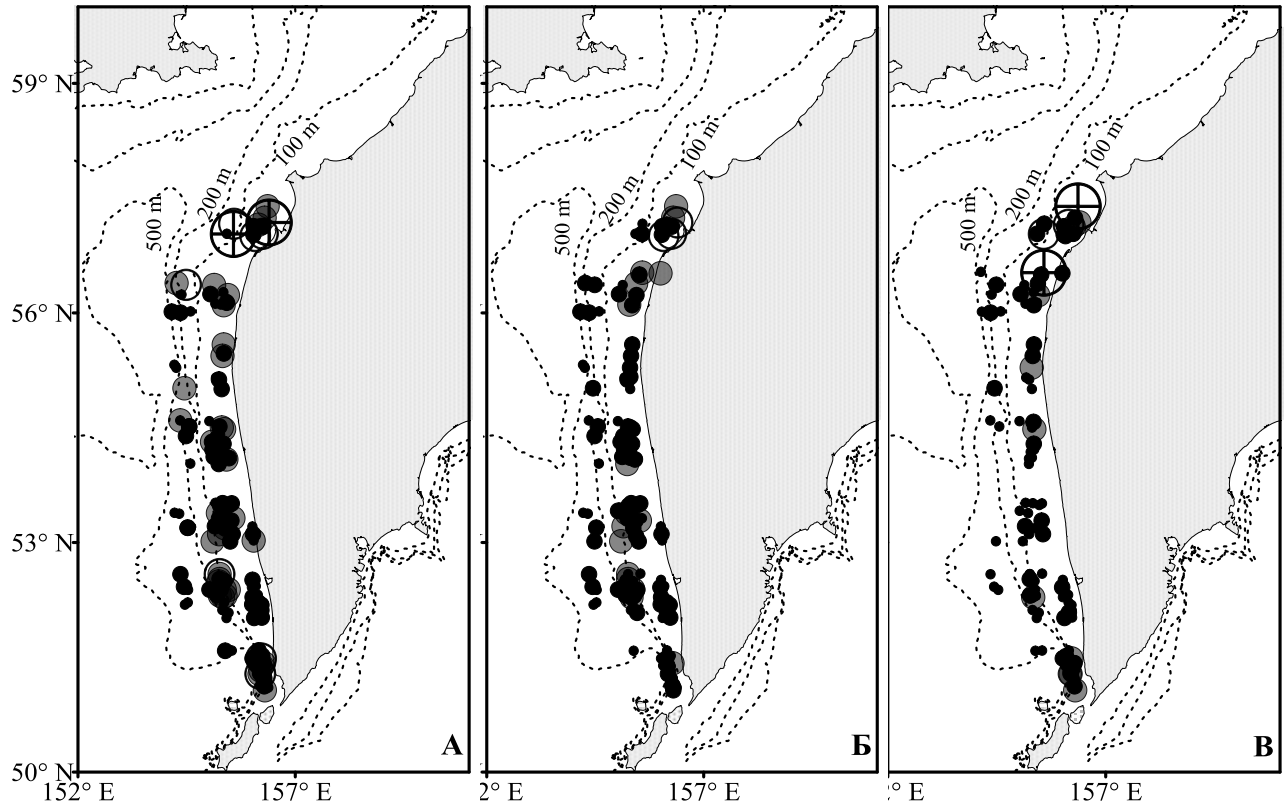


Рисунок 5.3. Распределение каридных креветок в восточной части Охотского моря в июне-июле 2015 г., экз./м²: А – Crangonidae, Б – Pandalidae, В – Thoridae. Обозначения:

• 1 – 10 экз./м² ● 10 – 50 экз./м² ● 50 – 200 экз./м² ○ 200 – 500 экз./м² ⊕ 500 – 1000 экз./м²

По сравнению с 2015 г., в 2016 году численность личинок креветок была меньше по всей акватории района исследования (Рисунок 5.4). Максимальные скопления (до 158 экз./м²) обнаружены в северной и южной частях над глубиной 60–72 м за счет *P. goniurus*, личинок которого в этом году было в пробах особенно много. В северной части плотность всех видов личинок, вместе взятых, не превышала 22 экз./м². На севере личинок течения разносят дальше от берега на станции с глубиной до 464 м.

Видовое разнообразие в северной части меньше, т.к. в этом районе отсутствуют *C. dalli*, *A. crassa*, *A. lar*, *A. ovifer*, *Rhynocrangon sp.* и *P. tridens*. В имеющихся пробах отсутствуют личинки *C. septemspinosa*, отмеченные в восточной части Охотского моря в 1962, 1963 и 1999–2002 гг. (Макаров, 1966; Седова, 2004). Это связано с более поздними сроками лова планктона в эти годы. Обычно личинки данного вида выходят в планктон только во второй половине июля на малых глубинах. В 2015 г. пробы собирали с 6 июня по 16 июля. Личинки креветок рода *Lebbeus* к этому времени уже закончили свое укороченное развитие, поэтому также отсутствовали в пробах. Не попали в пробы также зоэа мелких видов каридных креветок,

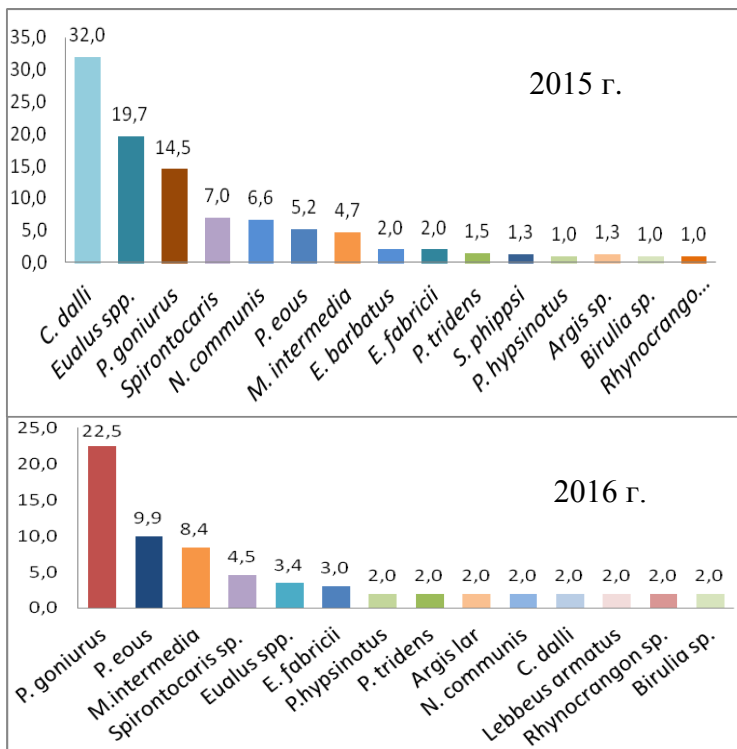


Рисунок 5.4. Средняя плотность личинок каридных креветок (экз./м²) в восточной части Охотского моря в июне 2015 и 2016 гг.

креветки соответствуют данным О. Г. Михайловой (2014) для взрослых особей по широтам и глубинам.

5.1.3 Распределение личинок по акватории во второй половине лета

Во второй половине лета в пробах регулярно присутствовали личинки *P. eous*, *P. goniurus*, *C. dalli*, *C. septemspinosa*, *N. communis*, *M. intermedia*, *Eualus spp.* (Рисунок 5.5). Наиболее массовыми были личинки видов семейства Crangonidae. В планктоне обнаружены личинки на всех стадиях развития, массовыми были зооа второй и третьей стадий.

В июле-августе в северной части западнокамчатского шельфа по численности в креветочном планктоне доминируют личинки *N. communis*, но в отдельные годы вместо них на первое место выходят *Eualus spp.* и *M. intermedia* (1999 г.), *C. dalli* и *P. goniurus* (2002 и 2013 гг.). В 1999 г. очень больших скоплений личинок не обнаружено (максимальное – на станции с глубиной 32 м – 78 экз./м²). В 2001 г. на станции с глубиной 30 м отмечено массовое скопление личинок *C. dalli* и *N. communis* (436 экз./м²). В 2002 г. два больших скопления личинок (192 и 260 экз./м²) формировали 3 вида: *C. dalli*, *C. septemspinosa* и *M. intermedia*. В 2013 г. значительных скоплений личинок не обнаружено (Рисунок 5.6).

которые обитают у самых берегов на малых глубинах. Отмечено некоторое несоответствие распределения личинок по акватории с данными более ранних публикаций. Это также можно объяснить разными сроками проведения исследований.

Личинки *P. eous* обнаружены вдоль всего западного побережья Камчатки над глубинами 200–500 м. При этом в июне наибольшая численность отмечена у юго-западного побережья, где у 200-метровой изобаты формируется четко выраженное ядро скопления. Наши данные по распределению личинок северной

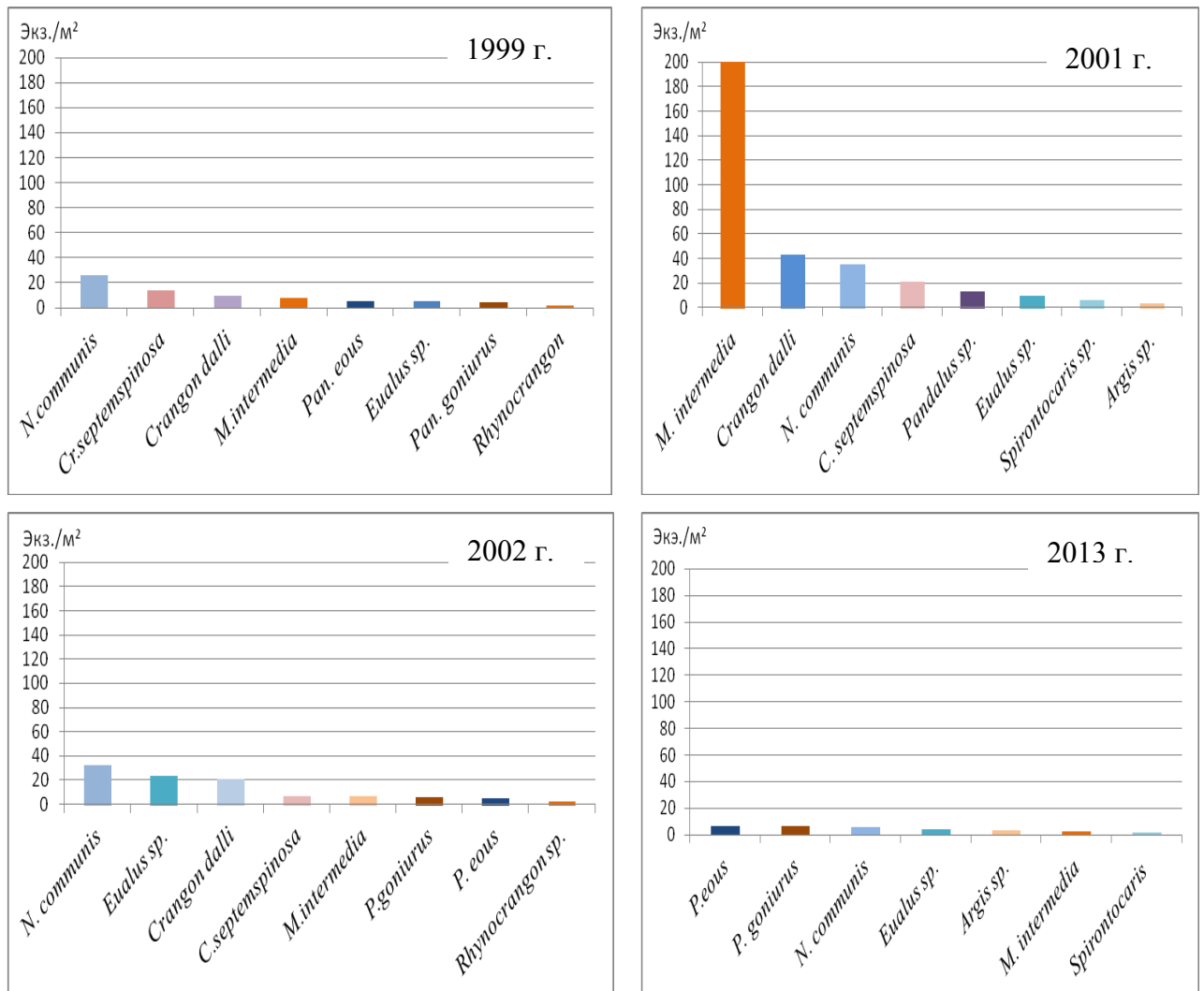


Рисунок 5.5. Средняя плотность личинок креветок (экз./м²) в восточной части Охотского моря в июле-августе 1999–2013 гг.

В центральной части наиболее многочисленными в холодные годы были зоа *N. communis*, а в умеренные – *C. dalli* и *C. septemspinosa* (в 2002 г.) или *P. goniurus* (в 2013 г.). В 1999 и 2001 гг. максимальные скопления *N. communis* – 530 и 200 экз./м², соответственно, – обнаружены на станциях с глубиной 20–50 м. В 2002 г. над глубиной 15 м отмечено до 700 экз./м² зоа *M. intermedia*. В 2013 г. больших скоплений личинок не обнаружено.

В южной части зоа *N. communis* также были многочисленными, но в холодные годы к ним присоединяется *P. goniurus*, а в умеренные – *C. dalli* и *C. septemspinosa*. В 1999 г. одно мощное скопление *C. septemspinosa* было обнаружено над глубиной 15 м. В 2001 г. личинки *Eualus sp.* образовали скопление 400 экз./м² над глубиной 15 м.

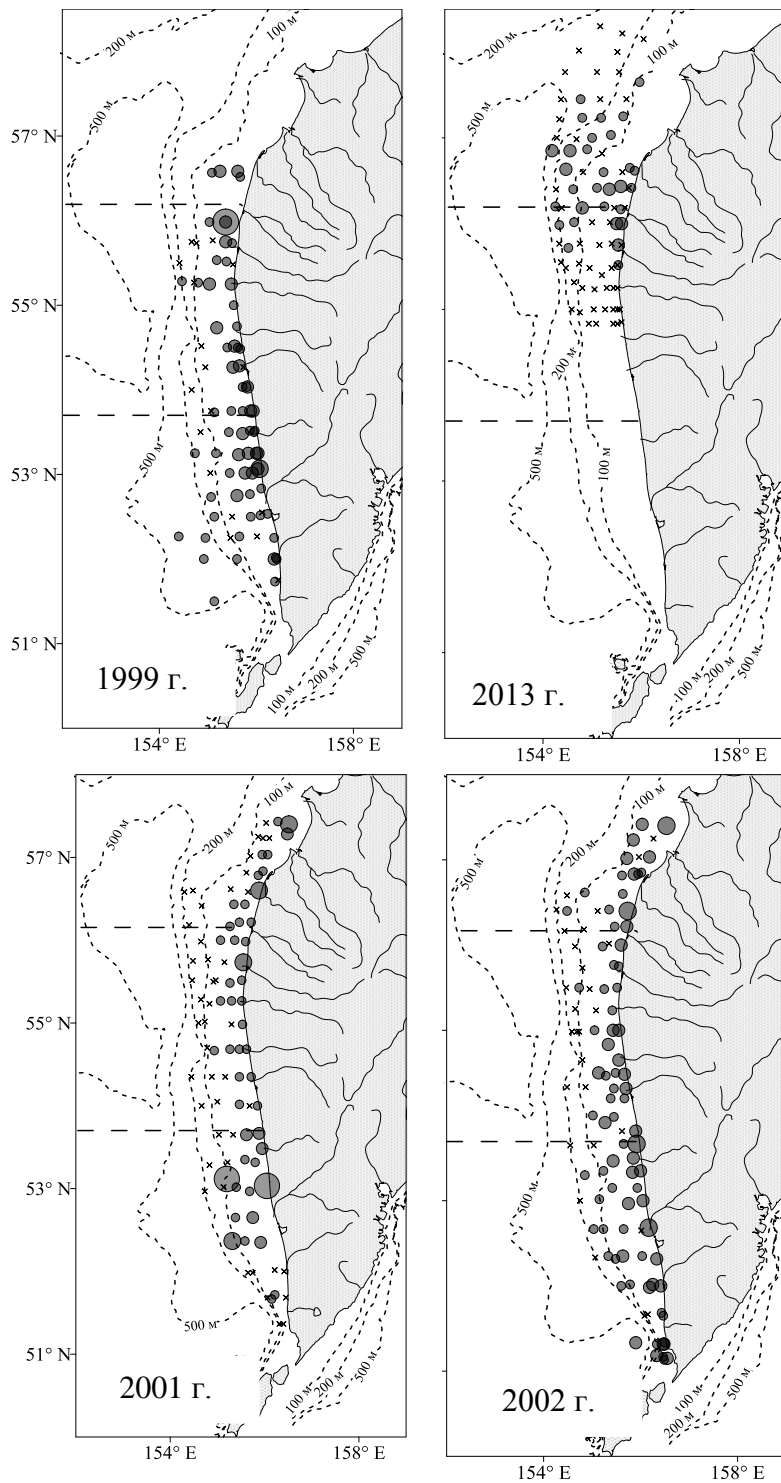


Рис. 5.6. Распределение личинок каридных креветок в восточной части Охотского моря во второй половине лета в 1999, 2001, 2002 и 2013 гг. Обозначения как на рис. 5.2

развития. В 1999 г. планктон ловили, в основном, над глубинами более 100 м, поэтому личинок было обнаружено в пробах намного меньше, чем в 2003 г.. В северной части были обнаружены личинки *P. eous*, *M. intermedia*, *N. communis*, *Eualus spp.*, *C. dalli*. В 1999 г до 40% общего количества составляли виды рода *Eualus* – до 20 экз./м² над 68 м (Рисунок 5.8).

5.1.4 Осеннее распределение личинок креветок

Осенние сборы были самыми малочисленными. Почти все личинки пойманы в темное время суток. Исключение составляют лишь два экземпляра *N. communis* пятой стадии зоза, пойманные 21 сентября в 15 часов. Известно, что личинки на последних стадиях держатся в придонных слоях пелагиали, и только ночью поднимаются к поверхности (Ouellet, Allard, 2006; Armstrong *et al.*, 1981; Criales and Mc Gowan, 1994). Малочисленность сборов в данный период связана также с тем, что сетка станций была более редкая, планктон ловили лишь в верхних слоях. Кроме того, осенью личиночное развитие большинства видов креветок уже завершено.

В сентябре основная масса личинок обнаружена над глубинами до 50 м. Над глубинами 50–100 м встречались лишь единичные экземпляры (Рисунок 5.7). В 1999 г. отмечены только старшие личинки, а в 2003 г. обнаружены все стадии. Все личинки, пойманные в сентябре, находились на последних стадиях

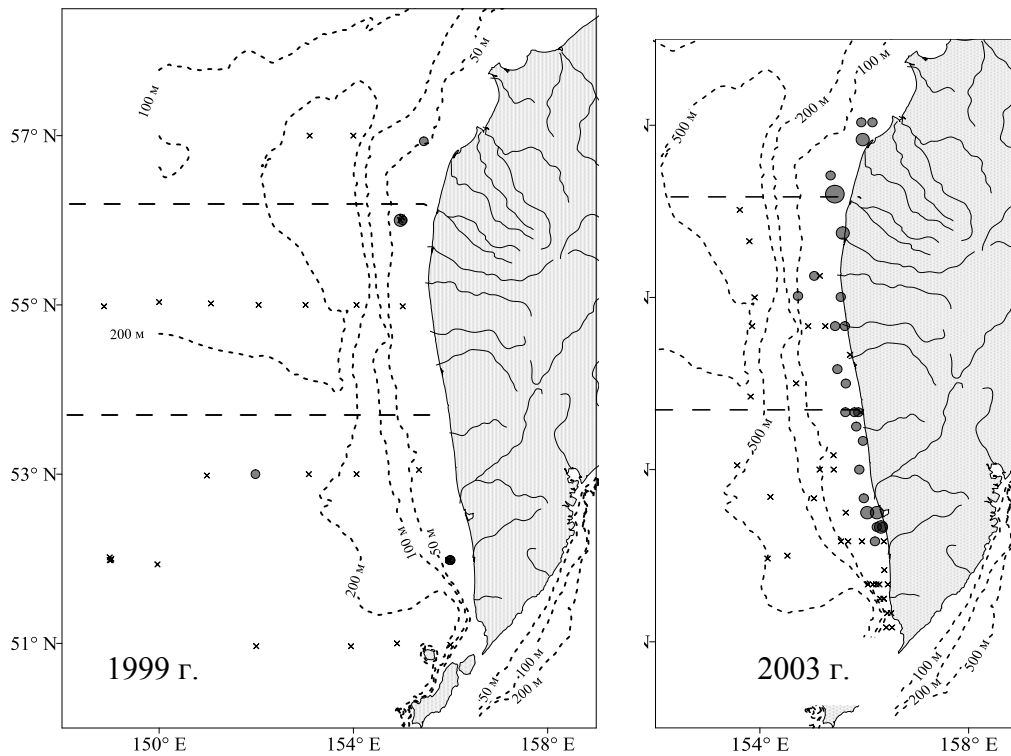


Рисунок 5.7. Распределение личинок каридных креветок в восточной части Охотского моря в сентябре 1999 и 2003 гг. Обозначения как на рисунке 5.2

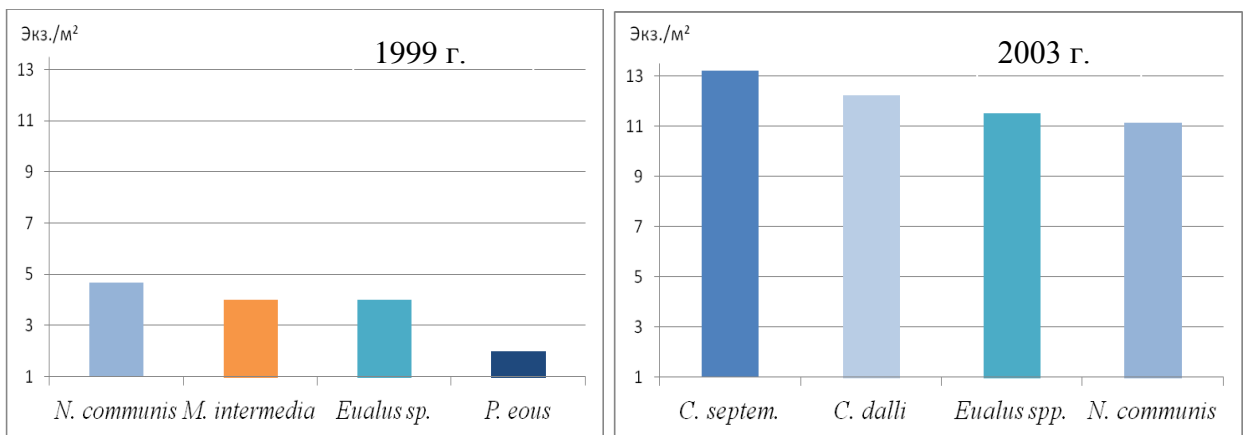


Рисунок 5.8. Средняя плотность личинок креветок (экз./м²) в восточной части Охотского моря в сентябре 1999 и 2003 гг.

В центральной части в 1999 г личинок не обнаружили. В 2003 г. на станции с глубиной 40 м отмечено скопление 124 экз./м², состоящее из личинок трех видов: *C. dalli*, *C. septemspinosa*, *N. communis*.

На юге доминировал в 1999 г. *C. dalli*. Личинки этого вида образовывали небольшие скопления до 46 экз./м² над минимальными глубинами. Отмечены все стадии развития. В 1999 г. пойманы лишь единичные экземпляры *C. septemspinosa* и *N. communis*.

5.1.5. Закономерности распределения отдельных видов

Поскольку в 2015 г. было поймано рекордное количество личинок, намного превышающее все остальные годы, показатели распределения для отдельных стадий приведено именно для этого года.

Pandalus eous

В наших пробах из восточной части Охотского моря были обнаружены личинки данного вида с I по VIII стадии зоэа. Декаподит пойман не был. Самые младшие зоэа пойманы в середине апреля в холодные годы и в начале апреля – в умеренные. Первые личинки северной креветки в теплые годы вылупляются, вероятно, еще в середине марта, т.к. в 2015 году в начале июня в пробах присутствовали личинки V стадии зоэа (до 34 экз./м²). Известно, что в среднем за 2 месяца при относительно низких температурах личинки *P. eous* линяют 4–5 раз (Pedersen *et al.*, 2002), следовательно, именно этот срок нужен был для достижения V стадии.

Личинки данного вида на первой стадии развития в весенних сборах отмечены дважды: в центральной и южной частях шельфа над глубиной 350 м. В июле-августе 1999 г. были пойманы личинки на второй-шестой стадиях развития. Зоэа II стадии присутствовали на двух станциях между 52° и 53° с.ш. над глубинами 150–200 м. Зоэа третьей и четвертой стадий отмечены в два раза чаще на тех же широтах, но несколько ближе к берегу. Наиболее массовыми были зоэа пятой и шестой стадий, которые встречались между 52°24' и 54°32' с.ш. на глубинах до 70 м, гораздо ближе к берегу. Максимальное количество личинок данного вида в апреле – 18 экз./м² (Таблица 5.3).

Таблица 5.3

Показатели распределения личинок *P. eous* в 1999–2016 гг. в восточной части Охотского моря

Сроки	Средняя численность, экз./м ²	Встречаемость, %	Максимальное скопление, экз./м ²	Глубина моря, м
Апрель 2001	3,0	2,9	4	350–800
Апрель 2002	7,6	27,8	18	95–405
Июнь-июль 2015	13,7	64,2	110	11–458
Июнь-июль 2016	10,0	71,8	68	
Июль-август 1999	5,4	18,2	14	15–300
Июль-август 2001	4,5	10,3	12	15–140
Июль-август 2002	0	—	—	—
Июль-август 2013	6,7	13,3	34	15–470
Сентябрь 1999	2,0	7,7	—	56
Сентябрь 2003	0	—	—	—

В первой половине лета личинок северной креветки было много в центральной и южной частях в теплый 2015 г., а в 2016 г. зоэа *P. eous* доминировали в южной и центральной частях. Младшие зоэа в 2015 г. встречались только до середины июня над глубинами 127–154 м. Не

менее половины всех личинок северной креветки в июне 2016 г. пойманы на III стадии зоэа. Основная часть обнаружена над глубинами 50–100 м. В северной части большую часть составляли зоэа IV стадии, т.к. там пробы собирали позже. Старшие личинки на севере отмечены над глубинами до 464 м, в центральной части – до 120 м.

Во второй половине лета личинки северной креветки доминировали по численности в южной части над глубинами 31–250 м. Зоэа III–V стадий отмечены над глубинами 30–120 м. Над большими глубинами в холодные годы в июле-августе личинки *P. eous* отмечены только на юге. Старшие личинки отмечены в южной части над меньшими глубинами – на станциях с глубиной не более 60 м. Средняя численность в 1999 г. составила 5,8 экз./м². В июле 2013 г. практически все личинки данного вида были на IV–VII стадиях. В начале августа больше всего поймано личинок на VII стадии. В июле-августе личинки северной креветки отмечены над всеми глубинами, но в северной части их много над глубинами 70–100 м, но отдельные экземпляры обнаружены на станциях с глубинами более 200 м. Уже начиная с VI стадии зоэа, личинки мигрируют в районы с глубиной 50–60 м, и там оседают.

В 2015 г. в наших пробах отмечены зоэа I–V стадии (Таблица 5.4). Зоэа *P. eous* были пойманы на 99 станциях (64,2% от всех проб, в которых присутствовали пандалиды). Всего было поймано 773 экземпляра. Зоэа этого вида встречались вдоль всего западно-камчатского шельфа (Рисунок 5.9, 5.10). Зоэа первой и второй стадий единично присутствовали в центральной части шельфа над глубинами до 247 м.

Таблица 5.4

Показатели распределения отдельных стадий личинок *P. eous* в июне-июле 2015 г.

Стадия зоэа	Максимальная численность, экз./м ²	Средняя численность, экз./м ²	Общее кол-во, экз.	Глубина моря, м
I	2	2	3	51–148
II	8	3,2	35	31–247
III	76	13,6	518	14–256
IV	52	7,2	209	14–199
V	8	4	8	78–312

В большом количестве отмечены личинки III–IV стадии зоэа. Максимальная численность – 76 экз./м². Зоэа пятой стадии пойманы в центральной части шельфа над глубинами 78–312 м. Во второй половине лета 2001 г. личинки *P. eous* присутствовали в пробах несколько реже, чем в 1999 г, они отмечены всего в 10 % от общего количества обработанных проб.

Массовыми были личинки третьей и четвертой стадий зоэа. Самые младшие и самые старшие личинки не обнаружены. Личинки третьей стадии пойманы в южной части шельфа – от 51 до 53°30' с.ш. над глубинами до 100 м и на одной северной станции. Личинки четвертой

стадии отмечены до $54^{\circ}32'$ с.ш. над глубинами до 60 м. Личинки пятой стадии присутствовали на одной станции.

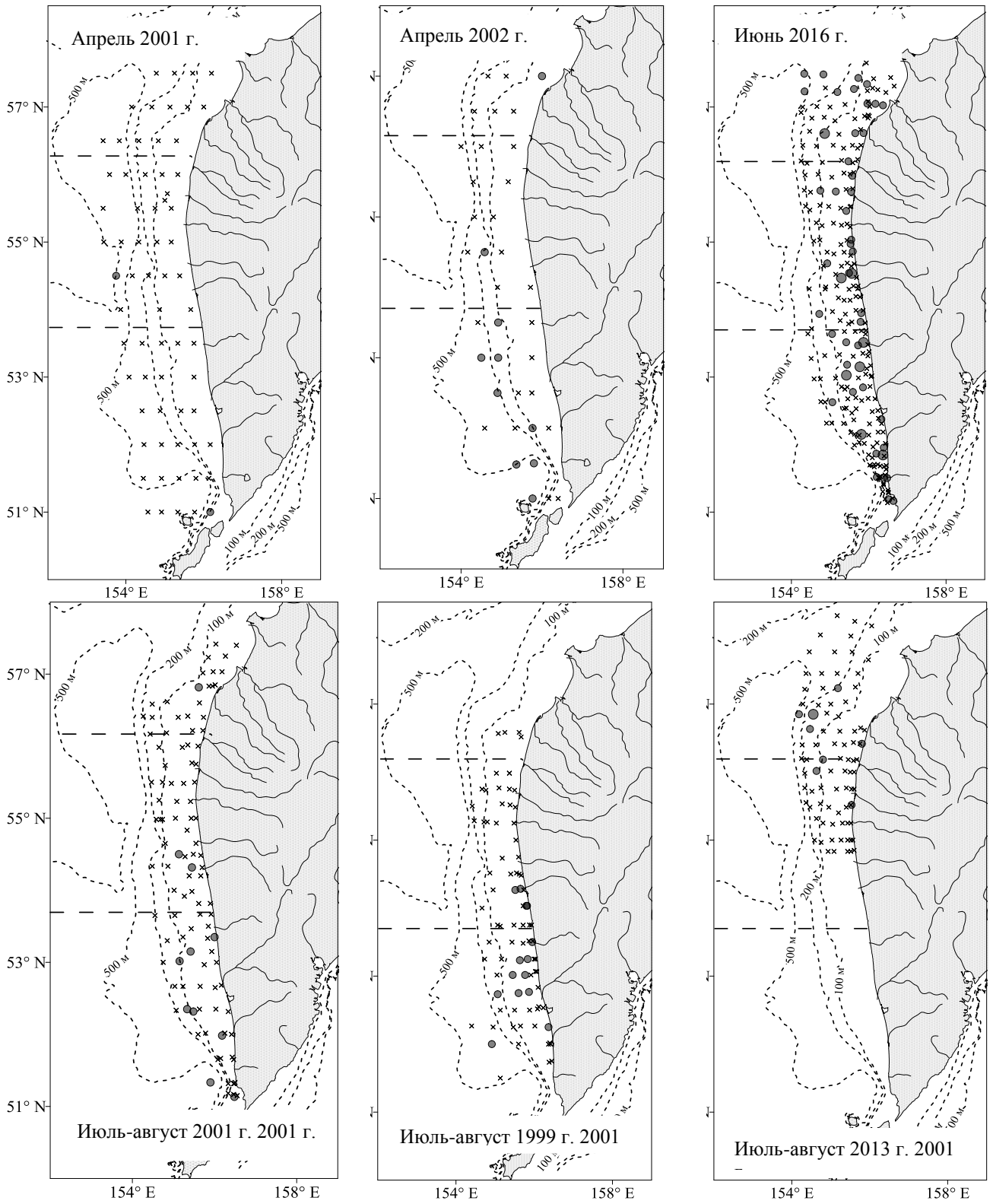


Рис. 5.9. Распределение личинок северной креветки *P. eous* в восточной части Охотского моря в разные сезоны 1999-2016 гг. Обозначения как на рисунке 5.2

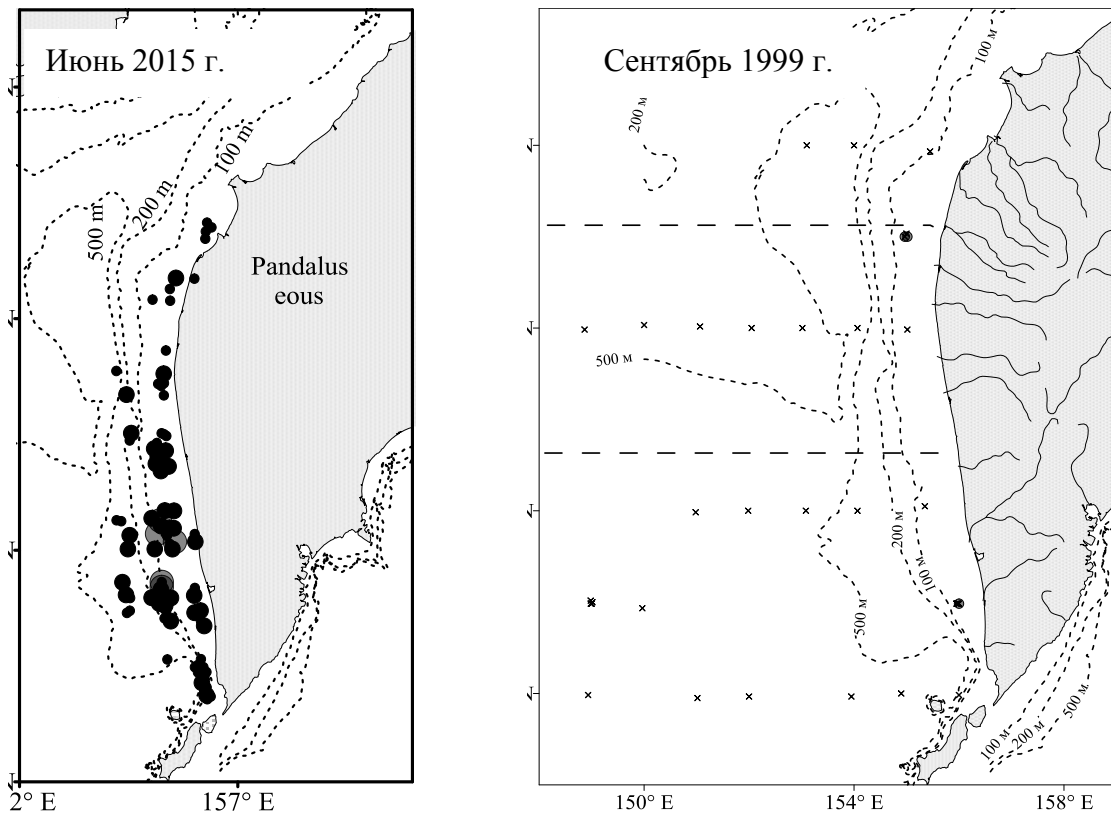


Рисунок 5.10. Распределение личинок северной креветки *P. eous* в восточной части Охотского моря в сентябре 1999 и июне 2015 гг. Обозначения как на рисунке 5.2

Pandalus goniurus

Весной была поймана единственная личинка I стадии в центральной части шельфа над глубинами около 500 м. В июле-августе 1999 г. в пробах присутствовали зоэа всех стадий. Личинки I–III стадий встречались единично на трех южных станциях. Зоэа IV–VI стадий отмечены вдоль всего шельфа на небольших глубинах. Их максимальная плотность составляла 12 экз./м². Летом 2001 г. личинки попадали в пробы значительно чаще, чем в 1999 г. Они отмечены почти в 34% всех проб и были более многочисленными, чем личинки *P. eous*. Преобладали личинки четвертой и пятой стадий развития, которые отмечены вдоль всего шельфа на глубинах до 100 м. Максимальная плотность – 20 экз./м² (Таблица 5.5).

По численности личинки *P. goniurus* доминировали в 2015 г. над глубинами 51–200 м во всех районах в июне и июле, а в июле 2001 – только в южной части района исследования. В июне 2016 г. данный вид доминировал в креветочном меропланктоне в северном районе. В пробах с апреля по август отмечены все стадии зоэа, но ни разу не был пойман декаподит. Первые личинки угловостой креветки в холодные годы появляются в конце апреля, а в теплые – в начале апреля. Период вылупления растянут на 3–4 месяца (в августе 2013 г. еще встречались младшие зоэа).

Показатели распределения личинок *P. goniurus* в 1999–2016 гг. в восточной части
Охотского моря

Сроки	Средняя численность, экз./м ²	Встречаемость, (% проб)	Максимальное скопление, экз./м ²	Глубина моря, м
Апрель 2001	2,0	1,4	2	550
Апрель 2002	0	—	—	—
Июнь-июль 2015	26,5	63,7	316	17–150
Июнь-июль 2016	22,6	38	146	40–176
Июль-август 1999	4,5	19,5	12	30–120
Июль-август 2001	5,5	32,7	20	15–150
Июль-август 2002	0	—	—	—
Июль-август 2013	6,4	41,7	20	15–470
Сентябрь 1999	0	—	—	—
Сентябрь-октябрь 2003	0	—	—	—

В северной части западнокамчатского шельфа личинки углохвостой креветки в апреле не были пойманы. Они были отмечены единично лишь в центральной части в апреле 2001 г. над глубиной 550 м (Рисунок 5.11). В сентябре их не поймали ни разу. Массово личинки данного вида присутствовали в пробах только летом.

В июне-июле 2015 г. зоа *P. goniurus* были обнаружены в 63,7% от всех проб, в которых присутствовали пандалиды. Личинки этого вида отмечены в большом количестве вдоль всего западнокамчатского шельфа над глубинами 14–430 м. В наших пробах присутствовали все шесть стадий зоа (Таблица 5.6). Первая стадия зоа отмечена над глубинами 14–80 м, на трех северных станциях. Вторая, третья и четвертая стадии отмечена вдоль всего шельфа над глубинами 14–430 м в количестве до 106 экз./м². Зоа V стадии пойманы вдоль всего шельфа над глубинами 15–267 м, наибольшее скопление отмечено в северной части района. Зоа VI стадии поймана в северной части. В июне 2016 г. развитие данного вида несколько задерживалось по сравнению с предыдущим годом. Во второй половине июня была обнаружена только IV стадия.

Во второй половине лета на самых малых и самых больших глубинах личинки углохвостой креветки встречались только на юге. Основная масса личинок в июле-августе находилась на IV–V стадиях. Большая плотность отмечена на юге. Последняя VI стадия зоа поймана в основном над глубинами 15–20 м. В 2013 г. зоа *P. goniurus* доминировали в центральной части шельфа (в надшельфовых водах) в северной и центральной частях. Основная масса IV стадии в 2013 г была обнаружена на севере над большими глубинами. Последние стадии зоа присутствовали над глубинами 24–175 м.

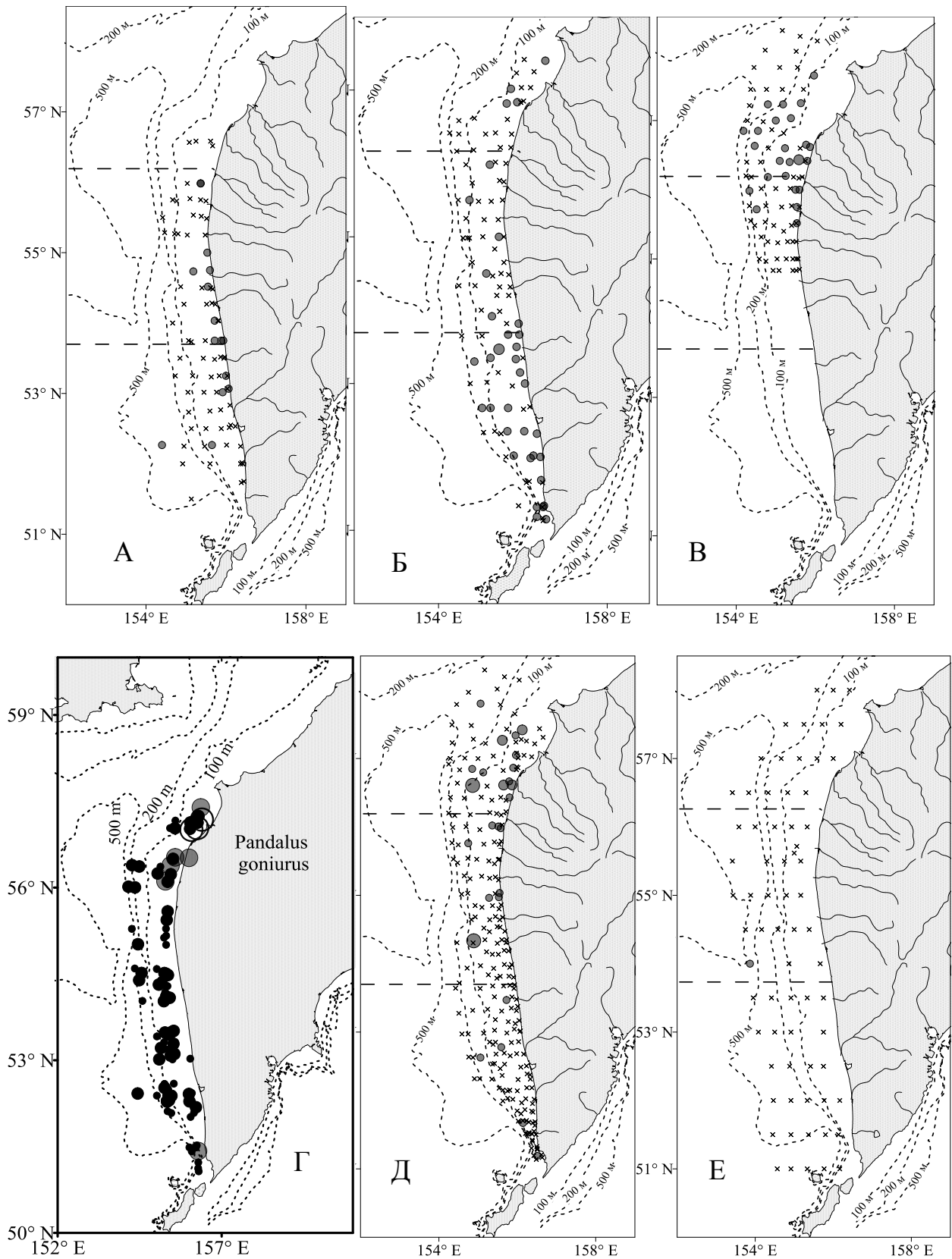


Рисунок 5.11. Распределение личинок углохвостой креветки *P. goniurus* в восточной части Охотского моря в летний период: А – июль-август 1999 г., Б – июль-август 2001 г., В – июль-август 2013 г., Г – июнь-июль 2015 г., Д – июнь 2016 г., Е – в апреле 2001 г. Обозначения: А-В, Д, Е как на рисунке 5.2, Г – как на рисунке 5.3

Показатели распределения отдельных стадий личинок *P. goniurus* в 2015 г.

Стадия зоза	Максимальная численность, экз./м ²	Средняя численность, экз./м ²	Общее кол-во, экз.	Глубина, м
I	2	2,0	4	14–80
II	4	1,6	15	17–253
III	18	3,7	131	14–430
IV	106	9,1	315	14–430
V	58	7,8	126	15–267
VI	6	2,5	15	14–180

Pandalus tridens

В восточной части Охотского моря с июня по июль обнаружены зоза *P. tridens* только I и II стадий (Таблица 5.7). Эти личинки были пойманы только в южной части над глубинами 31 – 80 м не более 8 экз./м² (Рисунок 5.12). В начале июля 2016 г. пойманы личинки только II стадии, в 2015 они отмечены до 13 июля на 14 станциях над глубинами 31–69 м. Вероятно, эти личинки были занесены течениями из Тихого океана или из южной части Охотского моря.

Таблица 5.7

Показатели распределения личинок *P. tridens* в 1999–2016 гг. в восточной части Охотского моря

Сроки	Средняя численность, экз./м ²	Встречаемость, %	Максимальное скопление, экз./м ²	Глубина моря, м
Апрель 2001	0	—	—	—
Апрель 2002	0	—	—	—
Июнь-июль 2015	3,1	13,0	8	76–86
Июнь-июль 2016	2,0	1,4	—	75–80
Июль-август 1999	0	—	—	—
Июль-август 2001	0	—	—	—
Июль-август 2002	0	—	—	—
Июль-август 2013	0	—	—	—
Сентябрь 1999	0	—	—	—
Сентябрь 2003	0	—	—	—

Более старших личинок *P. tridens* в районе западнокамчатского шельфа не поймали ни разу. Можно предположить, что в восточной части Охотского моря зоза данного вида не находят подходящих условий для развития и погибают в середине лета. Взрослые креветки *P. tridens* в данном районе не встречаются. Считается, что данный вид обитает только в Беринговом море (Слизкин, 2006).

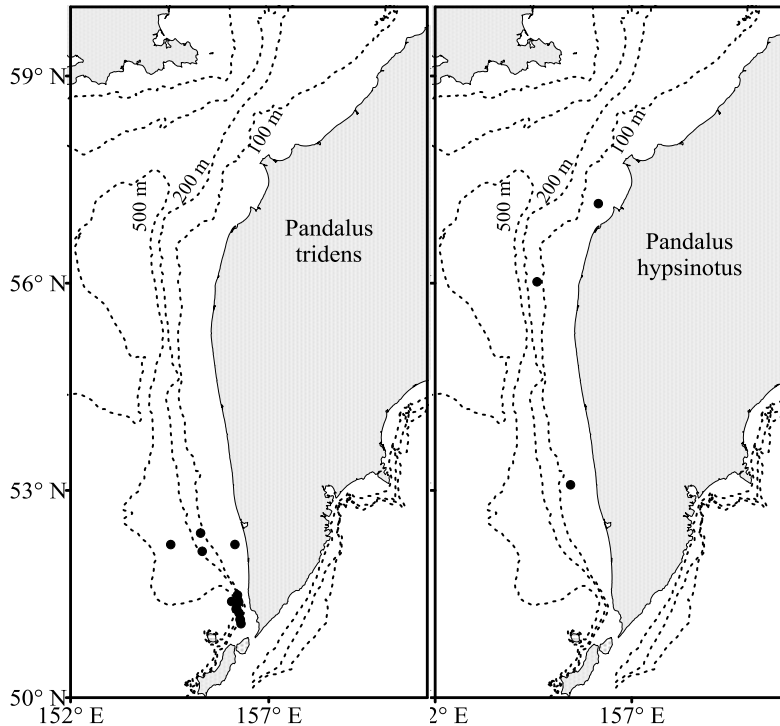


Рисунок 5.12. Распределение личинок *Pandalus tridens* и *P. hypsinotus* в восточной части Охотского моря в июне-июле 2015 г. Обозначения как на рисунке 5.3

Pandalus hypsinotus

Личинки гребенчатой креветки проходят в своем развитии 5 стадий зоэа и 2 декаподитных (Haynes, 1976). В районе западнокамчатского шельфа в пробы попадают личинки только последней, V стадии зоэа. Они были обнаружены в 2015 г. на юге и в центральной части и на севере в конце июня-середине июля на станциях с глубинами 26–84 м. В июне 2016 г. эта же стадия была отмечена на одной станции с глубиной 106 м в северной части района. Если предположить, что

межлиночный период у этого вида такой же, как у других пандалид, то младшие личинки *P. hypsinotus* в южной части должны появиться еще в середине апреля.

Известно, что данный вид является прибрежным. Взрослые особи живут среди зарослей макрофитов (Соколов, 2000; Марин, 2013). Предположительно, вылупление личинок происходит на глубинах менее 100 м. В 2002 в апреле пробы брали над большими глубинами. 2001 г., в котором в апреле было немало мелководных станций, был экстремально холодным, (Лучин, 2016), вылупление у всех видов задерживалось. Поэтому зоэа *P. hypsinotus* не отмечены в весенних пробах. В мае планктон в данном районе не собирали. Возможно, летом личинки обитают над малыми глубинами, на которых собирали очень мало проб, поэтому более младшие стадии зоэа и декаподиты не были обнаружены.

Eualus spp.

В прикамчатских водах обитает не менее 9 видов рода *Eualus* (Слизкин, 2006; Марин, 2013). Личинки большинства из них не описаны. Личинки, относящиеся к роду *Eualus*, в 2015 г. были пойманы на 97 станциях (63,0% от всех проб, в которых присутствовали ториды). Зоэа этого рода отмечены вдоль всего западнокамчатского шельфа.

В пробах обнаружены почти все стадии зоеа рода *Eualus*, кроме самых старших. Весной личинки *Eualus spp.* отмечены над глубинами более 300 м (Рисунок 5.13), а летом и осенью – над глубинами до 110 м (Рисунок 5.14). Для рода *Eualus* обнаружены все стадии зоеа. Личинки

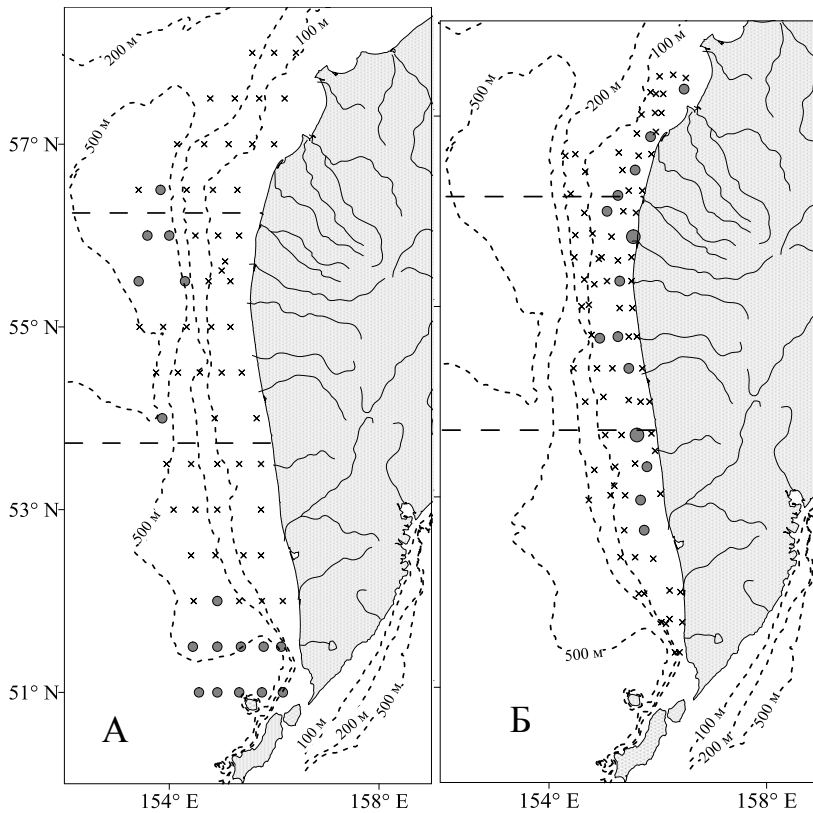


Рисунок 5.13. Распределение личинок видов рода *Eualus* в восточной части Охотского моря в апреле 2001 (А) и 2002 (Б) гг. Обозначения как на рисунке 5.2

первой и второй стадии зоеа пойманы в северной и центральной части шельфа. Преобладали зоеа, находящиеся на третьей и четвертой стадиях, над глубинами 15–430 м. Максимальная численность – 450 экз./м². Самые старшие личинки пойманы в северной и центральной части шельфа. В апреле 2001 г. наибольшие скопления были отмечены в южной части шельфа над глубинами более 200 м, где их плотность достигала 8 экз./м². Все личинки были на I–II стадиях развития (Таблица 5.8).

Таблица 5.8

Показатели распределения личинок *Eualus spp.* в 1999–2016 гг. в восточной части Охотского моря

Сроки	Средняя численность, экз./м ²	Встречаемость, %	Максимальное скопление, экз./м ²	Глубина моря, м
Апрель 2001	5,5	24,6	16	300–850
Апрель 2002	4,0	11,1	8	103–630
Июнь-июль 2015	34,1	63,0	842	19–742
Июнь-июль 2016	3,4	25,4	10	45–359
Июль-август 1999	5,3	44,2	26	15–120
Июль-август 2001	23,3	40,2	400	15–200
Июль-август 2002	9,6	15,2	64	25–90
Июль-август 2013	4,5	26,7	12	15–470
Сентябрь 1999	4,0	10,3	6	58–110
Сентябрь 2003	11,5	8,0	36	20–50

В теплый 2015 г. в начале июня в пробах отмечены старшие личинки VI–VII стадий зоэа. Основная же масса в июне-июле находилась на II–IV стадиях (Таблица 5.9). Самые старшие личинки пойманы на станциях с глубиной 36–50 м.

Таблица 5.9

Показатели распределения отдельных стадий личинок рода *Eualus* в 2015 г.

Стадия зоэа	Максимальная численность, экз./м ²	Средняя численность, экз./м ²	Общее кол-во, экз.	Глубина моря, м
I	4	2,4	6	15–80
II	8	3,0	27	20–253
III	116	12,3	450	15–430
IV	100	9,0	220	15–430
V	20	6,7	57	21–199
VI	8	2,9	10	14–58

В июне 2016 г. старших личинок еще не было, они отмечены только в начале июля. В 2001 г в июле-августе младшие личинки были пойманы исключительно над глубинами менее 100 м. Это были очень мелкие личинки, скорее всего, *E. macilentus*. Данный вид в 2016 г. образовывал скопления до 400 экз./м².

В июле-августе 1999 г. в собранном материале представители рода *Eualus* присутствовали часто (42% проб) и были многочисленными (до 26 экз./м²). Личинки были распределены относительно равномерно вдоль всего побережья Западной Камчатки. Над глубинами до 60 м присутствовали личинки всех возрастных стадий. Немногочисленные зоэа I–II стадий были пойманы над глубинами 150–180 м, а более старшие личинки – ближе к берегу над меньшими глубинами. В этот же период 2001 г. в 41% проб отмечены личинки *Eualus spp.* на всех стадиях развития. Они были не так сильно приурочены к берегу и к малым глубинам, как виды из сем. Crangonidae, и отмечены преимущественно на глубинах до 100 м. Лишь одна личинка первой стадии развития была поймана над глубиной 154 м. Зоэа этого рода обнаружены, главным образом, южнее 55°20' с.ш. Численность личинок рода *Eualus* в 2001 г. обычно не превышала 20–38 экз./м². Найдено только одно скопление – 400 экз./м². Зоэа пятой стадии встречались редко, не более 22 экз./м².

Осенью 2003 г. зоэа *Eualus spp.* I–VI стадий отмечены в основном на севере над глубинами 68–110 м. На одной станции плотность составляла не более 36 экз./м². Вероятно, на юге к этому времени виды рода *Eualus* уже закончили свое развитие, а на севере – еще не успели. Но они могли быть занесены сюда течением. В сентябре 1999 г. в планктоне присутствовали все стадии зоэа *Eualus spp.* В сентябре на севере и на юге района дважды были пойманы личинки *Eualus sp.*, находившиеся на последней стадии зоэа.

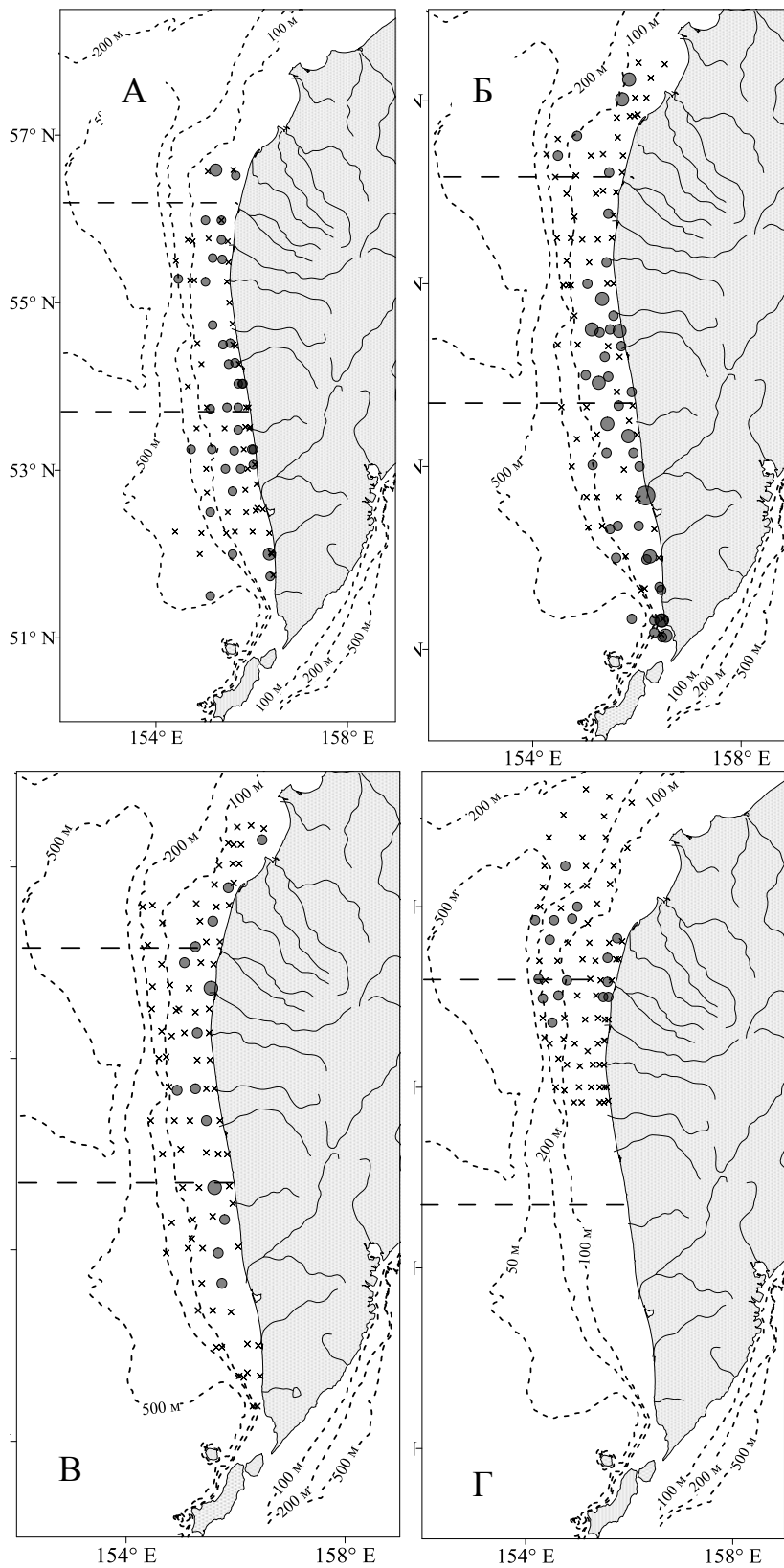


Рисунок 5.14. Распределение личинок различных видов рода *Eualus* на шельфе Западной Камчатки в июле-августе 1999 (А), 2001 (Б), 2002 (В) и 2013 (Г) гг. Обозначения как на рисунке 5.2

phippii, *Sp. spinus* (Sowerby, 1805). Точное количество стадий для большинства видов неизвестно (предположительно, 6 стадий зоэа).

Личинки *Eualus fabricii*

II–IV стадий зоэа были сосредоточены в центральной и южной частях шельфа. Зоэа II стадии отмечены на двух станциях, над глубинами 58–75,5 м. Зоэа III стадии были обнаружены в центральной и южной части шельфа над глубинами 28–99 м, а в северной части – над глубинами до 305 м. Зоэа IV стадии были отмечены на юге над глубинами 30–75 м.

Зоэа *Eualus belcheri* II–III стадий были обнаружены в южной части шельфа. Личинка II стадии зоэа поймана на одной станции, над глубиной 31 м. Третья стадия присутствовала на двух станциях над глубинами 31–79 м.

Spirontocaris spp.

Для прикамчатских вод известно 10 видов креветок из рода *Spirontocaris* (Слизкин, 2006; Марин, 2013). Определить видовую принадлежность этих личинок весьма затруднительно, поскольку к настоящему времени описаны лишь отдельные стадии *S. arcuata* Rathbun, 1902, *S. intermedia* Makarov & Kobjakova, 1936, *S. murdochi* Rathbun, 1902, *S. ochotensis* (Brandt, 1851), *S.*

В июне 2015 г. личинки рода *Spirontocaris* доминировали по численности в северной части над глубинами до 100 м. В 2016 г. их было мало, и отмечены они в основном на юге и на севере над глубинами 60–80 м. массовыми были зоэа III стадии. В северной части личинки этого рода обнаружены на глубинах до 305 м, а на юге – только над малыми глубинами (Таблица 5.10, 5.11). Распределение личинок креветок родов *Spirontocaris* и *Eualus* семейства Thoridae на шельфе Западной камчатки в летний период показано на рисунках 5.15 и 5.16.

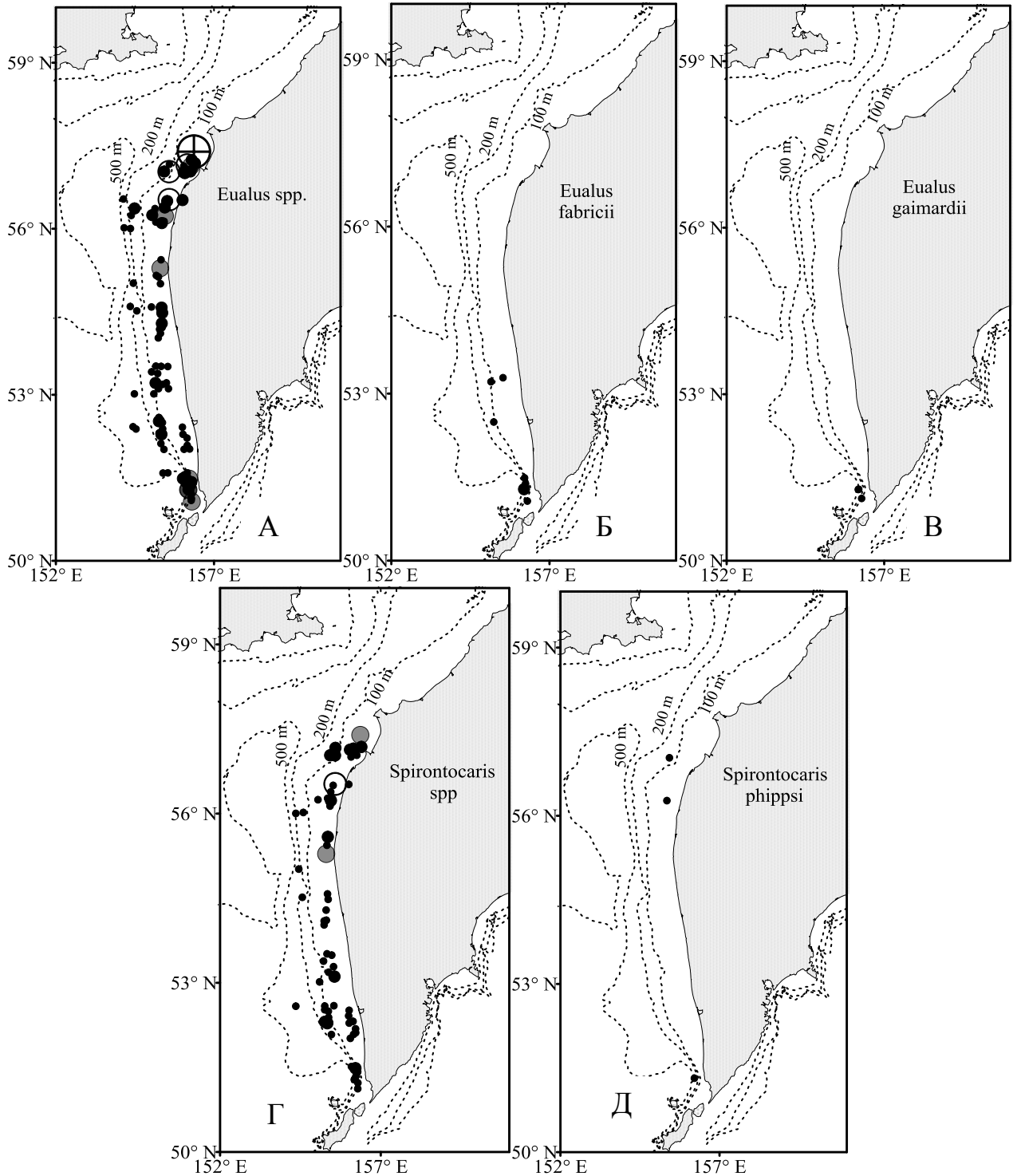


Рисунок 5.15. Распределение личинок креветок семейства Thoridae в восточной части Охотского моря летом 2015 г. Обозначения как на рис. 5.3

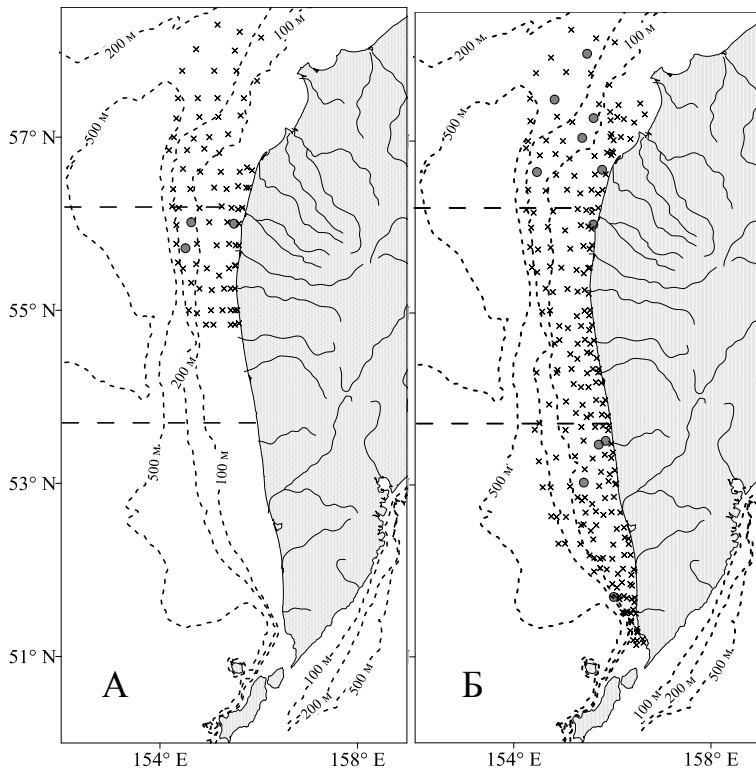


Рисунок 5.16. Распределение личинок креветок *рода Spirontocaris* в восточной части Охотского моря летом 2013 (А) и 2016 (Б) гг. Обозначения как на рисунке 5.2

в северной – к началу июля над глубинами 19–54 м. Основная масса личинок еще была на IV стадии. В холодные годы личинки этого рода в пробах отсутствовали.

Личинки данного рода были пойманы в июне 2015 г. вдоль всего Западнокамчатского шельфа. Обнаружены II–VI стадии зоа. Зоа второй стадии обнаружены в центральной части побережья над глубинами 62–79 м. Зоа третьей и четвертой стадии отмечены вдоль всего побережья над глубинами до 125 м. Максимальная численность – 182 экз./м². Наибольшее скопление зоа V–VI стадии отмечено в северной и центральной частях района исследования в начале июня над глубинами 19–54 м. Последняя стадия зоа поймана впервые 12 июня над глубиной 120 м в южной части, а

Таблица 5.10

Показатели распределения личинок *Spirontocaris spp.* в 1999–2016 гг. в восточной части Охотского моря

Сроки	Средняя численность, экз./м ²	Встречаемость, %	Максимальное скопление, экз./м ²	Глубина моря, м
Апрель 2001	0	—	—	—
Апрель 2002	0	—	—	—
Июнь-июль 2015	11,9	43,6	214	19–120
Июнь-июль 2016	4,6	15,5	10	50–200
Июль-август 1999	0	—	—	—
Июль-август 2001	0	—	—	—
Июль-август 2002	6,0	1,1	6	25
Июль-август 2013	2,0	5,1	—	28–179
Сентябрь 1999	0	—	—	—
Сентябрь 2003	0	—	—	—

Зоа *S. phippsi* пойманы на трех станциях в северной части шельфа над глубинами 32–100 м. В пробах отмечена только V стадия. Численность достигала не более 8 экз./м².

Показатели распределения отдельных стадий личинок рода *Spirontocaris* в 2015 г.

Стадия зоза	Максимальная численность, экз./м ²	Средняя численность, экз./м ²	Общее кол-во, экз.	Глубина моря, м
II	6	3,0	6	62–79
III	26	4,7	83	21–125
IV	182	14,6	233	15–100
V–VI	23	9,6	34	21–80

Lebbeus armatus

Ранее считалось, что в Тихом океане обитает вид *L. groenlandicus*, но позднее выяснилось, что это *L. armatus* – самостоятельный вид, обитающий в Тихом океане, а *L. groenlandicus* распространен в Атлантическом океане (Komai, 2015). 29.06.2016 поймали всего 1 старшую личинку *L. armatus* на станции с глубиной 359 м в северной части района исследования. Данный вид проходит 2 стадии зоза и 1 декаподитную (Haynes, 1981). Развитие идет ускоренными темпами по сравнению с другими видами. Поэтому младшие личинки в восточной части Охотского моря в сроки взятия проб не отмечены.

Birulia sp.

В пробах личинки необычного строения, отнесенные нами к роду *Birulia*, отмечены всего 7 раз. Было поймано 9 экземпляров II и IV стадии зоза в период с 20 июня по 7 июля. Большая часть из них обнаружена в центральной части на станциях с глубиной 15–37 м, 2 раза встретились на севере и 1 раз – на юге. Младшие личинки обнаружены над глубинами 27–125 м, старшие – над меньшими глубинами. Биология этого вида не изучена. Р.Р. Макаров (1968) относил этих личинок к видам с укороченным развитием, поскольку не ловил старших зоза, которые нам попадались чаще, чем II зоза.

Под *Argis*.

В районе западнокамчатского шельфа обитают пять видов рода *Argis*. Личинки креветок из этого рода в планктонных пробах присутствуют единично в течение короткого промежутка времени, т.к. данная группа имеет укороченное развитие (Squires, 1993; Sedova and Grigorev, 2018). В пробах из восточной части Охотского моря обнаружено только 4 вида. Они встречаются в малом количестве над глубинами до 100 м (Рисунок 5.17). В начале июня обнаружены зоза только одного вида – *A. crassa*. В конце июня пойманы личинки *A. ovifer* и *A. lar*. Зоза *A. dentata* отмечены в середине июня. В начале июля в пробах присутствовали только зоза *A. lar*. В начале августа отмечены *A. ovifer* и *A. lar*.

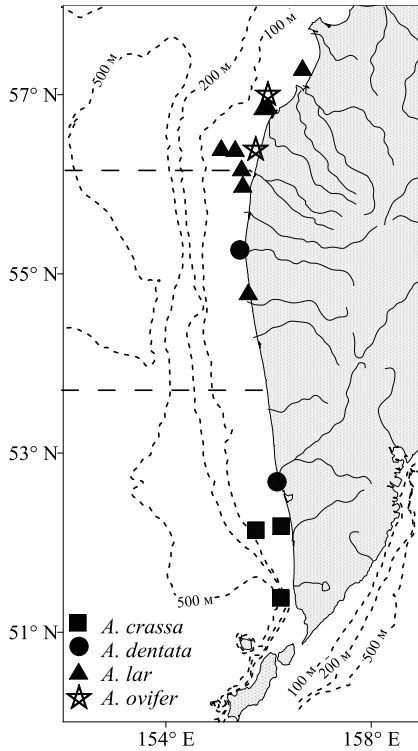


Рисунок 5.17. Места поимок личинок рода *Argis* в прикамчатских водах летом 2015 и 2016 гг.

A. crassa. В южной части над глубинами 41–80 м обнаружены младшие личинки этого вида в начале июня 2016 г. Старших поймали в эти же сроки в том же районе в 2015 г. над глубиной 52 м.

A. dentata. Обнаружили только одну личинку II стадии 18.06.2016 в центральной части на станции с глубиной 25 м.

A. lar. Наиболее многочисленный вид данного рода. Он обитает, по данным Р.Р. Макарова (1966) вдоль всего побережья Западной Камчатки. В наших пробах отмечены только зоа II–III стадий в северной части и на севере центральной части района. Возможно, в южной части данный вид к этому времени уже закончил свое развитие и выпал из меропланктона. Личинки *A. lar* отмечены над глубинами 28–101 м с 23 июня по 6 августа.

A. ovifer. Младшие личинки не отмечены. Старшие пойманы на станциях с глубиной 48–53 м с 23 июня по 6 августа на самом севере центральной части.

Crangon septemspinosus. В весенних сборах личинки этого вида отсутствуют. В июле-августе 1999 г. зоа *C. septemspinosus* были пойманы на 9 станциях в северной и центральной частях шельфа. Максимальная плотность достигала 52 экз./м². Почти все личинки (за исключением одной) пойманы недалеко от берега над глубинами до 50 м. Преобладали личинки, находящиеся на третьей стадии зоа. Зоа пятой стадии отмечены реже (отмечены всего в двух пробах).

В первой половине лета 2015 и 2016 гг. личинки данного вида обнаружены не были, т.е. было очень мало мелководных станций. Во второй половине лета личинки *C. septemspinosus* обнаружены в южном и центральном районе. Численность их достигала 34 экз./м² в центральной части шельфа. Основная масса личинок была сосредоточена между 53 и 56° с.ш. В пробах преобладали личинки третьей и четвертой стадии зоа, они были отмечены на пяти и шести станциях, соответственно. Самые старшие личинки были пойманы на одной станции в центральной части шельфа (54°30' с.ш.). Почти все личинки отмечены над глубинами менее 40 м.

В июле-августе 2002 г. зоа *C. septemspinosus* обнаружены между 56 и 58° с.ш. в прибрежной части (Таблица 5.12, Рисунок 5.18).

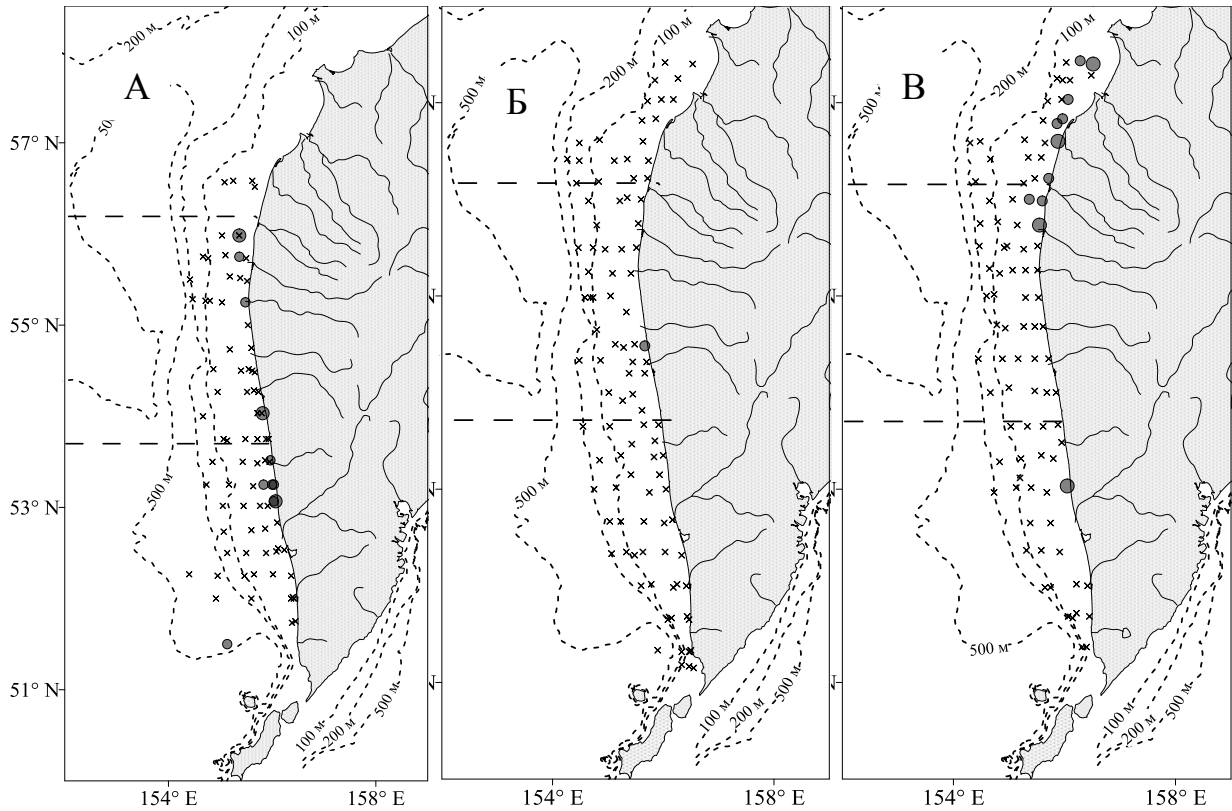


Рисунок 5.18. Распределение личинок креветок *C. septemspinosa* в восточной части Охотского моря в июле-августе 1999 (А), 2001 (Б) и 2002 (В) гг. Обозначения как на рисунке 5.2

Таблица 5.12

Показатели распределения личинок *C. septemspinosa* в 1999–2016 гг. в восточной части Охотского моря

Сроки	Средняя численность, экз./м ²	Встречаемость, %	Максимальное скопление, экз./м ²	Глубина моря, м
Апрель 2001	0	—	—	—
Апрель 2002	0	—	—	—
Июнь-июль 2015	0	—	—	—
Июнь-июль 2016	0	—	—	—
Июль-август 1999	13,8	14,3	52	15–50
Июль-август 2001	7,1	8,4	34	15–64
Июль-август 2002	21,1	12,0	78	15–20
Июль-август 2013	0	—	—	—
Сентябрь 1999	0	—	—	—
Сентябрь 2003	13,2	10,0	34	15–20

В сентябре 2003 г. личинки *C. septemspinosa* II–V стадий обнаружены, в основном, в центральной части, образуя небольшие скопления (до 34 экз./м²) на малых глубинах. Самые младшие личинки отмечены в пробах до 17 сентября над глубиной 40 м. Зоэа V стадии пойманы в начале сентября на севере. В сентябре 1999 г. и во второй половине лета в 2013 и 2014 гг. личинки этого вида отсутствовали в пробах, поскольку не было мелководных станций.

Crangon dalli. В апреле личинки этого вида в пробах обнаружены не были. Первые личинки пойманы только в июне. Все стадии развития встречались до конца сентября. Основная масса личинок этого вида обнаружена в середине лета над глубинами 15–99 м. Отмечены мощные скопления младших личинок – до 1118 экз./м² (Таблица 5.13).

Таблица 5.13

Показатели распределения личинок *C. dalli* в 1999–2016 гг. в восточной части Охотского моря

Сроки	Средняя численность, экз./м ²	Частота встречаемости, %	Максимальное скопление, экз./м ²	Глубина моря, м
Апрель 2001	0	—	—	—
Апрель 2002	0	—	—	—
Июнь-июль 2015	14,4	6,5	1118	15–99
Июнь-июль 2016	2,0	1,4	—	30
Июль-август 1999	10,1	35,1	72	15–60
Июль-август 2001	20,5	20,6	200	15–50
Июль-август 2002	45,2	19,6	216	15–40
Июль-август 2013	0	—	—	—
Сентябрь 1999	0	—	—	—
Сентябрь 2003	12,2	36,0	46	40–120

В первой половине лета 2015 г. в наших пробах отмечены зоэа *C. dalli* I–IV стадии. Основная масса личинок данного вида была сосредоточена в южной части шельфа над глубинами менее 100 м (Рисунок 5.19).

Максимальная численность самых младших зоэа – 110 экз./м². Вторая стадия зоэа отмечена, главным образом, в южной части шельфа над глубинами 15–83 м. Третья и четвертая стадии были пойманы на юге. В начале июня уже массово встречалась III стадия. Четвертая стадия зоэа появилась в пробах 9 июня над глубиной 31 м (Таблица 5.14).

Таблица 5.14

Показатели распределения отдельных стадий личинок *C. dalli* в 2015 г.

Стадия зоэа	Максимальная численность, экз./м ²	Средняя численность, экз./м ²	Общее кол-во, экз.	Глубина, м
I	110	56	56	58–83
II	18	6	12	15–83
III	10	4	12	28–171
IV	10	5,5	11	30–90

В июне 2016 г зоэа I стадии обнаружена всего на одной станции с глубиной 30 м в южной части. Это не значит, что в этот год личинки отсутствовали в планктоне. В 2016 году было очень мало станций с глубинами менее 70 м.

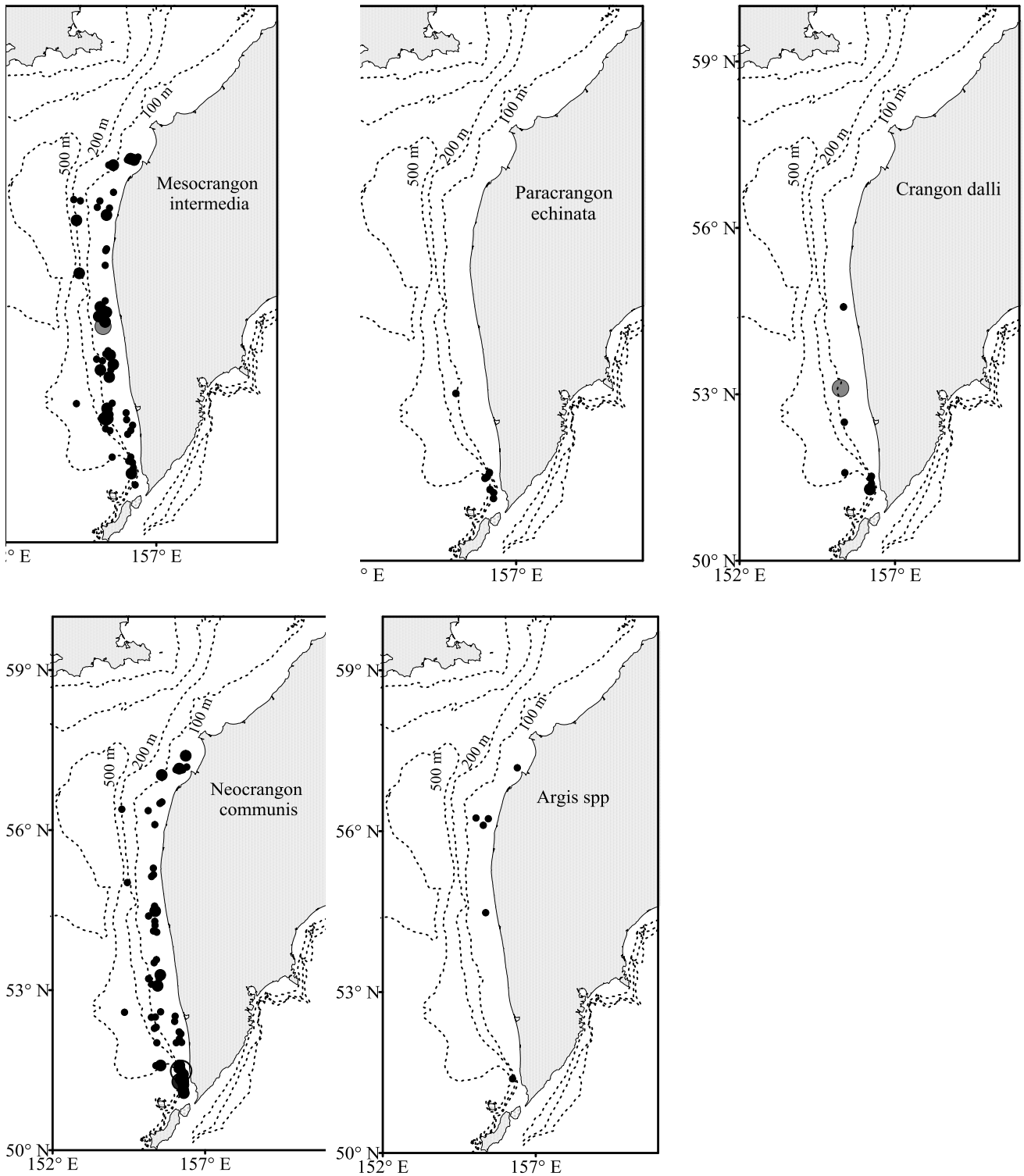


Рисунок 5.19. Распределение личинок креветок семейства Crangonidae в восточной части Охотского моря летом 2015 г., экз./м². Обозначения как на рис. 5.3

Во второй половине лета 1999 г. зоэа *C. dalli* всех стадий были отмечены в 32,5% проб над глубинами 40–60 м, основная их масса была сосредоточена в центральной части шельфа (Рисунок 5.20). Максимальная плотность личинок этого вида составляла 72 экз./м². максимальное скопление личинок I стадии было обнаружено в северной части района исследований. В весенних и осенних пробах отсутствовали.

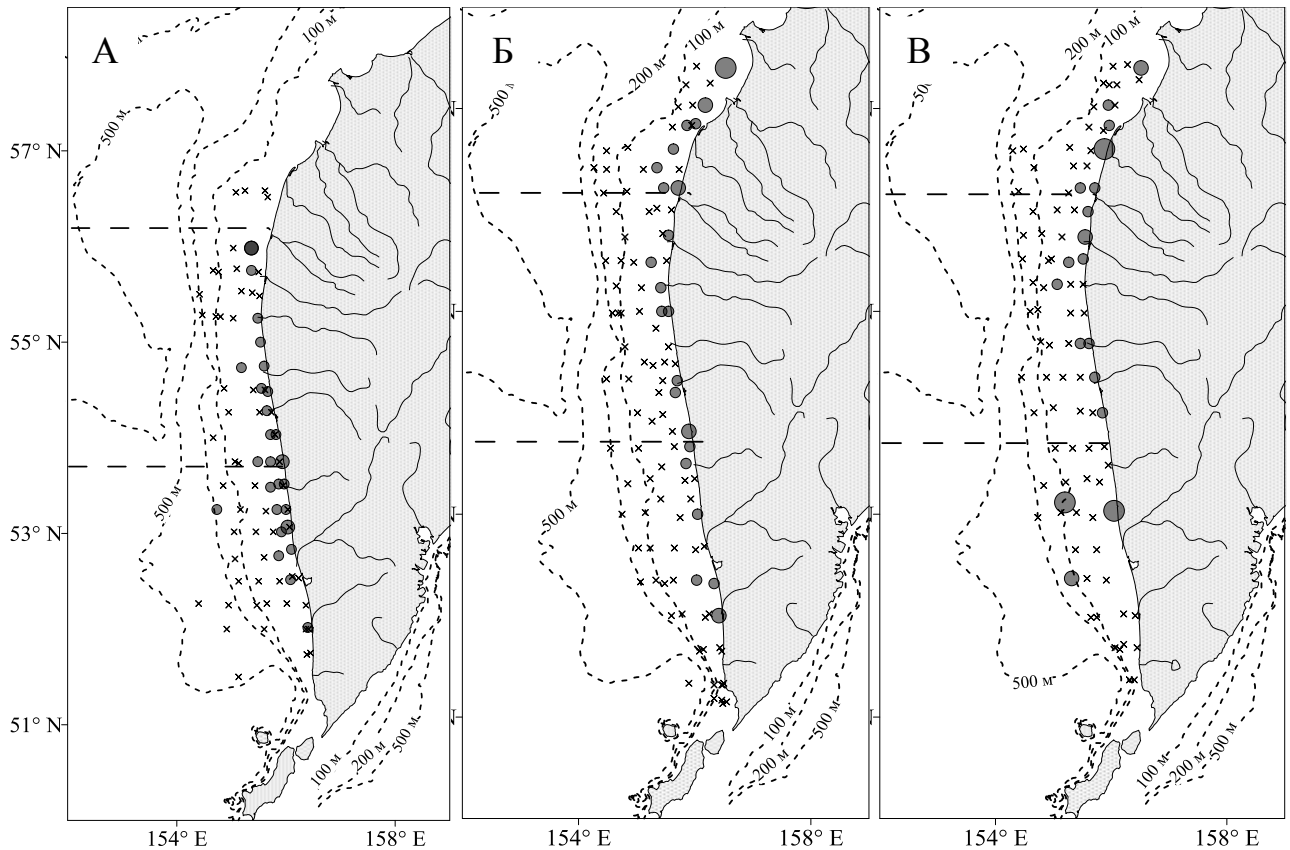


Рисунок 5.20. Распределение личинок *C. dalli* летом 1999 (А), 2001 (Б) и 2002 (В) гг. Обозначения как на рис. 5.2

В июле 2001 г. личинки отмечены в 21,5% всех проб. Они были распределены равномерно вдоль всего побережья. Средняя плотность личинок этого вида составляла 10–15 экз./м², максимальное количество достигало 200 экз./м². В пробах присутствовали личинки всех стадий зоэа. Большая часть пойманных личинок была еще на I стадии до июля. В июле большинство личинок было на II стадии. Предпоследняя V стадия зоэа обнаружена в пробах впервые 12 июля.

В июле-августе 2002 г. зоэа I–V ловили во всех районах над глубинами до 60 м. В центральной части личинки этого вида присутствовали чаще, но зато на юге и на севере они образовывали большие скопления. На юге отмечены скопления личинок *C. dalli* I стадии на станциях с глубиной 15–20 м до 216 экз./м².

В сентябре 2003 г в пробах отмечены личинки всех стадий зоэа, до декаподита. Самые младшие личинки последний раз пойманы 8 сентября в северной части. В южной части младшие личинки обнаружены не были, т.к. судно шло с севера на юг, и к тому времени, как оно пришло в южную часть, основная масса личинок уже была сильно продвинута в своем развитии. Основная масса личинок *C. dalli* была поймана над глубинами до 50 м на IV стадии (Рисунок 5.21).

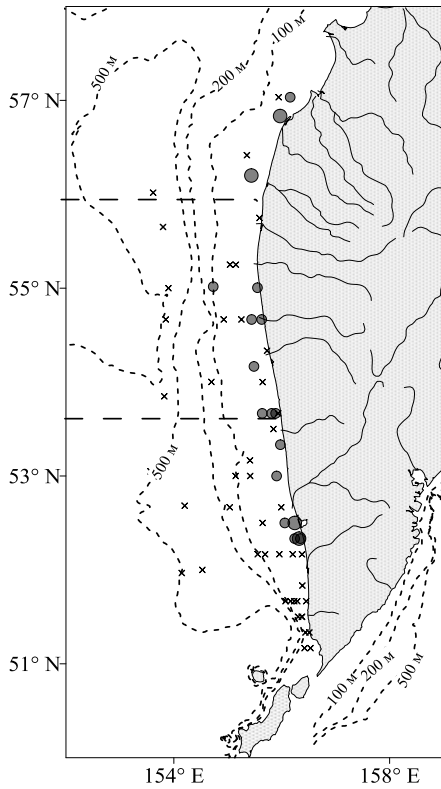


Рис. 5.21. Распределение личинок *C. dalli* в сентябре 2003 г. Обозначения как на рис. 5.2

Neocrangon communis.

В весенних пробах личинки этого вида пойманы не были. В июне-июле 2015 г. в пробах обнаружены все стадии зоэа *N. communis* (Рисунок 5.19). Личинки *N. communis* были отмечены в 41,0% проб, в которых присутствовали крангониды. Зоэа данного вида присутствовали в пробах вдоль всего западно-камчатского шельфа над глубинами 15–247. Максимальная численность (274 экз./м²), отмечена в южной части района (Таблица 5.15). Первая стадия зоэа поймана единично на трех станциях в южной части шельфа. Вторая стадия встречалась над различными глубинами, но в небольшом количестве. Преобладали личинки третьей и четвертой стадий зоэа, которые отмечены, в основном, над глубинами 50–100 м, максимальное количество поймано на юге. Зоэа пятой стадии присутствовали на пяти станциях в количестве не более 14 экз./м² над глубинами 15–171 м (Таблица 5.16). В июне 2016 г в пробах отмечена только III стадия *N. communis* над глубиной 52 м в южной части района. Декаподит пойман 9 июня над глубиной 52 м в южной части.

Таблица 5.15

Показатели распределения личинок *N. communis* в 1999–2016 гг. в восточной части Охотского моря

Сроки	Средняя численность, экз./м ²	Встречаемость, %	Максимальное скопление, экз./м ²	Глубина моря, м
Апрель 2001	0	—	—	—
Апрель 2002	0	—	—	—
Июнь-июль 2015	17,6	41,0	274	21–91
Июнь-июль 2016	2,0	1,4	—	52
Июль-август 1999	25,7	48,1	402	20–100
Июль-август 2001	32,3	28	224	15–70
Июль-август 2002	37,1	18,5	252	15–60
Июль-август 2013	5,9	35,0	22	15–470
Сентябрь 1999	4,5	7,7	6	68–750
Сентябрь 2003	11,1	14,0	52	15–120

Показатели распределения отдельных стадий личинок *N. communis* в 2015 г.

Стадия зоза	Максимальная численность, экз./м ²	Средняя численность, экз./м ²	Общее кол-во, экз.	Глубина, м
I	2	2,0	3	31–247
II	6	3,2	30	18–100
III	150	14,5	276	15–430
IV	110	11,1	228	15–171
V	14	7,6	19	15–59

В июле-августе 1999 г. личинки данного вида были обнаружены в 42% проб. Максимальная плотность – 402 экз./м² – отмечена на севере (56° с.ш.). Личинки *N. communis* обнаружены вдоль всего побережья над глубинами до 70 м (Рисунок 5.22). В планктоне присутствовали все стадии развития. В количественном отношении несколько преобладали личинки I–III стадий зоза. Зоза IV–V стадий пойманы единично в половине проб. Личинки этого вида не так сильно приурочены к берегу, как у видов рода *Crangon*. Самые младшие зоза присутствовали в пробах до конца августа. Декаподит был обнаружен на юге 26 июля на станции с глубиной 25 м.

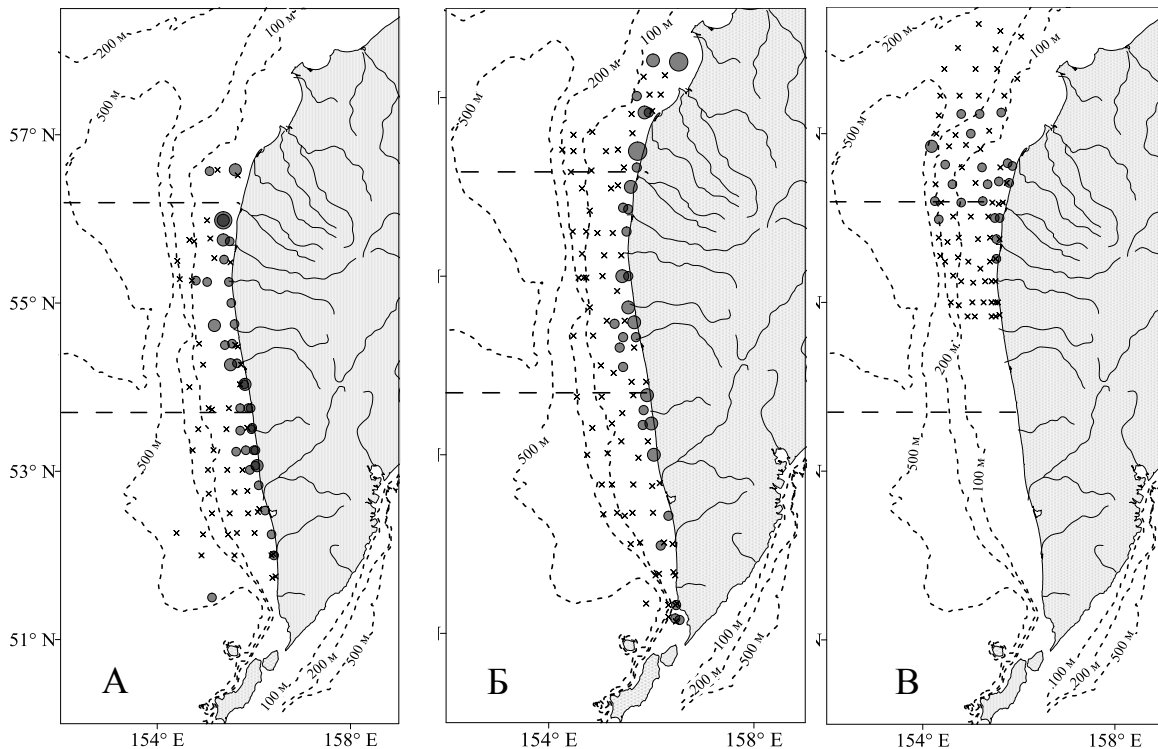


Рисунок 5.22. Распределение личинок *N. communis* в восточной части Охотского моря в июле-августе 1999 (А), 2001 (Б), 2013 г. (В). Обозначения как на рис. 5.2

В этот же период 2001 г. *N. communis* был многочисленным, пойманы личинки всех стадий. Вид был отмечен в 27% всех проб. Максимальное количество – до 224 экз./м² – было

поймано в северной части шельфа, севернее 56° с.ш. Зою последней V стадии развития обнаружены в пробах 14 июля и встречались главным образом между 53° и 54° с. ш. Основная масса пойманных личинок была на II стадии. Зою первой стадии отмечены до начала августа. Декаподитную стадию поймали 21 июля.

В августе 2013 г. I стадия *N. communis* в пробах отсутствовала, II стадия отмечена до 6 августа. Следовательно, многие личинки еще должны развиваться в планктоне до конца сентября. Основная масса личинок была на III–IV стадиях. Значительных скоплений отмечено не было.

В сентябре 1999 г. личинки *N. communis* пятой стадии дважды были пойманы между 54 и 55° с.ш. над глубиной 85 м (Рисунок 5.23). В сентябре 2003 г. в пробах отмечены все стадии личиночного развития до глубины 120 м. Больше всего личинок обнаружено на станциях с глубиной 40 м. Первая стадия отмечена до 8 сентября. 27 сентября был пойман декаподит на станции с глубиной 30 м.

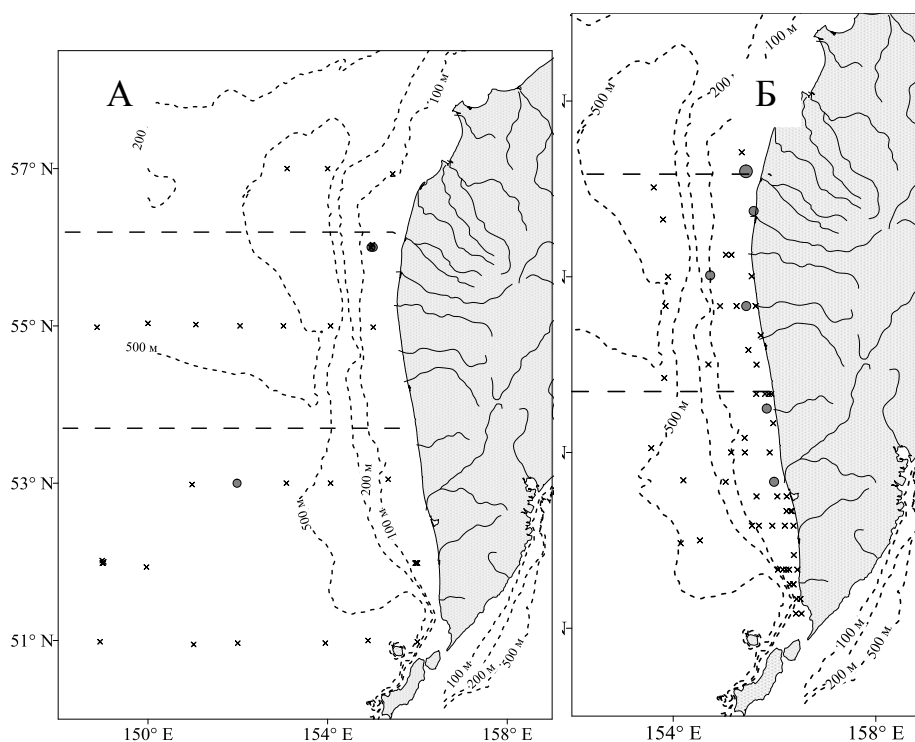


Рисунок 5.23. Распределение личинок *N. communis* в сентябре 1999 (А) и 2003 (Б) гг. Обозначения как на рис. 5.2

Mesocrangon intermedia

В весенних сборах личинки *M. intermedia* отсутствуют. В июне-июле 2015 г. отмечены все 5 стадий зоя (Рисунок 5.24, 5.25). Зою *M. intermedia* были обнаружены в 39,7% проб, с крангонидами над глубинами 15–430 м. Первая стадия зоя поймана только на одной станции в южной части шельфа. Вторая и третья стадии отмечены вдоль всего шельфа, в основном на

глубинах до 100 м, максимальная численность достигала 34 экз./м². Массовыми были зоэа III стадии (Таблица 5.17).

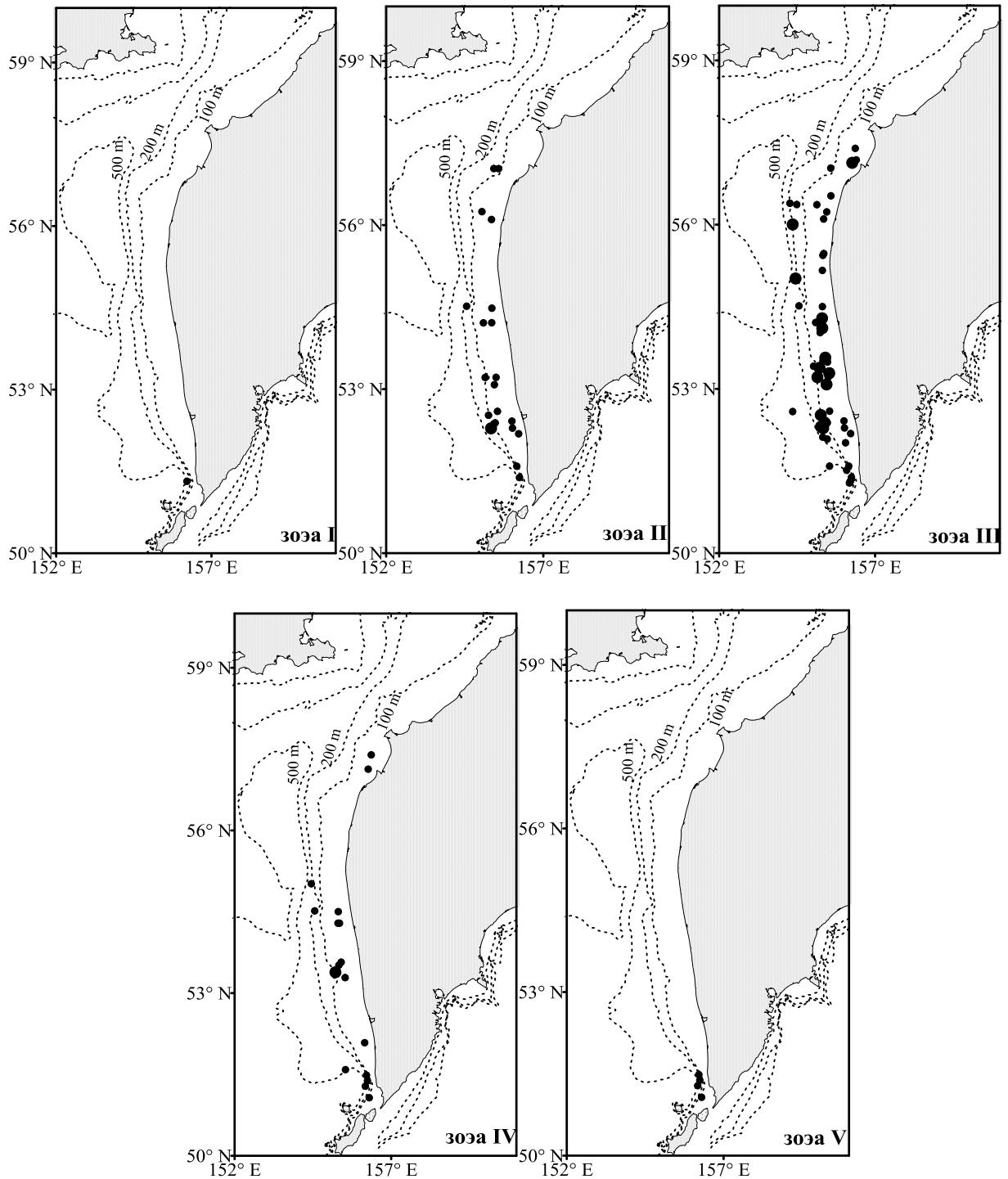


Рисунок 5.24. Распределение личинок *Mesocrangon intermedia* разных стадий в июне-июле 2015 г. в восточной части Охотского моря. Обозначения как на рис. 5.2

В июне 2016 г. этот вид в пробах присутствовал реже и в меньшем количестве. В пробах отмечены личинки с I по III стадии. Зоэа *M. intermedia* в 1999 и 2001 гг. было меньше, чем зоэа *N. communis*. В 1999 г. они были обнаружены в 16% от всех проб, в 2001 г. – почти в 20% проб. Максимальная плотность летом 1999 г. составила 48 экз./м², в 2001 г. – 26 экз./м². Почти все

личинки были пойманы над глубинами 40–80 м в южной части акватории западнокамчатского шельфа. В пробах присутствовали все стадии личиночного развития. Четких закономерностей распределения выявить не удалось (Таблица 5.18).

Таблица 5.17

Показатели распределения отдельных стадий личинок *M. intermedia* в 2015 г.

Стадия зоэа	Максимальная численность, экз./м ²	Средняя численность, экз./м ²	Общее кол-во, экз.	Глубина моря, м
I	2	2,0	1	45
II	14	4,1	43	15–430
III	34	8,4	226	17–430
IV	12	4,1	35	27–113
V	6	3,0	6	30–90

В 2002 г. основная масса личинок была на II стадии. В южной части на одной из станций было обнаружено крупное скопление личинок данного вида – 600 экз./м² на станции с глубиной 15 м.

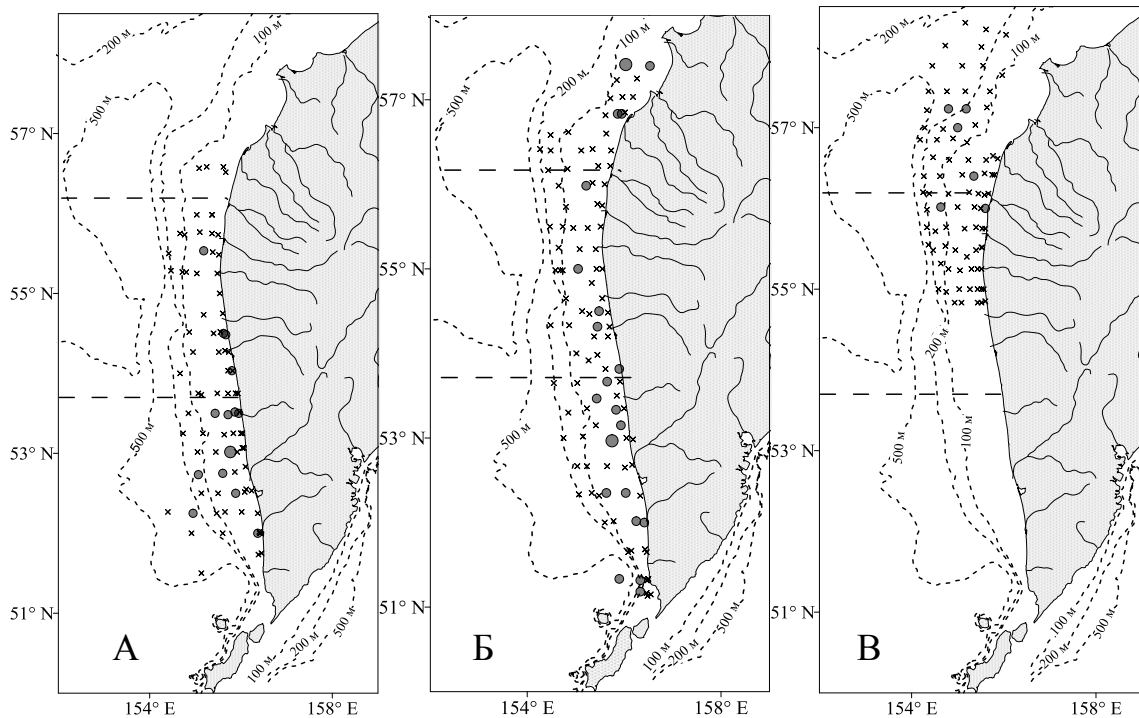


Рисунок 5.25. Распределение личинок *M. intermedia* в восточной части Охотского моря в июле-августе 1999 (А), 2001 (Б), 2013 (В) гг. Обозначения как на рис. 5.2

В сентябре 1999 г. личинки *M. intermedia* обнаружены дважды – на севере и на юге над глубинами около 56–110 м. Личинки находились на IV–V стадии зоэа. На севере развитие шло до середины октября. В сентябре 2003 г. данный вид в пробах не обнаружен.

Показатели распределения личинок *M. intermedia* в 1999–2016 гг. в восточной части
Охотского моря

Сроки	Средняя численность, экз./м ²	Встречаемость, %	Максимальное скопление, экз./м ²	Глубина моря, м
Апрель 2001, 2002	0	—	—	—
Июнь-июль 2015	11,1	39,7	50	21–154
Июнь-июль 2016	8,4	7,0	24	30–70
Июль-август 1999	7,9	18,2	48	15–250
Июль-август 2001	7,0	19,6	28	15–80
Июль-август 2002	202,7	3,3	600	15–75
Июль-август 2013	2,3	10,0	4	22–179
Сентябрь 1999	4,0	5,1	6	56–110

Rhynocrangon sp.

Популяции взрослых креветок рода *Rhynocrangon* в районе западнокамчатского шельфа не обнаружены (Sokolov, 2001). Эти виды обитают в южной части Охотского моря и вдоль восточных берегов Камчатки. Из этих районов личинок течениями может заносить в юго-восточную часть Охотского моря. Личинки I–III стадий в небольшом количестве периодически присутствовали в наших пробах с апреля по июль (Таблица 5.19). Старшие личинки этого вида в планктонных пробах из восточной части Охотского моря не были обнаружены ни разу.

Таблица 5.19

Показатели распределения личинок *Rhynocrangon sp.* в 1999–2016 гг. в восточной части
Охотского моря

Сроки	Средняя численность, экз./м ²	Встречаемость, %	Максимальное скопление, экз./м ²	Глубина моря, м
Апрель 2001	3,5	5,8	6	300–850
Апрель 2002	4,0	2,8	4	220
Июнь-июль 2015	2,0	4,6	—	21–145
Июнь-июль 2016	2,0	4,2	—	40–85
Июль-август 1999	2,0	1,3	—	30
Июль-август 2001	2,0	3,7	—	50–150
Июль-август 2002	0	—	—	—
Июль-август 2013	0	—	—	—
Сентябрь 1999	0	—	—	—
Сентябрь 2003	0	—	—	—

По данным американских исследователей, изучавших распределение этого вида в планктоне Берингова моря (Armstrong *et al.*, 1981), личинки *Rhynocrangon sp.* держатся почти исключительно над глубинами более 200 м. В восточной части Охотского моря младшие личинки встречаются в течение двух месяцев. Развитие этого вида идет медленнее, чем у

других крабонид. Даже у берегов Аляски метаморфоз заканчивается не ранее сентября (Armstrong *et al.*, 1981).

В апреле 2001 г. личинки *Rhynocrangon sp.* I стадии были пойманы на четырех станциях в южной части шельфа над глубинами 220–700 м. максимальная плотность – 6 экз./м² – отмечена над глубиной 700 м в южной части района исследования. В 2002 г весной личинки этого вида отмечены также только в южной части.

В июне 2015 г. отмечены I–II стадии *Rhynocrangon sp.* (Рисунок 5.26). Личинки данного вида пойманы единично, главным образом, в южной части шельфа над глубинами до 145 м.

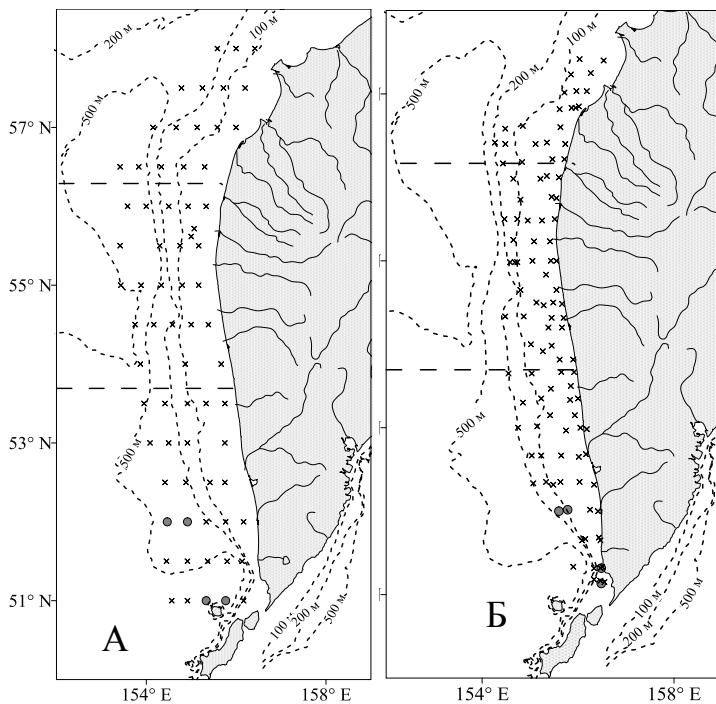


Рис. 5.26. Распределение личинок *Rhynocrangon sp.* в восточной части Охотского моря в апреле (А) и июле-августе (Б) 2001 г. Обозначения как на рис. 5.2

Личинка III стадии развития над глубиной 30 м. В 2001 г. в середине июля было поймано несколько личинок второй стадии развития над глубинами 50–80 м и одна личинка второй стадии над глубиной 154 м. В осенних сборах личинки данного вида отсутствовали.

5.2. Креветочный меропланктон юго-восточной Камчатки

У берегов юго-восточной Камчатки обитает 43 вида креветок из инфраотряда Caridea, из которых многие считаются промысловыми или потенциально промысловыми (Слизкин, 2006). Около 37% видов креветок северо-западной части Тихого океана имеют прямое либо сильно укороченное развитие. Остальные виды в жизненном цикле имеют пелагические стадии развития, которые входят в состав меропланктона.

Зоэа первой стадии пойманы только на одной станции в самой южной части шельфа. Зоэа второй стадии отмечены на шести станциях в центральной и южной частях шельфа. В начале июня 2016 г. в планктонных пробах еще присутствовала I стадия *Rhynocrangon sp.* в южной части района. В это же время уже отмечены зоэа III стадии над глубиной 40–85 м.

Во второй половине лета личинки данного вида найдены только на юге шельфа. 18 июля 1999 г. на самом юге поймана одна

Исследования проводили по данным пяти лет в весенний период года. Гидрологические условия весной 2002, 2009, 2014, 2016–2017 гг. сильно отличались. Самым теплым, по данным гидрологических наблюдений, может быть признан 2017 г., наиболее холодным – 2009 г. Апрель 2002 г. был несколько теплее аналогичного периода 2016 г., особенно в прибрежной части акватории. Весенние месяцы 2014 г. были очень холодными, июнь – теплее обычного.

5.2.1 Численность и распределение личинок креветок по акватории юго-восточного района, Авачинского залива и Кроноцкого залива

В пробах присутствовали личинки из трех семейств: Crangonidae, Pandalidae и Thoridae. Из них до вида удалось идентифицировать 19 форм, т.к. личинки многих видов не описаны. Некоторые виды из рода *Eualus* и *Spirontocaris* можно идентифицировать только на I–II стадиях. Личинок, ранее ошибочно описанных Р.Р.Макаровым как *P. echinata*, мы отнесли к роду *Rhynocrangon*. По видовому составу районы не различались. Для большинства видов появление в Авачинском и Кроноцком заливе, а также на юго-востоке Камчатки совпадает по срокам. В некоторых случаях заливы отличались по количеству отмеченных стадий за счет разных сроков взятия проб.

В марте личинки креветок отсутствовали. С апреля по июнь были пойманы личинки, находящиеся на разных стадиях развития. В апреле преобладали младшие личинки, в июне отмечены и младшие, и старшие личинки.

Средняя численность личинок на одной станции в разных районах колебалась в пределах 5,5–77,5 экз./м² (Рисунок 5.27). Личинки каридных креветок обнаружены в 20,7–36,9% всех взятых проб над глубинами до 2900 м по всей акватории района исследования. Наиболее массовыми видами в 2002 и 2014 гг. были *Rhynocrangon sp.* и *N. communis*, в 2016 – *P. goniurus* и *E. fabricii*, в 2017 – *P. goniurus* и *P. eous*.

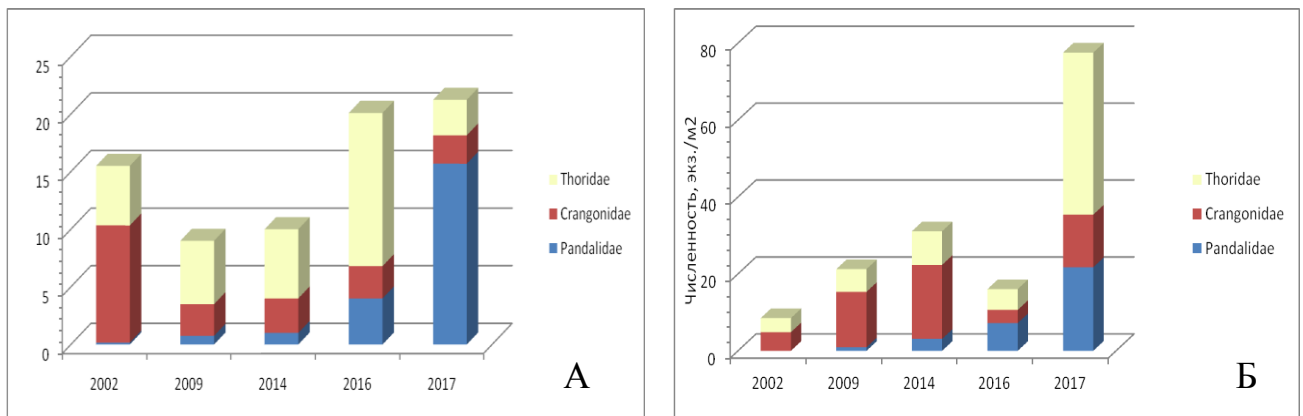


Рисунок 5.27. Средняя численность личинок креветок по семействам, экз./м²: А – Юго-восточная Камчатка, Б – Авачинский залив

Встречаемость креветок в юго-восточной части в разные годы колебалась от 11,5 до 40%. Чаще присутствовали в пробах виды из семейства Thoridae (до 90,5% от всех проб с креветками в 2016 г.). По численности в 2002 г. доминировали Crangonidae, в 2017 – Pandalidae. В этом районе креветки были пойманы над глубинами 25–1470 м над глубинами до 100 м. Личинки отмечены в 36–75% всех проб с креветками. По численности доминировали в холодные весенние месяцы виды из рода *Eualus*, в теплые – *P. goniurus*, *M. intermedia*, *E. fabricii*. Карты распределения личинок каридных креветок по акватории в отдельные годы даны на рисунке 5.28.

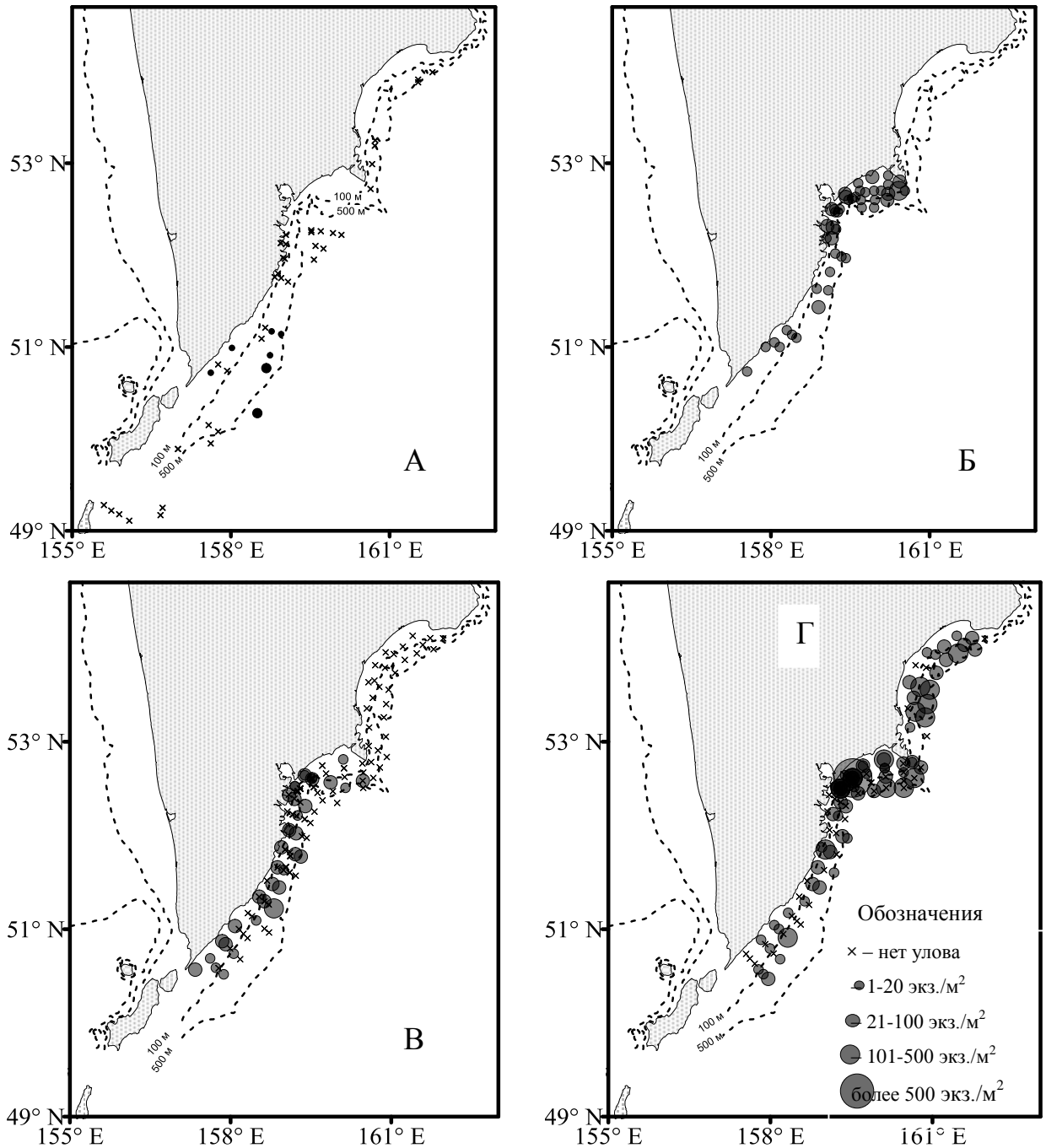


Рисунок 5.28. Распределение личинок всех видов креветок у берегов юго-восточной Камчатки в 2002–2017 гг. А – 2002 г.; Б – 2009 г., В – 2016 г., Г – 2017 г.

В Авачинском заливе средняя численность на одной станции была в пределах 5,5–77,5 экз./м²; встречаемость креветок колебалась от 10,8% проб в 2014 г. до 40% в 2016 г. Из крангонид чаще присутствовали *N. communis* и *M. intermedia*, из пандалид – *P. goniurus* и *P. eous*. Из семейства Thoridae чаще отмечены *E. macilentus* и *E. fabricii* (Рисунок 5.29).

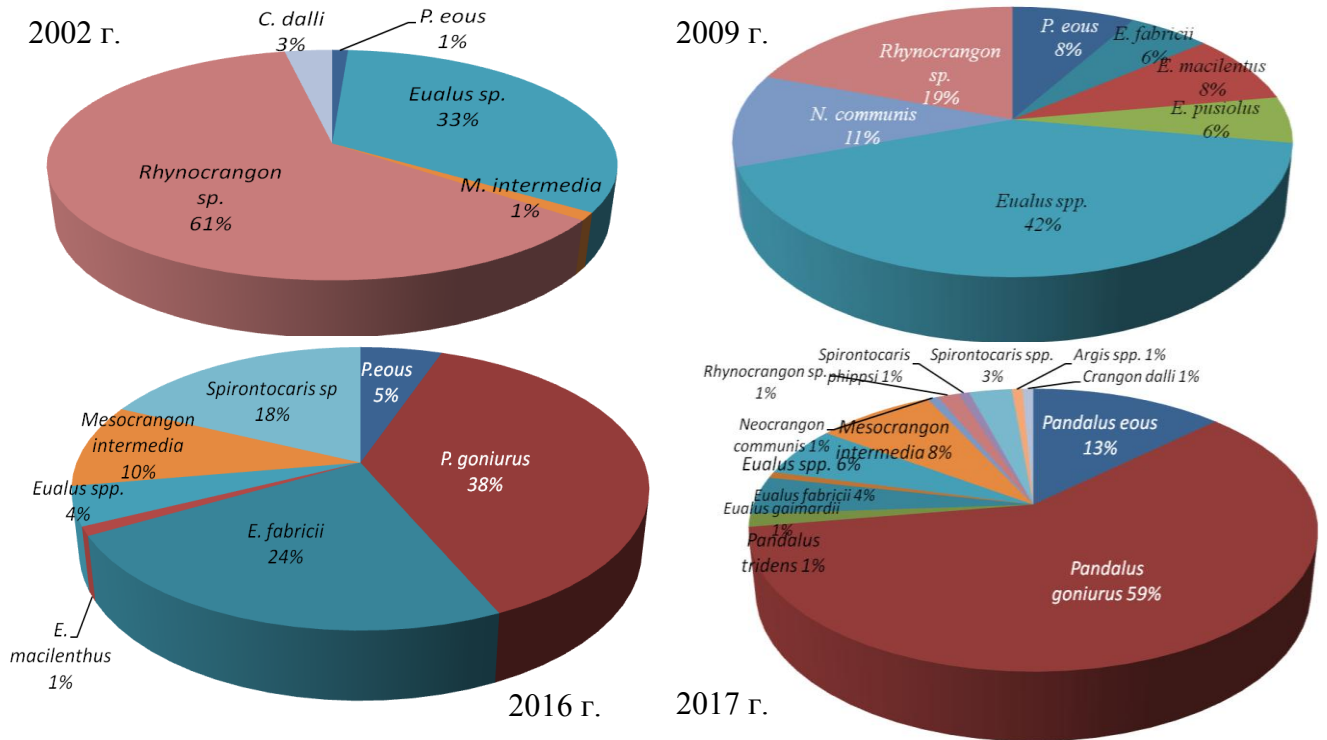


Рисунок 5.29. Соотношение видов креветок в районе юго-восточной Камчатки, %

В Авачинском заливе личинки креветок были пойманы над глубинами от 20 до 2900 м. Над глубиной до 100 м личинки обнаружены в холодные годы в 30,9–52% от проб с креветками, в теплые реже – только в 21,6–27,8% проб. В холодные годы доминировали *Rhynocrangon sp.* и *E. macilentus*, в теплые – *M. intermedia*, *P. goniurus*, *P. eous* и *E. fabricii*. Над глубинами 100–200 м личинки отмечены примерно в трети проб во все сезоны. В холодные годы по численности выделялись *Rhynocrangon sp.* и *E. macilentus*, в теплые – *P. goniurus*, *P. eous* и *E. fabricii*. Над глубинами 200–500 м личинки присутствовали в 5,4–25% результативных проб. В более холодные годы по численности преобладали *Rhynocrangon sp.*, в умеренные – *P. eous*, в теплые – *P. goniurus*.

Над большими глубинами (свыше 500 м) в холодные годы креветки присутствовали реже – в 6,6–8% проб, в теплые — в 39,2–42,6%. Причем 80% численности личинок в холодные годы составляла *Rhynocrangon sp.* В теплые и умеренные годы личинки этого вида составляли от 39,2 до 50% (Рисунок 5.30).

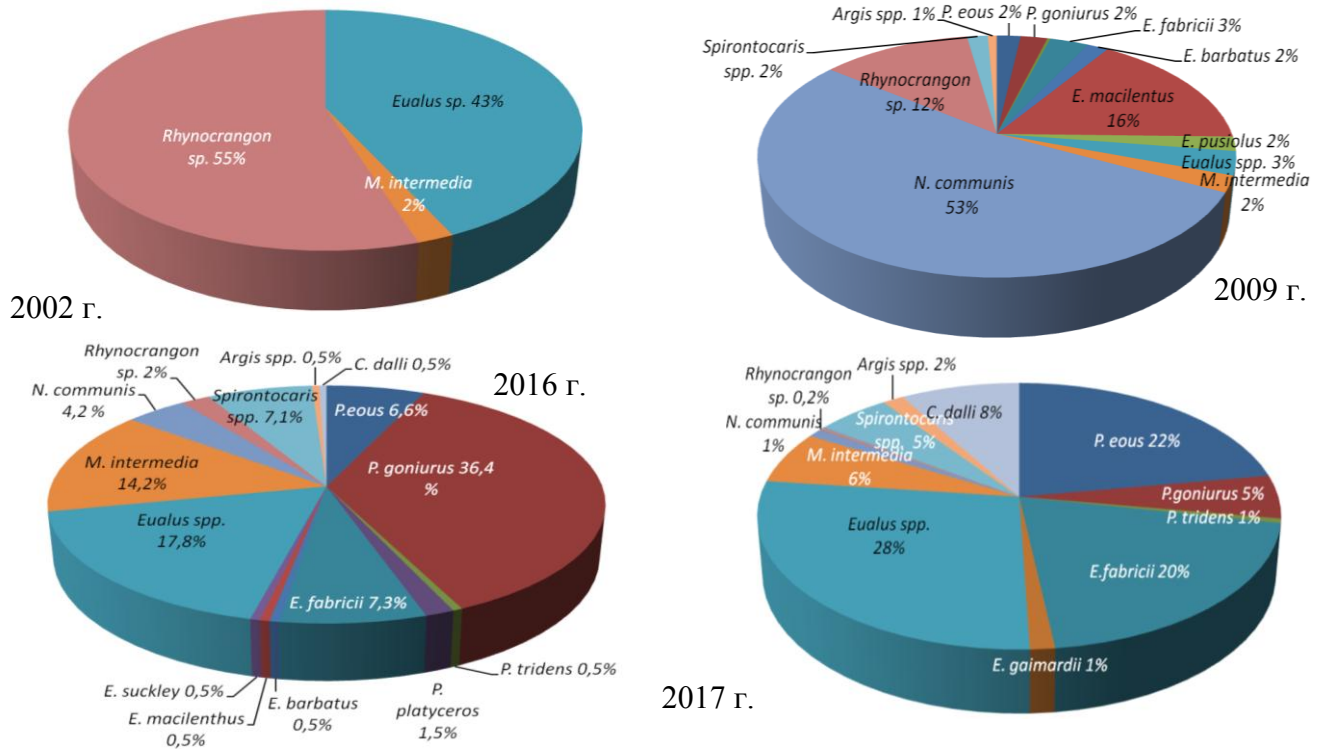


Рисунок 5.30. Соотношение отдельных видов личинок креветок в пробах в Авачинском заливе в 2002–2017 гг., %

В Кроноцком заливе личинки обнаружены в 75–82,6% от всех проб. В этом районе по численности доминировали *P. goniurus* и виды рода *Eualus*. В 2002 и 2017 гг. они отмечены в этом районе над глубинами от 51 до 1300 м. Над глубинами до 100 м личинки встречены в 25–26,3% проб с креветками. Здесь в 2002 г. встречались только представители рода *Eualus*. В 2017 г. в одинаковом соотношении присутствовали *P. goniurus*, *P. eous*, *N. communis* и *E. fabricii*.

Над глубинами 100–200 м в 2017 г. обнаружены те же виды, что и над глубинами до 100 м, а в 2002 г. – еще и *P. eous*. Над глубинами 200–500 м в Кроноцком заливе в 2002 г. не было личинок,

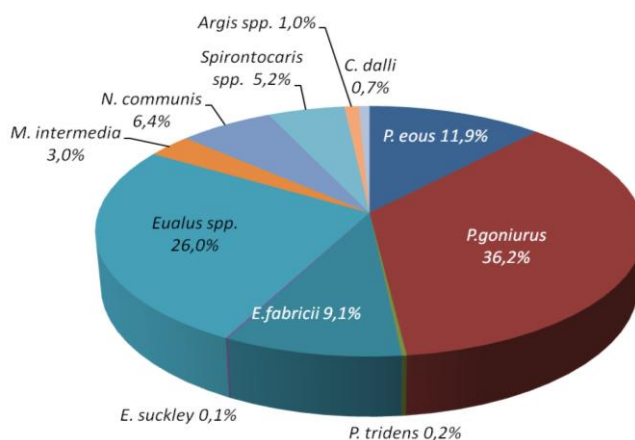


Рисунок 5.31. Соотношение видов (%) личинок креветок в пробах из Кроноцкого залива, 2017 г.

в 2017 г. по численности доминировали *P. goniurus* (Рисунок 5.31). Основная часть личинок каридных креветок в Кроноцком заливе была обнаружена над глубинами свыше 500 м – до 66,7% в 2017 г. По численности доминировали *P. eous* и *E. fabricii*. В центральной части Кроноцкого залива в 2017 г. преобладающим является течение, несущее планктон к берегу, поэтому в этой зоне мы отметили скопление личинок креветок. Второе мощное скопление отмечено

в южной части залива у берегов Полуострова Шипунский. Именно в этом направлении прибрежные течения сносят большую часть личинок.

5.2.2 Закономерности распределения личинок отдельных видов креветок по акватории Восточной Камчатки

Северная креветка *P. eous*.

Данный вид является промысловым. Личинки северной креветки крупнее большинства других видов. Спектр питания за период метаморфоза у них сильно меняется, расширяясь за счет потребления более крупных организмов. Старшие личинки этого вида, вероятно, могут нападать даже на личинок рыб, как и близкий атлантический вид *P. borealis* (Pedersen et al., 2002). В меропланктоне личинки *P. eous* появляются раньше многих других видов креветок, а сроки вылупления их не так сильно зависят от температурных условий, поэтому в меропланктоне он является наиболее крупным плотоядным животным. Выход личинок *P. eous* может быть растянут до июня.

Личинки *P. eous* присутствовали в планктоне в течение всего периода исследований. Первые стадии исчезают из планктона в теплые годы уже в конце апреля, а в холодные – только к концу мая, т.е. на месяц позже. В 2017 г. почти все личинки I стадии были пойманы в Авачинском заливе, т.к. там ловили в начале апреля. В Кроноцком заливе и на юго-востоке Камчатки пробы брали на 3–4 недели позднее, поэтому там I стадия уже отсутствует, зато отмечены II–IV стадии. В Авачинском заливе только к середине мая из планктона уже выпадают I и II стадии, хотя в эти сроки уже имеются личинки III и IV стадии. Это указывает на растянутый период выхода личинок в планктон данного района. Распределение личинок *P. eous* по акватории показано на рисунке 5.32.

Некоторые экземпляры I стадии были пойманы над глубинами 50–60 м, но большая часть начинает свое развитие над глубинами 200–600 м. В течение 1–2 месяцев личинки постепенно мигрируют в сторону берега. III стадия поймана уже над 115 м, редко – до 587 м. Для IV стадии максимальная отмеченная глубина моря – 580 м, но большая часть была поймана над глубинами не более 120 м. В более холодные годы максимальная глубина, над которой были пойманы самые младшие стадии данного вида – 243 м. Таким образом, можно считать, что самки *P. eous* выпускают личинок над различными глубинами, в течение короткого срока младшие личинки вначале попадают в удаленные от берега районы акватории, а потом старшие личинки постепенно возвращаются к берегам.

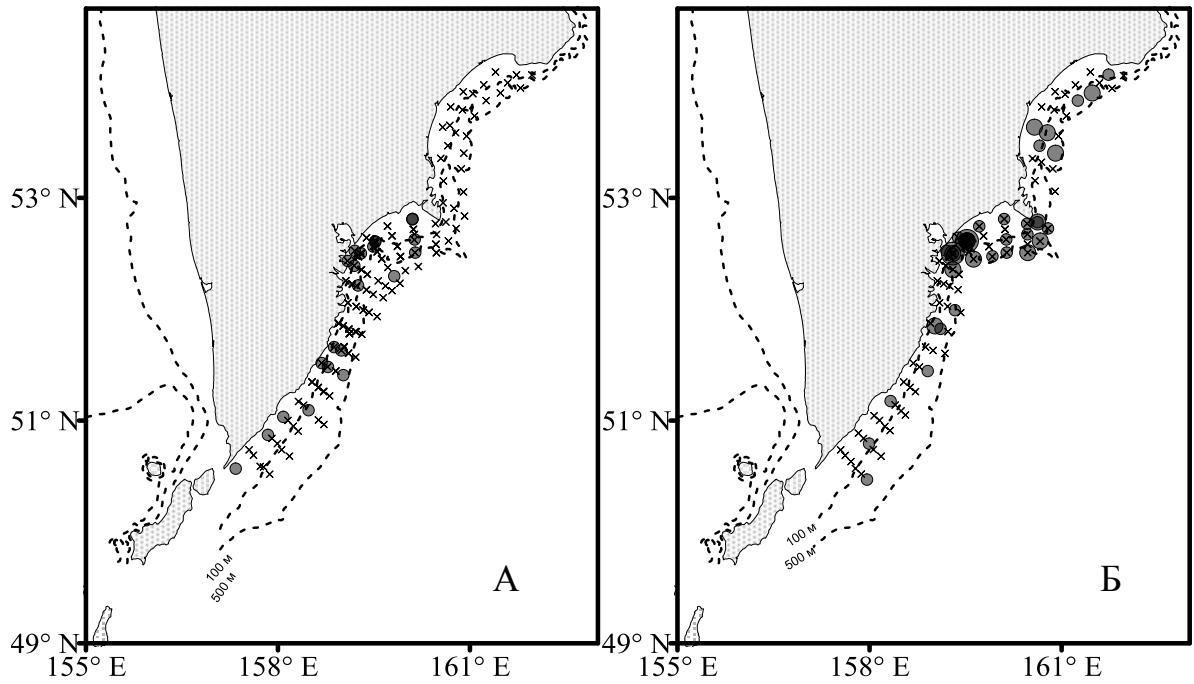


Рисунок 5.32. Распределение личинок северной креветки *Pandalus eous* у берегов юго-восточной Камчатки в 2016 (А) и 2017 (Б) годах. Обозначения как на рис. 5.28

Углохвостая креветка *P. goniurus*.

Данный вид проходит в своем развитии 6 стадий зоэа и 1 декаподитную. Во всех трех районах развитие идет синхронно. В холодные и умеренные годы личинки обнаружены в пробах только в мае. В более теплый 2017 г. в мае уже в пробах присутствовали зоэа I–V стадий, т.е. начало вылупления приходится на апрель. В более холодном 2009 г. в начале мая единично отмечены только самые старшие личинки этого вида (Рисунок 5.33). В теплые годы уже в начале апреля массовыми были зоэа I–III стадий, а к началу мая уже обнаружены отдельные экземпляры IV и V стадий.

Четких закономерностей распределения по глубинам для этого вида найти не удалось. В теплые годы младшие личинки *P. goniurus* обнаружены над различными глубинами (44–1253 м), а в холодные – над меньшими глубинами (20–144 м). Такую разницу можно объяснить различными сроками поимки личинок соответствующих стадий. В 2014 г. развитие личинок явно запаздывало, поэтому младшие личинки были пойманы на месяц позже.

В 2009 г. личинки углохвостой креветки были пойманы только в Авачинском заливе, хотя пробы брали и южнее. Возможно, дело в том, что в 2009 г самые младшие личинки появились поздно. Можно предположить, что обычно взрослые самки выпускают своих личинок только в Авачинском заливе, а течения потом выносят их на юго-восток. В теплые годы мы в этом районе личинок уже ловили. Если же в холодные годы самки с икрой держатся ближе к берегу, то и личинки оказывались на малых глубинах, где не было лова.

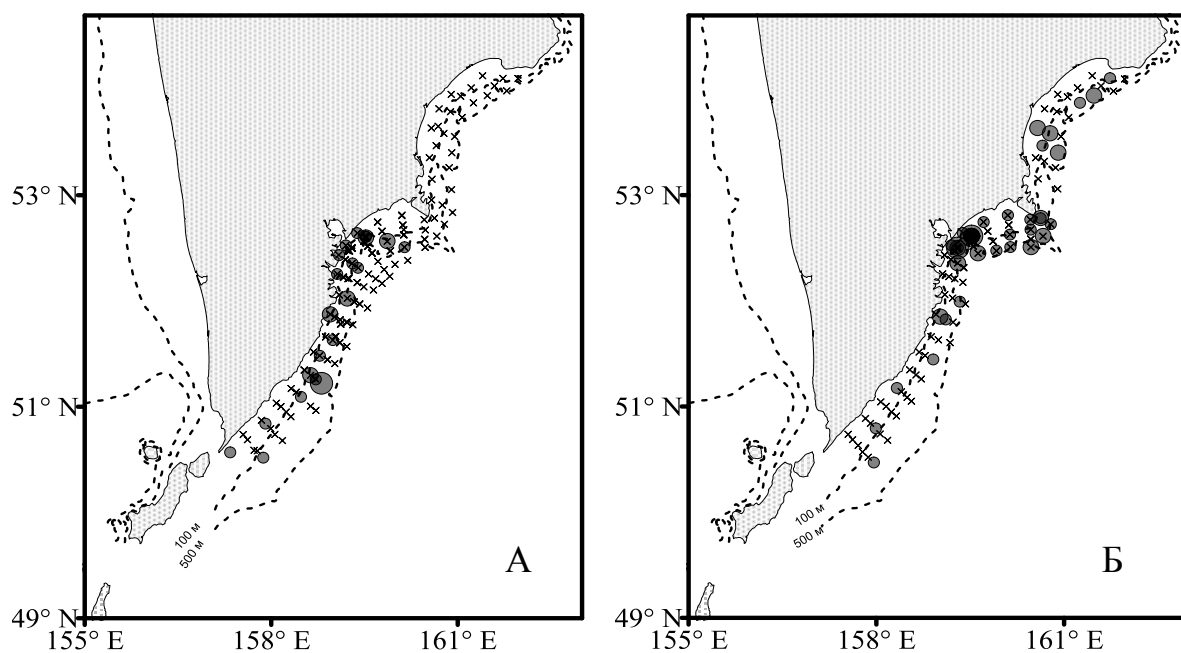


Рис. 5.33. Распределение личинок углохвостой креветки *Pandalus goniurus* у берегов юго-восточной Камчатки в 2009 (А) и 2016 (Б) годах. Обозначения как на рис. 5.28

Обыкновенный шримс *N. communis*.

В 2009 г. личинки данного вида обнаружены в 39,7% всех проб и в половине проб с креветками. Наибольшая плотность отмечена над глубинами 50–94 м. В 2017 г. встречался в 23,7% проб с креветками. В Авачинском заливе личинок этого вида было мало. Основная масса была сосредоточена в Кроноцком заливе над глубинами 51–382 м (Рисунок 5.34). Здесь в начале мая уже не было самых младших личинок, и почти не было II стадии, зато в массе присутствовали личинки III, изредка IV стадий. Над глубиной 51–55 на двух станциях был пойман декаподит, т.е. некоторые особи в Кроноцком заливе закончили свое личиночное развитие в самом начале мая. В 2016 г. этот вид был особенно малочисленным (поймана только I стадия), а в Кроноцком заливе не отмечен. В 2002 г. вид в пробах отсутствовал.

В относительно холодном 2009 г. в середине мая массовой была только I стадия, единично отмечены зоа II. Развитие явно запаздывало по сравнению с 2016 и 2017 гг. Но в 2009 г. не было проб из Кроноцкого залива. В середине июня 2014 г. еще встречались единичные экземпляры первой стадии, и изредка II стадия. Основная масса личинок *N. communis* в это время была на III–IV стадии развития.

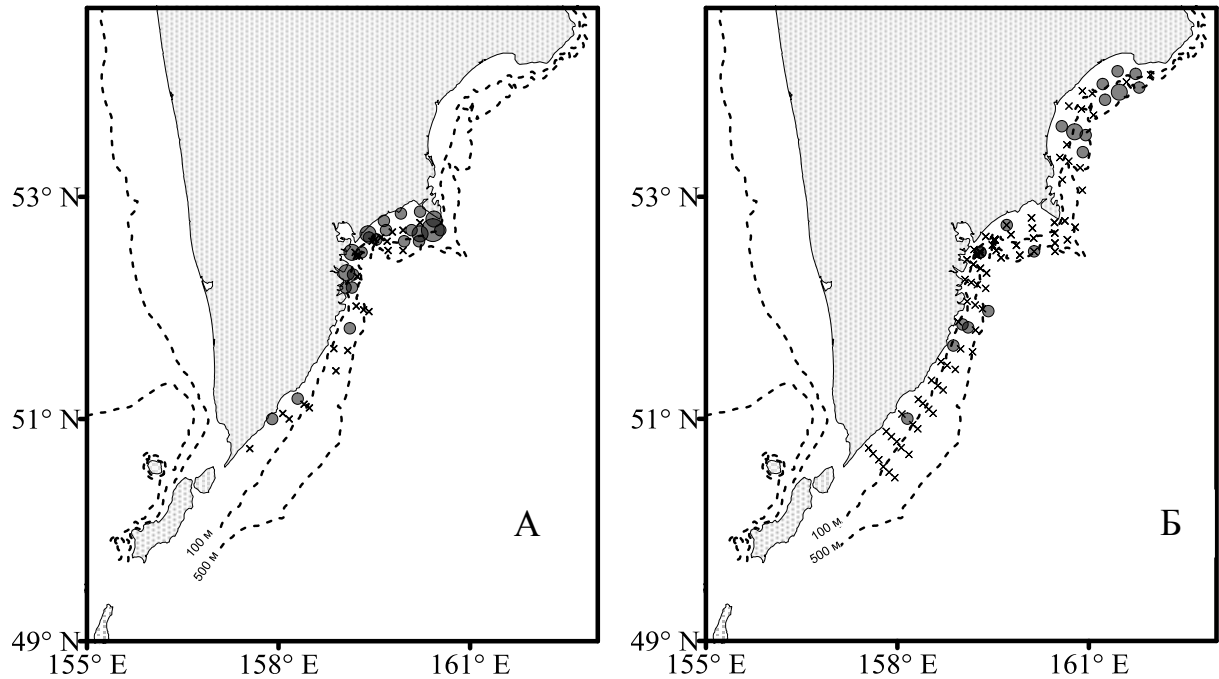


Рисунок 5.34. Распределение личинок шримса обыкновенного *N. communis* у берегов юго-восточной Камчатки в 2009 г. (А) и в 2017 г. (Б) Обозначения как на рис. 5.28

Выход личинок в планктон в теплые весенние месяцы происходит в более сжатые сроки, как это уже отмечено для большинства видов, а в холодные годы этот процесс растягивается на 1,5 месяца (возможно, и больше). Младшие личинки обнаружены над глубинами от 50 до 2500 м, но большая часть поймана над шельфом. Старшие личинки над глубинами более 100 м не отмечены. Можно проследить, как по мере развития личинки постепенно мигрируют в сторону меньших глубин.

Развитие этого вида в юго-восточной части района исследования, по сравнению с Авачинским заливом, запаздывает. В Авачинском заливе в апреле уже присутствуют личинки первых четырех стадий, а на юго-востоке – только I и II. В мае самые старшие личинки IV и V стадий не были пойманы ни разу. Возможно, представители последних стадий в это время мигрируют к берегам, и там заканчивают свое развитие (на глубинах менее 20 м пробы не собирали). Вероятно также, что старшие личинки массово появляются только в июне в теплые годы, а в холодные – только в июле. Декаподитная стадия была поймана в 2017 г. в конце мая над глубиной 51–55 м, так что можно считать, что в особо теплые годы этот вид заканчивает метаморфоз к концу мая – началу июня.

Промежуточный шримс *M. intermedia*.

По сравнению с *N. communis*, развитие *M. intermedia* шло медленнее в Авачинском заливе, но в теплые годы на юго-востоке уже в мае поймали старших личинок. В холодные годы на юго-востоке вообще не было личинок данного вида, даже в июне. В юго-восточной части района исследования личинок *M. intermedia* было мало, не более 12 экз./м². В 2016 г.

личинки отмечены только в Авачинском заливе и на юго-востоке (Рисунок 5.35). Основная масса поймана над шельфом в южной части. В 2009 г. этого вида не было в юго-восточной части.

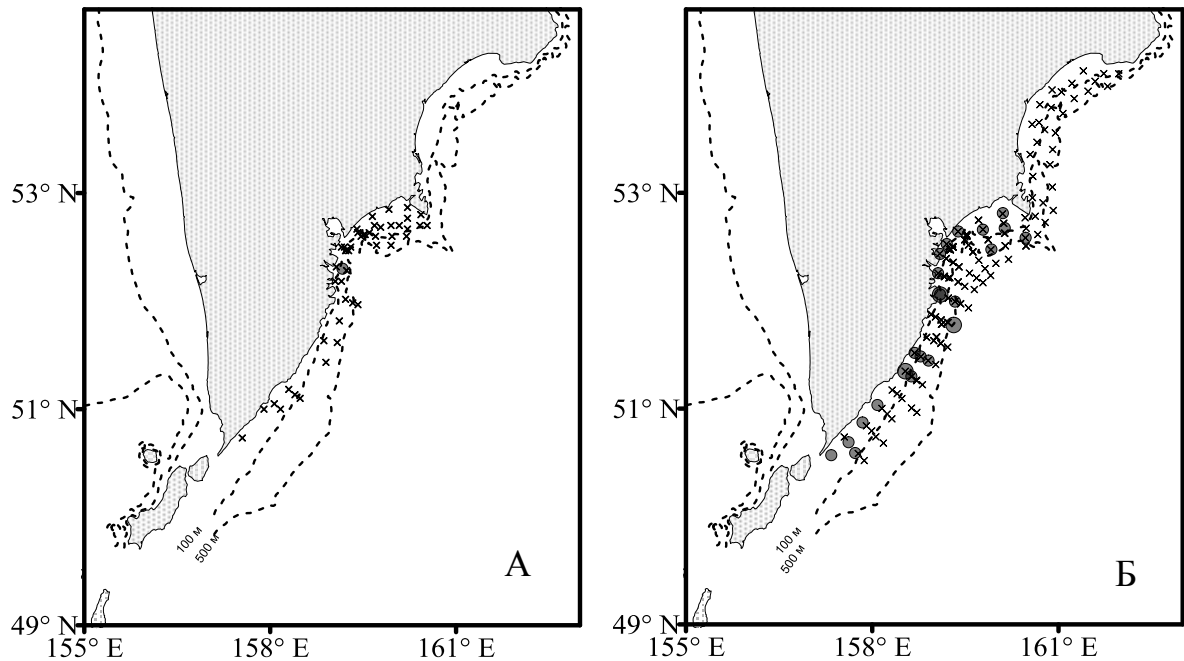


Рисунок 5.35. Распределение личинок *Mesocrangon intermedia* у берегов юго-восточной Камчатки в 2009 (А) и 2016 (Б) годах. Обозначения как на рис. 5.28

В холодные годы развитие идет с конца апреля до конца июня. Младшие личинки исчезают из меропланктона к середине июня, т.е. выход личинок растянут на 1,5 месяца. II стадия появляется только в середине июня одновременно с III и IV стадиями. Личинки данного вида в 2014 г почти во всех случаях обнаружены над шельфом. Только 1 экземпляр I стадии пойман на станции с глубиной 500 м. Старшие личинки отмечены над глубинами до 100 м.

В самый теплый 2017 г. личинки *M. intermedia* присутствовали почти в половине проб с креветками. Первые экземпляры отмечены уже в начале апреля, но основная масса личинок вылупилась к 20 апреля. Следовательно, в этот год выход личинок не был растянут, как в предыдущие годы. Основная масса личинок I стадии поймана над глубинами более 400 м, но максимальная плотность отмечена на станциях с глубиной 129–172 м. Личинки II стадии встречались чаще и в большем количестве, особенно в Авачинском заливе над теми же глубинами. III и IV стадия впервые поймана в конце апреля над глубиной 86 м. Эта стадия отмечена над меньшими глубинами по сравнению с младшими личинками. Самые старшие личинки V стадии пойманы не были. Следовательно, развитие этого вида продолжается, как минимум, до конца июня в теплые годы. Развитие шло синхронно во всех трех районах.

P. tridens

В пробах зоэа данного вида обнаружены с конца апреля по в холодные годы, и с начала апреля – в теплые. В одной пробе присутствовало не более 9 экземпляров *P. tridens*. Над глубинами более 60 м они были пойманы только в теплые годы. III стадия отмечена только в июне 2014 г. (Рисунок 5.36).

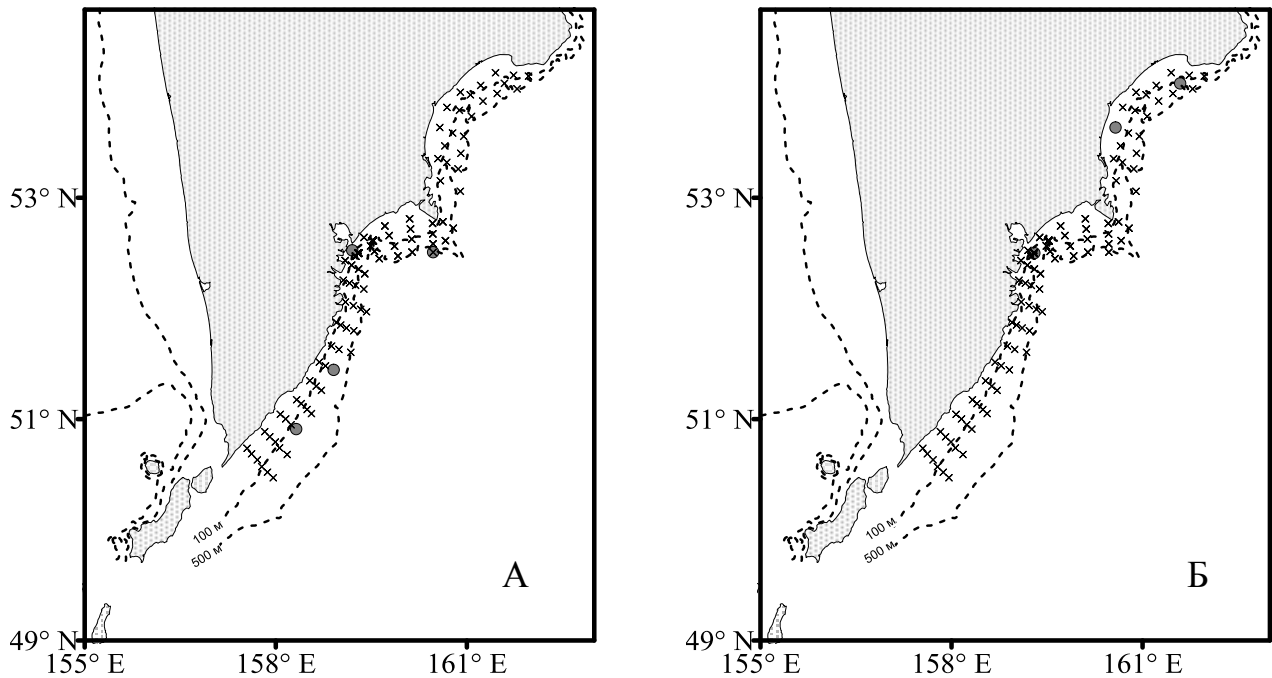


Рисунок 5.36. Распределение *P. tridens* (А) и *P. hypsinotus* (Б) в 2017 г. Обозначения как на рисунке 5.28

Род *Eualus*.

В прикамчатских водах обитает 10 видов данного рода (Слизкин, 2006). Из них описаны полностью только личинки *E. fabricii*, *E. belcheri*, поэтому определение возможно во многих случаях только до рода. Взрослые особи этого рода обитают на различных глубинах. Личинки обнаружены очень часто над глубинами свыше 1000 м, особенно много их было в Авачинском заливе. Скопления личинок отмечены над глубинами 173-580 и 48 м. Большая часть скоплений обнаружена над глубинами более 400 м.

Младшие личинки рода *Eualus* присутствовали в пробах в теплые годы до конца мая. В июне они уже выпадают из меропланктона. Единичные представители III стадии обнаружены уже в конце апреля, но основная масса – в мае-июне. Старшие личинки появляются в теплые годы не ранее 20 апреля, в холодные – только в мае. В июне в теплые годы некоторые виды уже заканчивают свое развитие. У других видов этого рода в это время отмечена только II стадия, следовательно, они должны присутствовать в планктоне до конца лета.

Младшие зоза *E. suckley* и *E. pusiolus* пойманы на станциях с глубинами 94–109 м. Младшие зоза *E. barbatus* обнаружены над различными глубинами, в том числе над 1800 м в районе свала глубин, хотя взрослые особи обитают на глубинах до 500 м.

E. macilentus – самые мелкие личинки – пойманы в большом количестве (до 56 экз./м² над глубинами 53-132 м, а единично встречались над глубинами до 562 м.

Личинки *E. fabricii* в апреле 2016 г. были пойманы только на юго-востоке, в 2017 г. представители данного вида отмечены уже в апреле (Рисунок 5.37). В Кроноцком заливе I стадия *E. fabricii* отмечена только 1 раз в середине мая 2017 г. В холодные годы личинки этого

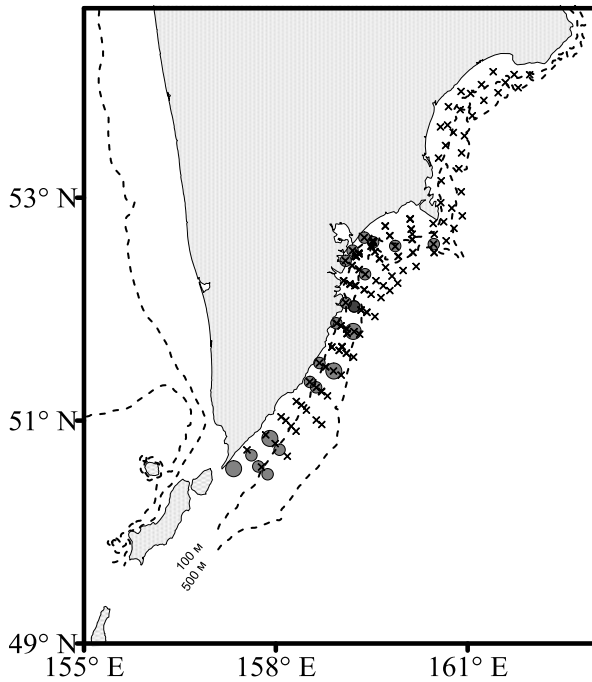


Рисунок 5.37. Распределение личинок *E. fabricii* в районе юго-восточной Камчатки в 2016 г. Обозначения как на рисунке 5.28

вида обнаружены над глубинами до 150 м. В теплые годы личинки этого вида встречались, главным образом, в Авачинском заливе до 40 экз./м² над большими глубинами. Большая часть зоза IV стадии отмечена над шельфом, лишь единичные особи обнаружены над глубиной 400 м.

Взрослые особи *E. belcheri* обитают в прибрежной части шельфа в зарослях zostеры. Личинки I и II стадии этого вида, встречаются в пробах редко. Они были обнаружены в начале апреля 2017 г. в Авачинском заливе над глубинами 546–560 м. Третья стадия этого вида поймана в 2014 г. в середине июня над глубиной 105 м. Старшая личинка IV стадии обнаружена в Кроноцком заливе над глубиной 316 м. Все эти

станции расположены недалеко от резкого свала глубин в местах с очень узким шельфом.

Род *Spirontocaris*.

В прикамчатских водах обитает 11 видов данного рода (Слизкин, 2006). Из них описаны только некоторые личиночные стадии отдельных видов, поэтому до вида мы этих личинок не определяли. В Кроноцком заливе самые младшие личинки данного рода обнаружены в апреле, а в мае – II и III. В Авачинском заливе I стадия *Spirontocaris* отмечена с апреля по май, II – с апреля до июня, III поймана в конце апреля. В теплые годы в мае в пробах уже отсутствовали личинки I и II стадий, отмечена только IV стадия. В холодные годы II стадия найдена только в июне. Но даже в холодные годы у некоторых видов рода *Spirontocaris* в июне уже имеются личинки предпоследней V стадии зоза.

Род *Argis*.

Виды данного рода проходят укороченное развитие через 2–3 стадии зоза и 1 декаподитную. Представители рода *Argis* присутствовали в пробах с апреля по июнь (Рисунок 5.38). Яйца у этих видов сравнительно крупные, с большим запасом желтка. Личинки вылупляются уже с плеоподами, а значит, они прекрасно плавают и активно передвигаются в пространстве. Среди них имеются как прибрежные, так и глубоководные формы. В наших водах обнаружены личинки 5 видов. Все они описаны (Sedova, Grigoryev, 2018).

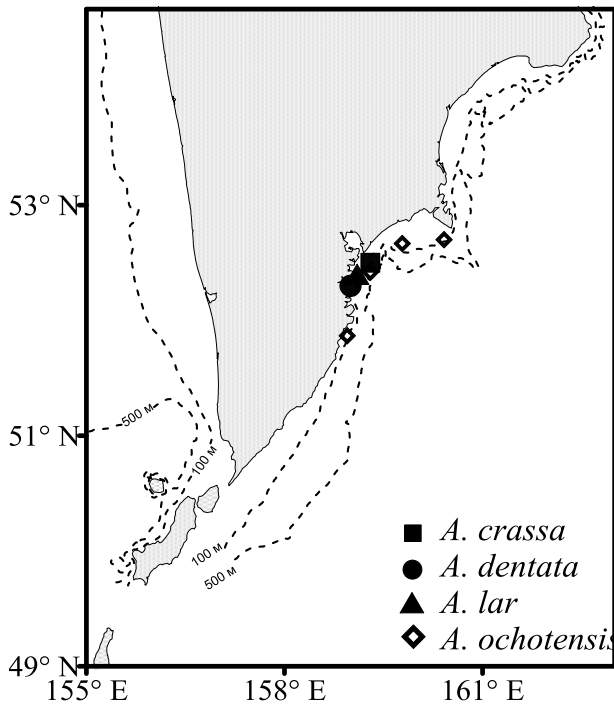


Рисунок 5.38. Места поимки личинок рода *Argis* в районе юго-восточной Камчатки

A. ovifer Младшая личинка поймана всего один раз в Авачинском заливе в 2017 г. над глубиной 560 м в начале апреля, старшая найдена через 2 недели в этом же районе.

A. lar. Младшие личинки пойманы в 2009 г. в Авачинском заливе в начале мая над глубинами 51–53 м. Старшие пойманы в эти же сроки в 2017 г в Кроноцком заливе над глубинами 51–137 м.

A. dentata. Младшая личинка поймана в 2014 г. над 115 м 5 мая в Авачинском заливе, старшая – 25.04.2017 г над глубиной 171 м у юго-восточных берегов.

A. ochotensis. В прикамчатских водах известно 2 подвида. *A. ochotensis ochotensis* обитает на глубинах более 600 м (Слизкин, 2006). Младшие личинки пойманы 5.05.2014 в Авачинском заливе над глубиной 500 м. Старшие личинки не найдены. *A. ochotensis kamtschatica* обитает на шельфе. Младшие его личинки пойманы в мае 2009, 2016 и 2017 гг. над глубинами 72–100 м в Авачинском заливе. Старшие личинки данного подвида в 2017 г. были пойманы 19 апреля на станции с глубиной 173 м, а в 2014 г. – только в середине июня над глубиной 170 м.

A. crassa. В холодные годы в личинки данного вида в пробах не обнаружены. Младшие личинки пойманы в 20.05.2016 г. над глубиной 157 м и 5.04.2017 и 2.05.2017 над глубинами 546 и 382 м, соответственно. Старшие обнаружены только в 2017 г. 19–20 апреля над глубинами 117–787 м. Глубоководная станция располагалась в самой узкой части шельфа в районе свала глубин, поэтому сюда личинок могло занести течением или отливом из шельфовой зоны.

***Rhynocrangon* sp.**

В районе исследования были обнаружены личинки только первых трех стадий. Самые младшие личинки отмечены в пробах с апреля до середины мая, а отдельные экземпляры II стадии – с апреля до середины июня, III – в апреле-мае (Рисунок 5.39). В холодном 2014 г. III стадии не было еще даже в июне, хотя младшие обнаружены в ранние сроки. Личинки данного вида пойманы над всеми глубинами. Как правило, глубина моря в месте поимки III стадии составляла не более 100 м.

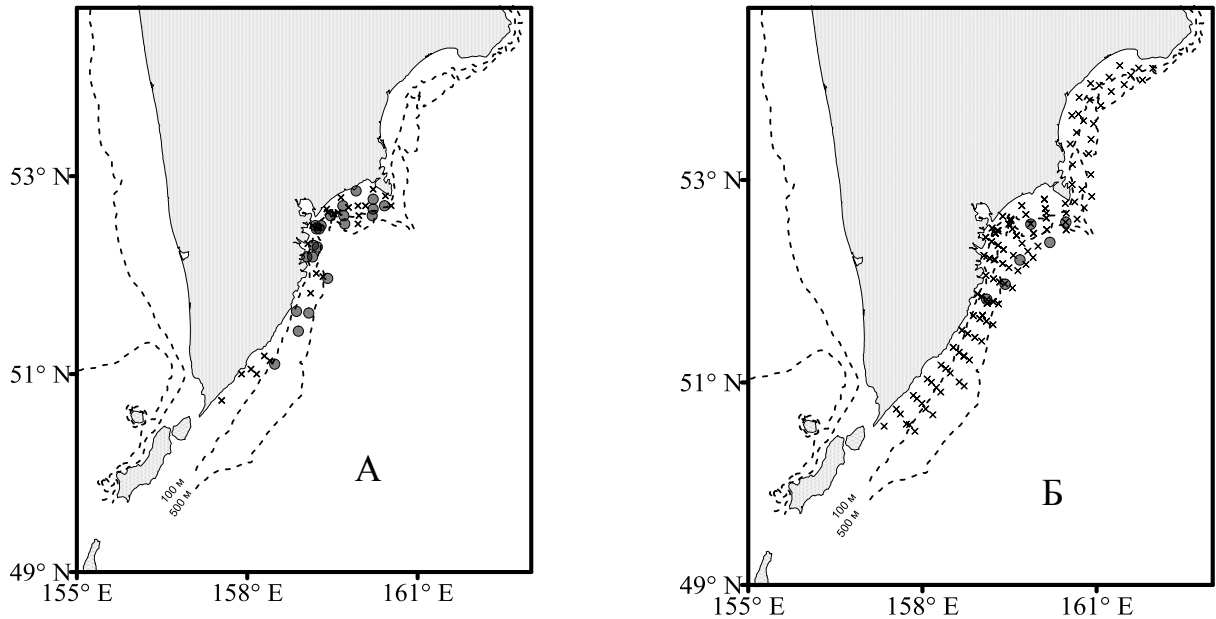


Рисунок 5.39. Распределение *Rhynocrangon* sp. в районе юго-восточной Камчатки в 2009 (А) и 2016 (Б) гг. Обозначения как на рисунке 5.28

Шримс Долла *C. dalli*. Сублиторальный вид, который массово проникает в верхнюю батиаль. Среди своего рода имеет самый широкий батиметрический диапазон: обитает на глубинах от 3 до 630 м (Слизкин, 2006). Самое большое отмеченное нами скопление личинок обнаружено над глубиной 546 м в Авачинском заливе – 76 экз./м² (Рисунок 5.40).

Данный вид был массовым только в 2017 г. над разными глубинами. В холодные годы его личинок не поймали ни разу, в умеренные – только на станции с глубиной 73 м в юго-восточной части и на станции с глубиной 93 м в Авачинском заливе. В 2017 г. эти личинки обнаружены в третьей части результативных проб над глубинами более 500 м. Над глубинами свыше 1000 м этих личинок поймали в районе резкого свала глубин. В этом месте шельф особенно узкий, поэтому личинок сюда может заносить с более мелководных участков. За весь период были пойманы личинки только первых двух стадий. Вылупление отдельных особей произошло, видимо, еще в конце марта, т.к. в начале апреля уже в пробах обнаружены личинки II стадии.

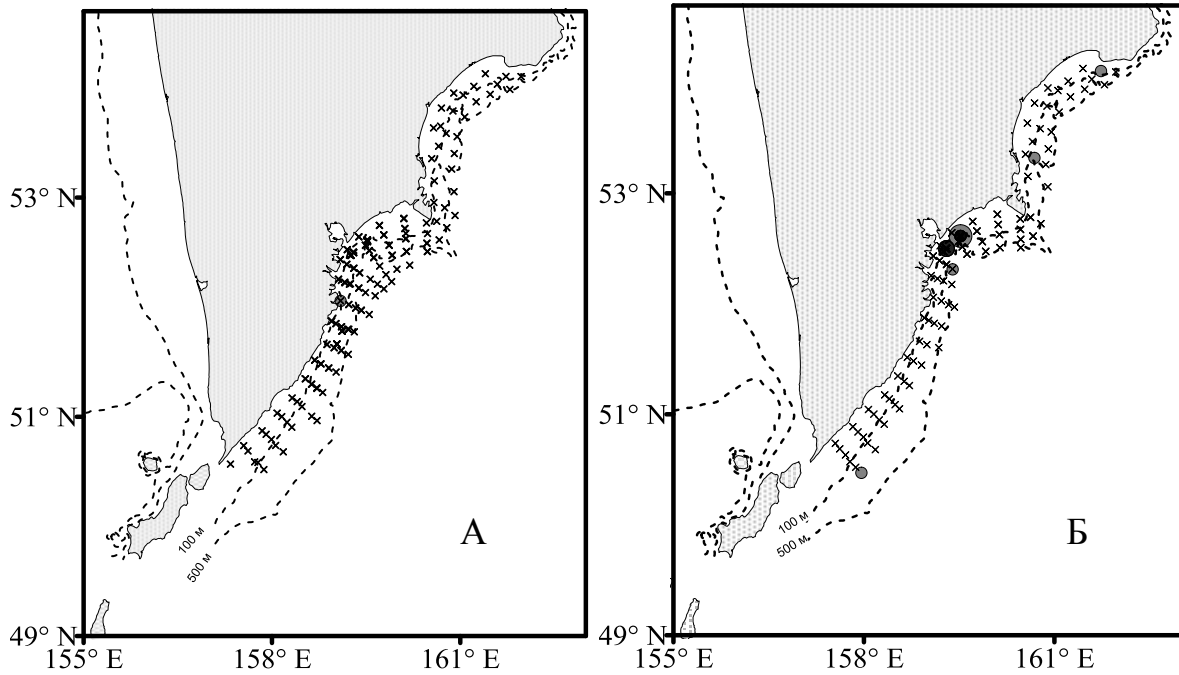


Рисунок 5.40. Распределение *C. dalli* в районе юго-восточной Камчатки в 2016 (А) и 2017 (Б) гг. Обозначения как на рисунке 5.28

5.3. Креветочный меропланктон северо-западной части Берингова моря

В имеющемся материале были обнаружены личинки 18 видов креветок из трех семейств: Pandalidae (3 вида), Thoridae (11 видов), Crangonidae (3 вида). Из них до вида определить удалось лишь 14, остальные – только до рода (*Eualus spp.*, *Rhynocrangon sp.* и *Spirontocaris spp.*). Большую часть обнаруженных креветок можно отнести к шельфовым видам (*P. goniurus*, все Thoridae). Наименее представленная группа – декаподы материкового склона. К ним относятся *P. eous* и *N. communis* (Мясников, 2005), некоторые виды из рода *Eualus*, которые не удалось до конца идентифицировать. Личинки видов семейства Crangonidae, а также *Eualus macilentus* были пойманы только в Олюторо-Наваринском районе.

Личинки креветок обнаружены в Анадырском заливе в 26,7% всех обработанных проб, в Олюторо-наваринском – в 47,7% всех проб и в 57% проб, взятых над шельфом. Над глубинами свыше 256 м личинки креветок обнаружены не были. За пределами шельфа креветки пойманы только на одной станции с глубиной 256 м. Большая часть личинок отмечена в прибрежной части. В Анадырском заливе над глубинами более 71 м личинки креветок не обнаружены.

По количеству пойманных личинок районы сильно различались. В Олюторо-Наваринском районе личинок было поймано в 38 раз больше, чем в Анадырском заливе. Скопления личинок отмечены над глубинами 22–99 м. Максимальное количество личинок

креветок отмечено в заливе Креста и в западной части Анадырского залива. Наибольшее скопление личинок (1179,5 экз./м²) было обнаружено на станции с глубиной 42 м.

5.3.1 Летнее распределение личинок

В 2010 г планктонную съемку в июле-августе производили 2 судна, которые двигались в противоположных направлениях: НИС «Бухоро» шел с юга Олюторо-Наваринского района в сторону Анадырского залива, а НИС «ТИНРО» – из Анадырского залива на юг до м. Наварин. Сроки взятия проб в отдельных районах не совпадали. В результате была получена более полная информация. Мы даем обобщенную характеристику распределения личинок для двух рейсов по районам.

Основную часть улова составляли виды семейства Thoridae (24,4% всех взятых проб). Представители семейства Pandalidae были обнаружены в 10,4% всех проб, Crangonidae – только в 3,7%. В Анадырском заливе чаще всего встречались представители рода *Eualus* (59,9% от всех личинок). По численности доминировали *E. fabricii* и *E. belcheri* (26,0 и 27,5 экз./м², соответственно). Средняя плотность всех личинок креветок не превышала 1,7 экз./м². Процентное соотношение отдельных видов показано на рисунке 5.41. В Олюторо-Наваринском районе по численности доминировали личинки *E. macilentus* и *Eualus sp.2*. Во многих пробах присутствовали зоа *E. fabricii* и (42,9% проб с креветками), *E. macilentus* (26,2%) и *P. goniurus* (26,2%). Немало было также личинок из рода *Spirontocaris*.

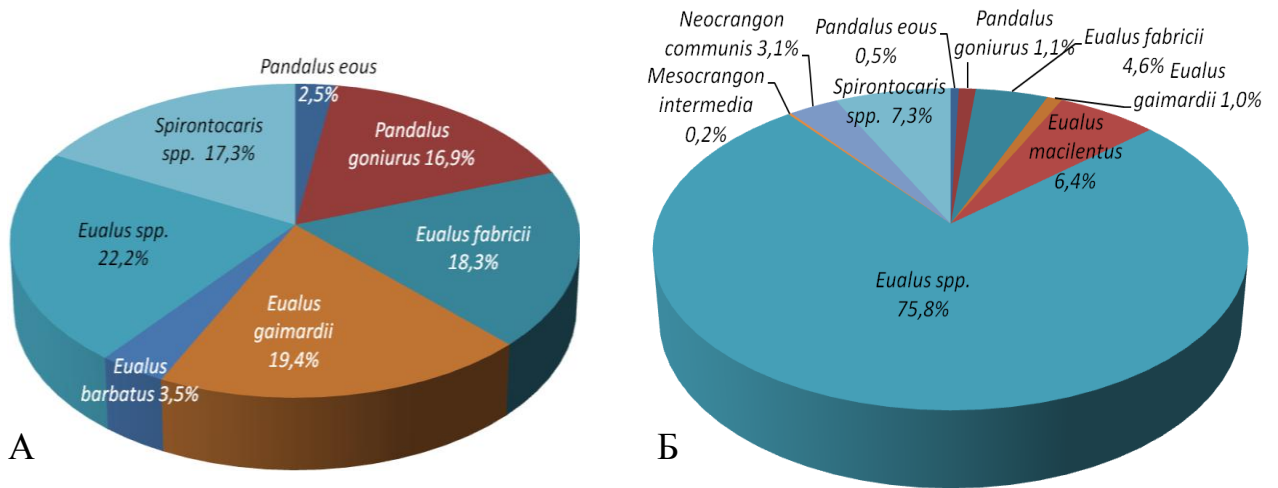


Рисунок 5.41. Соотношение отдельных видов креветок (%) в меропланктоне Берингова моря летом 2010 г.: А – Анадырский залив; Б – Олюторо-Наваринский район

В пробах обнаружены личинки креветок на разных стадиях развития. Самые младшие личинки у большинства видов пойманы не были. Вылупление продолжалось еще в это время у некоторых видов рода *Eualus*, *Spirontocaris*, *E. macilentus* и у *P. tridens* (до середины июля ловили личинок I стадии этих видов). К 20 июля вылупление личинок у всех видов креветок

завершилось. Период вылупления был растянут на 1–1,5 месяца. Личинки II стадии встречались изредка в Анадырском заливе до середины августа. Старшие личинки (IV–VII стадии зоэа) в середине лета в пробах присутствовали у всех видов. Последние стадии зоэа отмечены для *N. communis*, *E. fabricii*, *E. belcheri*, некоторых *Spirontocaris*. У большей части видов развитие происходит в течение всего августа (Седова, Андронов, 2013).

Семейство Pandalidae.

Согласно литературным данным (Виноградов, 1950; Исупов, 1999), в западной части Берингова моря в массе отмечены 5 видов этого семейства: *P. goniurus*, *P. eous*, *P. hypsinotus*, *P. tridens* и *Pandalopsis lamelligera*. Над глубинами 22–109 м были обнаружены личинки 3 видов из этого семейства. Все виды отмечены единично – не более 4 экземпляров на одной станции. В Олюторо-Наваринском районе пандалиды обнаружены в 23,2% проб, в Анадырском – всего в 1% проб.

В эти же сроки проводили облов взрослых креветок в районе исследования в пределах 12-мильной зоны на глубинах 14–110 м. Представители углохвостой креветки по численности доминировали в пробах. Взрослые особи северной креветки обнаружены не были. Гребенчатая креветка поймана в большом количестве в Анадырском заливе, но в Олюторо-Наваринском районе отсутствовала. Максимальные уловы взрослых пандалид наблюдали на глубинах 50–60 м.

Pandalus eous

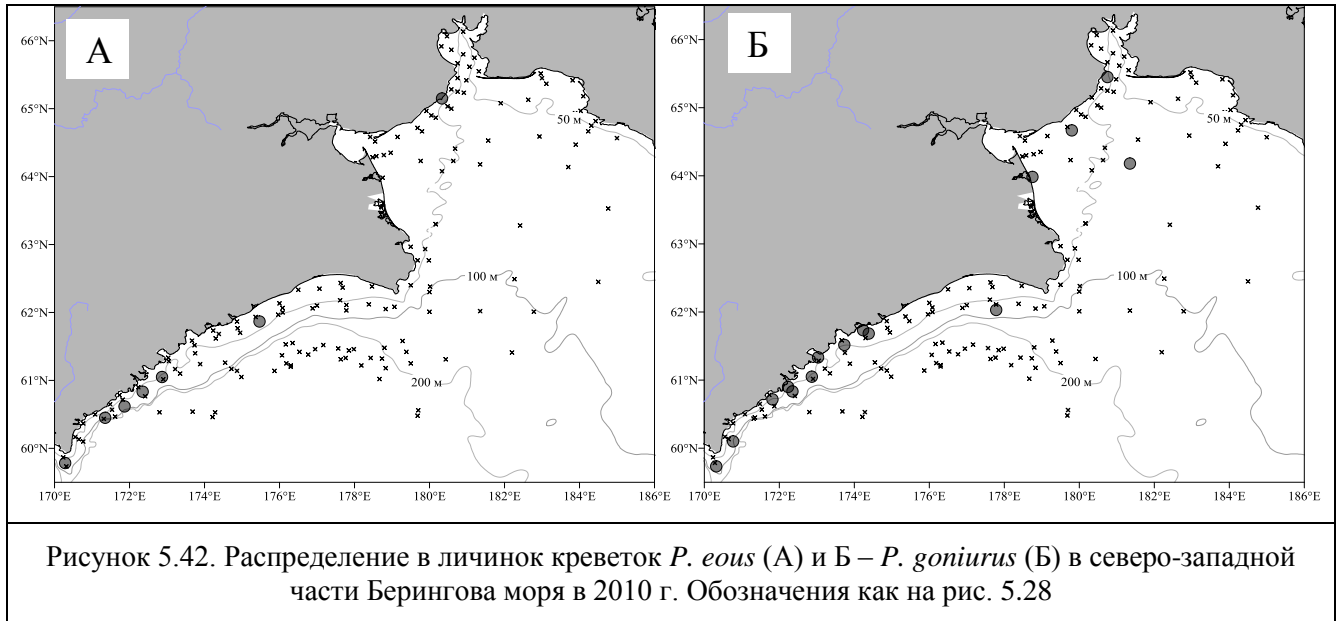
Большая часть личинок северной креветки была поймана на акватории Олюторо-Наваринского района – в 14,3% проб, в Анадырском заливе поймана всего 1 личинка. В пробах обнаружено по 1 экз. II, IV, V и VI стадии и 5 экз. IV стадии развития над глубинами от 22 до 85 м только сетью ИКС-80 (Рисунок 5.42 А). Массовыми были зоэа IV стадии. В сеть Джеди личинки этого вида не попали ни на одной станции. Возможно, это связано с тем, что данная сеть хуже улавливает крупные организмы. Зоэа *P. eous* имеют хорошо развитые плеоподы и плавательные щетинки, поэтому легко избегают сетей с малым диаметром входного отверстия. Почти все представители этого вида были пойманы над глубинами до 100 м, причем самые старшие личинки отмечены ближе к берегу, на станциях с глубинами 20 м.

По данным К.В. Бандурина и М.Г. Карпинского (2015), выпуск личинок северной креветки происходит в мае-июне. Поскольку в наших пробах присутствовали единичные зоэа II стадии, вылупление закончилось не менее трех недель назад, т.е. в конце мая.

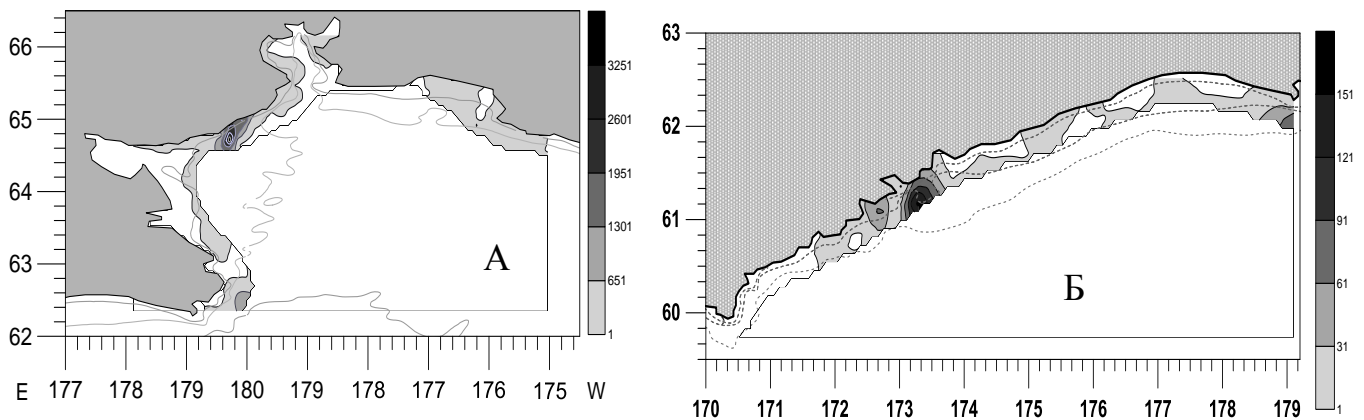
Pandalus goniurus

Над глубинами от 20 до 94 м были пойманы единичные личинки углохвостой креветки, II, IV–VI стадий. В Олюторо-Наваринском районе *P. goniurus* была отмечена в 26,2% проб, в

Анадырском заливе – в 22,2% проб с креветками (Рисунок 5.42 Б). Преобладали личинки IV стадии. Младшие личинки обнаружены над глубинами до 94 м, старшие пойманы на станциях с глубиной 20-85 м. Средняя плотность составляла 1,3 экз./м².



Самок *P. goniurus* наружной икрой обнаружено не было. Выпуск личинок данного вида завершился. Поэтому в планктонных пробах отсутствуют зоза I стадии. Некоторые личинки пойманы на последней стадии зоза. В Анадырском заливе взрослые креветки и личинки обнаружены в одном и том же месте – в западной части залива, куда их, видимо, сносит течениями. Взрослые особи углохвостой креветки концентрировались в это время в центральной части Олюторо-наваринского района (Рисунок 5.43). Личинки в этом районе были пойманы южнее. Сюда их заносит Камчатское течение, идущее вдоль берегов в направлении Олюторского залива. Старшие личинки этого вида обнаружены в южной части залива.



Pandalus tridens

Всего 1 личинка I стадии длиной 4,8 мм поймана на станции с глубиной 76 м.

Семейство Thoridae

По данным М.И. Виноградова (1950) и Б.Г. Иванова (1971), в районе исследования обитает 27 видов из данного семейства, относящиеся к 4 родам. В нашем материале были представители только 2 родов – *Eualus* и *Spirontocaris*. 4 вида личинок, отнесенных к роду *Eualus*, до конца определить не удалось. Один из этих видов (*E. sp. 2.*) является массовым и регулярно встречается в планктонных пробах в Беринговом и Охотском морях в различные сезоны (Макаров, 1966; Седова, 2004; Седова, Андронов, 2013). В российских водах Берингова моря обитает 11 видов из этого рода, для 4 из них (*E. biunguis* (Rathbun, 1902), *Eualus avinus* (Rathbun, 1899), *E. townsendi* (Rathbun, 1902), *E. middendorffi* Brashnikov, 1907) описания личинок отсутствуют.

В пробах отмечены личинки I–VII стадий над различными глубинами. Представители данного семейства были обнаружены почти в половине всех проб из Олюторо-наваринского района и в 9% проб Анадырского залива. Личинки отсутствовали над глубинами свыше 256 м. Основная масса личинок отмечена над глубинами 22–84 м, максимальное количество (1061 экз./м²) – на одной из станций с глубиной 42 м (Рисунок 5.44 А). Наиболее многочисленными были младшие личинки *E. sp. 2* (I–IV зоза).

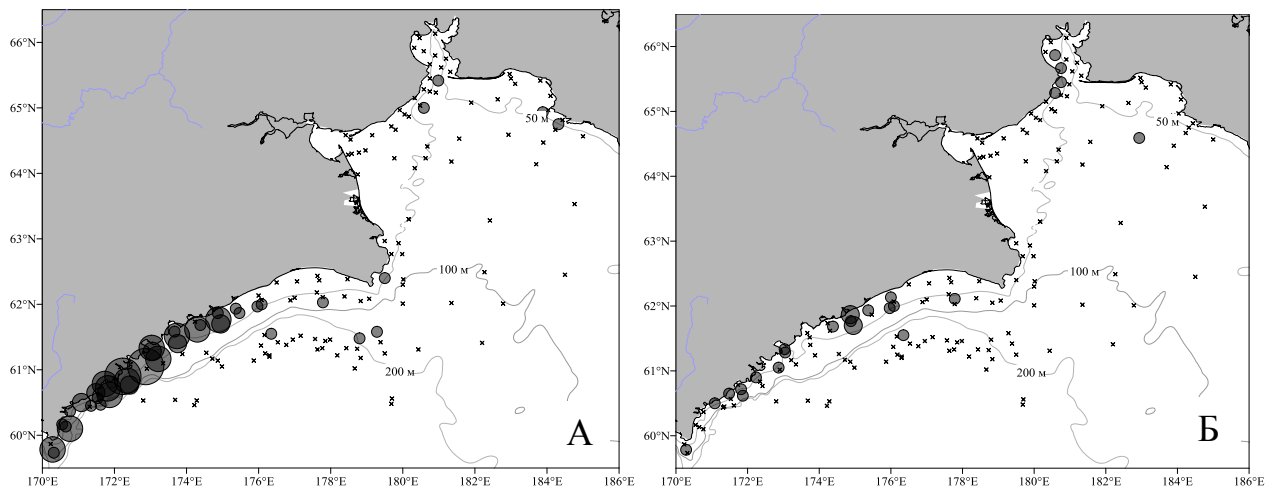


Рисунок 5.44. Распределение личинок *Eualus spp.* (А) и *E. fabricii* (Б) в северо-западной части Берингова моря в 2010 г. Обозначения как на рис. 5.28

Кроме видов из родов *Eualus* и *Spirontocaris*, в данном районе ловили взрослых креветок из рода *Lebbeus*, а также *Heptacarpus flexus* (Rathbun, 1902). Представители рода *Lebbeus* проходят укороченное развитие (не более трех стадий зоза и одну декаподитную). К середине лета такие виды уже выпадают из меропланктона и в пробах отсутствуют.

Eualus fabricii

Данный вид был одним из наиболее многочисленных в меропланктоне западной части Берингова моря. Он отмечен в 42% проб с личинками в Олюторо-Наваринском районе и в 27,8% проб из Анадырского залива. Средняя численность *E. fabricii* в Олюторо-наваринском районе составляла 5,9 экз./м², в Анадырском заливе – 1,4 экз./м². Глубины – от 22 до 256 м. Максимальное количество (73,5 экз./м²) отмечено над глубиной 88 м (Рисунок 5.44 Б). Преобладающей была V стадия. Отмечены личинки IV–VI стадий.

Взрослые особи *E. fabricii* были пойманы в Олюторо-Ннаваринском районе в это время в небольшом количестве – всего 17 экземпляров в пределах шельфа. Возможно, нерест данного вида уже закончился, и взрослые особи мигрировали в другой район, поскольку личинки уже перелиняли не менее трех раз. Промежуток между линьками у личинок большинства видов рода *Eualus* составляет не менее 2 недель. Следовательно, личинки IV–V стадий в меропланктоне провели к этому времени около двух месяцев. Некоторые личинки *E. fabricii* в августе почти закончили свой метаморфоз и в скором времени должны были оседать на грунт.

Eualus belcheri

Поймано 12 экземпляров IV–VI стадий над глубинами 33–85 м в Анадырском заливе и над глубиной 67–85 м – в Олюторо-наваринском. В Анадырском заливе этот вид встречался чаще – 27,8% проб. Средняя численность составляла в этом районе 1,5 экз./м², в Олюторо-Наваринском – 5,9 экз./м² (Рисунок 5.45 А). Самые ранние зоза на последней стадии пойманы в середине августа в Анадырском заливе. Взрослые креветки данного вида пойманы не были.

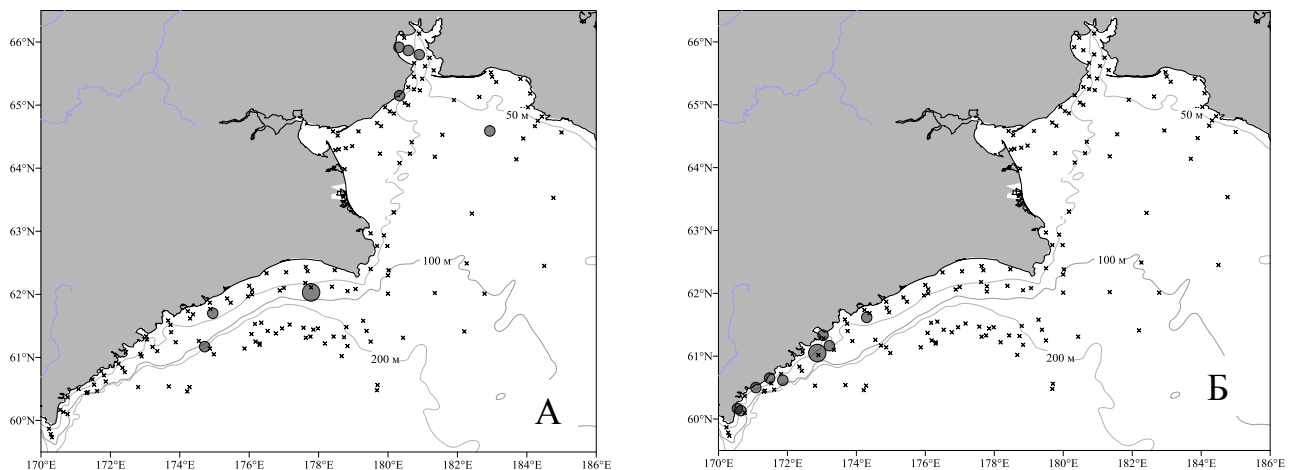


Рисунок 5.45. Распределение *E. belcheri* (А) и *E. macilentus* (Б) в северо-западной части Берингова моря в 2010 г. Обозначения как на рис. 5.28

Eualus macilentus

В Олюторо-Наваринском районе вид отмечен в 19,6% проб, в Анадырском – отсутствует. Были идентифицированы личинки только I стадии, поскольку другие стадии

данного вида не описаны. Личинки встречались над глубинами от 36 до 101 м. Максимальное количество (49 экз.) отмечено на станции с глубиной 84 м (Рисунок 5.45 Б). В Анадырском заливе личинки данного вида не обнаружены. Возможно, они уже перелиняли и перешли в разряд неопределяемых. Поскольку в пробах было обнаружено много неидентифицированных личинок данного рода, вероятно, значительную долю из них составляют личинки данного вида, который является одним из самых распространенных в этом районе. Взрослые особи пойманы в Олюторо-Наваринском районе. Больше всего их было на глубине 30–40 м.

Eualus sp. 1

Личинки данного вида были малочисленными и встречались редко – всего в 5,2% всех проб. Над глубинами 22 – 78 м было поймано 3 экз. III стадии, 4 экз. IV стадии, 3 экз. V стадии и 1 экз. VI стадии зоза. В Анадырском районе была найдена всего 1 личинка V стадии.

Eualus sp. 2

Самый многочисленный вид креветок, регулярно встречающийся в планктонных пробах с весны по сентябрь. Ранее эти личинки были описаны Макаровым (1966) под условным обозначением *Eualus sp. A* для Охотского моря. Вид был отмечен почти в трети всех взятых проб, основная часть поймана в Олюторо-Наваринском районе – 1122 экз. – там они встречались в 53,6% всех станций. В Анадырском заливе *E. sp. 2* обнаружен на 7 станциях, что составляет 9% проб из данного района. Личинки пойманы над глубинами от 20 до 109 м. Максимальное количество отмечено на станциях с глубинами 74–84 м. Личинок I стадии было меньше всего – 6 экз., II стадии – 380 экз., III – 389, IV – 296, V – 55 экз. Найдена также 1 личинка, предположительно отнесенная нами к IX стадии. В большинстве случаев в одной пробе можно было обнаружить личинок сразу нескольких стадий развития.

Eualus sp. 3

На 2-х станциях с глубинами 24 и 64 м обнаружено 4 личинки IV стадии только в Олюторо-Наваринском районе. По материалам донной съемки, в это время в районе исследования встречаются представители четырех видов рода *Eualus*. Кроме *E. macilentus* и *E. fabricii*, были пойманы взрослые особи *E. middendorfi* и *E. biungius*. Возможно, личинки именно этих видов массово присутствовали в меропланктоне.

под Spirontocaris

В Анадырском заливе зоза данного рода обнаружены над глубинами 16–46 м, в Олюторо-Наваринском районе – над 22–109 м (Рисунок 5.46). Представители рода *Spirontocaris* присутствовали в половине проб из Олюторо-Наваринского района и в 22,2% проб из Анадырского залива. Численность их не превышала 10,5 экз./м² в Анадырском заливе. Средняя численность в Олюторо-Наваринском районе составляла 9,4 экз./м². На отдельных станциях

обнаружены скопления с плотностью 42–73,5 экз./м² над глубинами 33–88 м. В пробах отмечены личинки I–VI стадий. Преобладали самые старые зоэа.

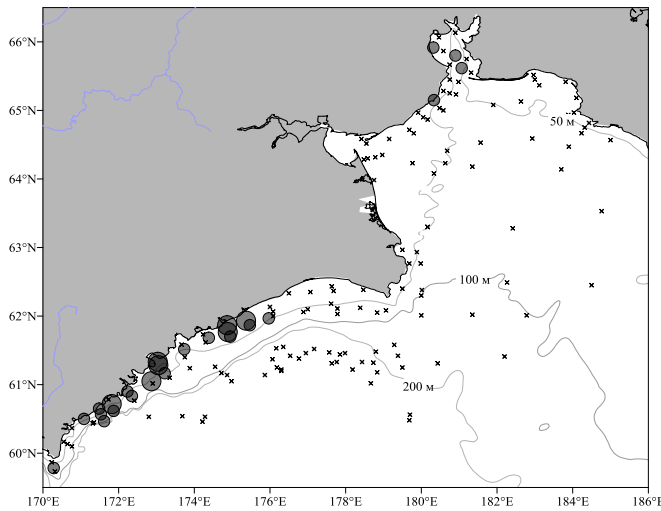


Рисунок 5.46. Распределение личинок рода *Spirontocaris* в северо-западной части Берингова моря в 2010 г.

В Беринговом море обитает не менее 6 видов этого рода. Личинки большинства видов не описаны, либо описаны только I и II стадии зоэа. Исключение – *S. phippsi* и *S. spinus*, личинки которых описаны только из Атлантического океана (Squires, 1993). Ранние личинки *Spirontocaris* на последней стадии зоэа пойманы 20 июля. Из взрослых представителей данного рода в момент съемки пойманы в малом количестве *S. ochotensis*, *S. spinus*, *S. arcuatoides*, *S. phippsi*, *S. arcuata*.

Семейство Crangonidae

В западной части Берингова моря обитает 13 видов семейства Crangonidae из 5 родов. В пробах найдены личинки только 3 видов, из которых наиболее многочисленным был *N. communis*. Личинки из данного семейства были пойманы только на акватории Олюторо-Наваринского района над глубинами 64–94 м. *M. intermedia* и *Rhynocrangon sp.* отмечены всего на двух станциях с глубиной 55 и 94 м.

По данным Мясникова (2005), в районе исследования, кроме обнаруженных, обитает еще 7 видов шримсов. Почти все они (кроме *C. dalli*) проходят укороченное развитие, а поэтому уже к середине лета должны перейти к донному образу жизни (Макаров, 1966). Последний вид обитает у самых берегов на малых глубинах. Возможно, поэтому его не оказалось в наших пробах. Среди взрослых были обнаружены самки *Sclerocrangon salebrosa*, у которых икра была с глазком, следовательно, личинки еще не вышли в планктон.

Neocrangon communis

Всего было поймано 13 экз. IV стадии и 3 экз. V стадии зоэа над глубинами 24–88 м. Максимальное количество личинок данного вида обнаружено на станции с глубиной 74 м (Рисунок 5.47). В Олюторо-Наваринском районе данный вид был отмечен в 12,5% проб.

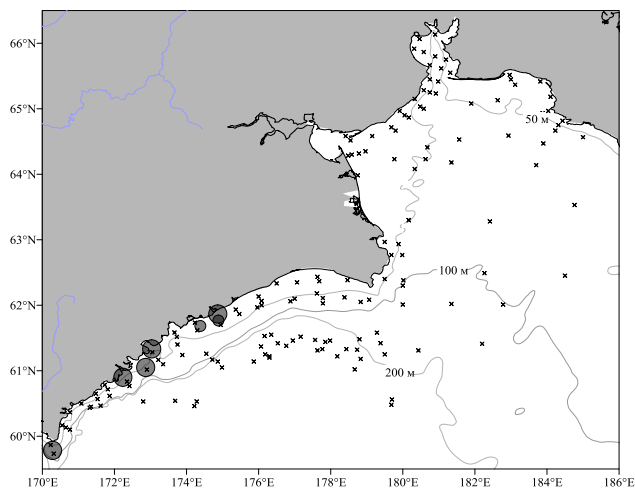


Рисунок 5.47. Распределение личинок *N. communis* в северо-западной части Берингова моря в 2010 г.

Rhynocrangon sp.

Поймана всего 1 личинка IV стадии развития в самой южной точке района исследований на станции с глубиной 94 м. Личинка III стадии поймана над глубиной 55 м на юге Олюторо-Наваринского района.

Mesocrangon intermedia

Пойманы 2 личинки IV стадии на станции с глубиной 64 м. Взрослые особи были многочисленными в это время и по численности не уступали углохвостой креветке (Рисунок 5.48).

У большинства самок была икра на стадии глазка. Следовательно, личинки массово в этом районе появятся позднее. Можно предположить, что личинки, выпущенные старыми самками, уже заканчивают метаморфоз, а молодые самки еще вынашивают икру,

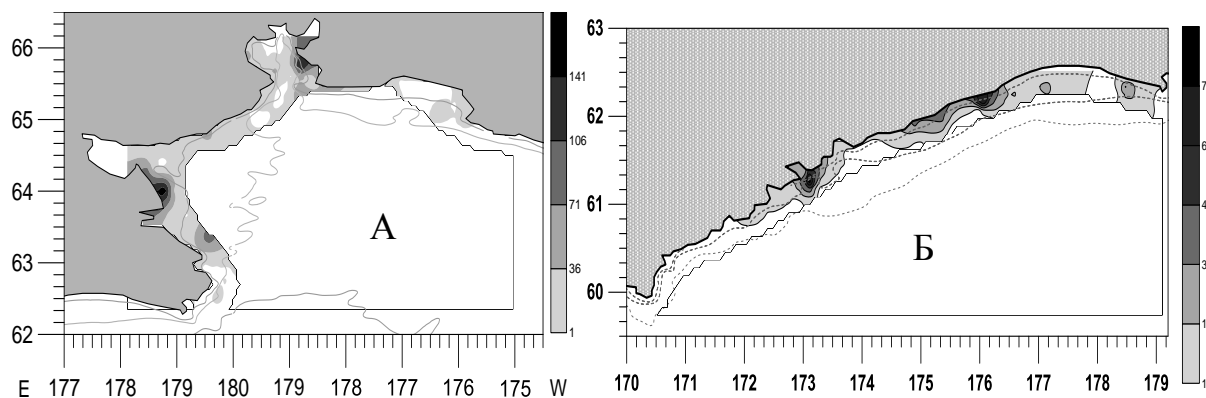


Рисунок 5.48. Распределение взрослых креветок рода *Mesocrangon* (кг/км²) в Анадырском заливе (А) и в Олюторо-Наваринском районе (Б) в августе 2010 г.

5.3.2 Распределение личинок креветок в западной части Берингова моря осенью

В августе-сентябре 2005 г. было взято 218 планктонных проб в Северо-западной части Берингова моря над глубинами 22–269 м. Личинки креветок единично были обнаружены только на трех станциях с глубинами 42–222 м. Одна личинка *P. goniurus* V стадии была поймана в Анадырском заливе над глубиной 55 м. На этой же станции была обнаружена 1 личинка *Eualus* sp. V стадии. Еще одна такая же личинка поймана в Олюторо-Наваринском районе на станции с

глубиной 44 м. За пределами шельфа над глубиной 222 м поймали 1 экз. *P. eous* VII стадии зоеа. На рисунке 5.49 показаны места поимки перечисленных видов.

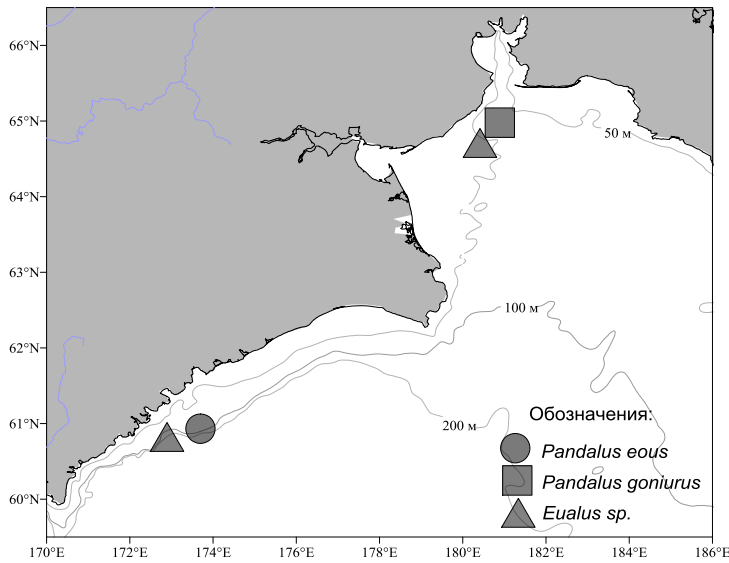


Рисунок 5.49. Места поимки личинок креветок в западной части Берингова моря осенью 2005 г.

Таким образом, личиночное развитие *P. eous*, *P. goniurus* некоторых видов рода *Eualus* в северо-западной части Берингова моря продолжается до октября. Остальные виды к этому времени уже закончили свой метаморфоз и перешли к донному образу жизни.

В сентябрьских пробах 2010 г. из Анадырского залива и Олюторо-Наваринского района личинки креветок обнаружены не были. К этому времени практически все виды уже заканчивают

свое развитие и оседают на дно.

5.4. Креветочный меропланктон Чукотского моря

Глобальное потепление – повышение средней температуры климатической системы Земли – является неоспоримым фактом (Кокорин, 2014). Начиная с 1970-х годов, как минимум 90% энергии потепления аккумулируется в океане. Арктический морской лед продолжает отступать с нарастающей скоростью. Изменения во времени, наличии, протяженности или толщине морского льда оказывают глубокое влияние на прибрежные сообщества, морских млекопитающих, морских птиц, рыб, планктон и океанографические условия. Все это увеличивает интерес к изучению арктического шельфа, в частности, Чукотского моря.

Пробы собирали с 19 сентября по 6 октября 2010 г на НИС «ТИНРО» океанической сетью Джеди (БСД-49) над глубинами 43–54 м. Облавливали слой от дна до поверхности в разное время суток. Уловистость от времени суток не зависела.

В имеющемся материале были обнаружены личинки четырех видов креветок, принадлежавших только к одному семейству – Thoridae. Из них до вида определить удалось лишь 1, остальные – только до рода (*Eualus*, *Lebbeus* и *Spirontocaris*).

Температура поверхностного слоя воды в момент взятия пробы находилась в пределах 2,3–8,0°C. Средняя температура на поверхности – 6,3°C, в придонном слое – 2,1°C. Разница между температурой поверхностного и придонного слоя воды колебалась в пределах 0,1–6,9°C.

Личинки обнаружены на станциях с максимальной разницей между поверхностной и придонной температурой воды.

Личинки креветок обнаружены в 26,7% всех проб над глубинами 48–51 м. (Рисунок 5.50). Все личинки находились на последних или предпоследних стадиях развития, т.е. были достаточно близки к оседанию на грунт и превращению в ювенильных особей. Максимальное обнаруженное скопление – 25 экз./м² над глубиной 51 м.

E. belcheri – циркумбореальный, преимущественно арктический сублиторальный вид, проходящий 6 стадий личиночного развития (5 стадий зоэа и 1 декаподитную). Личинки V

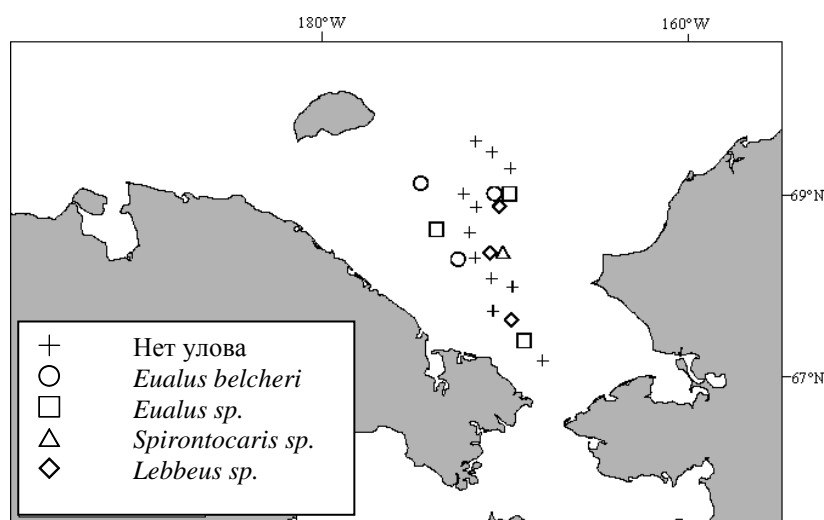


Рисунок 5.50. Места поимки личинок каридных креветок в Чукотском море осенью 2010 г.

стадии данного вида были пойманы на трех станциях с глубинами 48–51 м. Температура поверхностного слоя была близкой к максимальной (6,4°C). После пятой стадии зоэа личинка превращается в декаподита и в течение короткого времени оседает на грунт.

Другой вид рода *Eualus* в своем развитии, вероятно, проходит на одну–две стадии зоэа больше. В момент взятия пробы личинки находились на V–VI стадиях зоэа. Если предположить, что данный вид имеет не более 7 стадий зоэа, то оседание должно было происходить в начале октября, но не ранее конца сентября. Личинки *Eualus sp.* пойманы над глубиной 50–51 м с поверхностной температурой воды 5,6°C.

Личинки неидентифицированного вида из рода *Spirontocaris* отмечены на одной и той же станции с глубиной 51 м. Поверхностная температура составляла 6°C. Были обнаружены последняя VI стадия зоэа и декаподит. На этой же станции пойман декаподит *Lebbeus sp.*

Пробы собирали в те же сроки, что и в Беринговом море на НИС «Бухоро». В Беринговом море планктон ловили одновременно двумя сетями – ИКС-80 и БСД-49. Уловистость личинок креветок сетью Джели сильно уступает икорной сети (Седова, Григорьев, 2006). Тем не менее, в Чукотском море личинки регулярно встречались, хотя и в небольшом количестве. В Беринговом море они уже явно отсутствовали в планктоне. Следовательно, личиночное развитие каридных креветок семейства Thoridae запаздывает в Чукотском море на 3–4 недели по сравнению с Беринговым морем.

**Глава 6. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЛИЧИНКАМИ КАРИДНЫХ КРЕВЕТОК
ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫХ РЕСУРСОВ РАЗНЫХ РАЙОНОВ СЕВЕРО-
ЗАПАДНОЙ ПАЦИФИКИ**

Неоднократные эксперименты по выращиванию личинок каридных креветок в лаборатории показали, что длительность метаморфоза зависит, преимущественно, от двух факторов – температуры и обеспеченности пищей (Schultze and Anger, 1997; Wienberg, 1982; Wehrtmann, 1991). Общая продолжительность личиночного развития зависит также от количества стадий. Для каждой популяции количество стадий остается постоянным в течение длительного времени.

К. Шульц и К. Ангер (Schultze and Anger, 1997) установили, что линька происходит через примерно равные промежутки времени при постоянной температуре воды, а продолжительность отдельных стадий зависит от температуры. Ими была обнаружена нелинейная зависимость между средней продолжительностью межлинькового периода и температурой. Похожие результаты были получены в экспериментах по выращиванию других личинок каридных креветок (Criales and Anger, 1936; Konishi and Kim, 2000; Li and Hong, 2003, 2004; Modlin, 1980; Rodriguez and Cuesta, 2011; Siegfried, 1989; Tesmer and Broad, 1964; Yang and Kim, 2005; Yang, 2005). Средние значения продолжительности одной стадии для разных видов оказались близкими при определенных температурах. Анализ этих данных показал, что для одной стадии зоа требуется примерно 63–90 градусодней, в среднем около 77 градусодней (Таблица.6.1).

Таблица 6.1

Продолжительность одной стадии зоа у личинок каридных креветок в зависимости от температуры воды

Температура, °С	Продолжительность, сут.	Количество градусодней
2,5–3	21–24	63–72
4–5	16–18	72–80
6–7	12–14	72–84
9–10	8–9	72–81
12–13	6–7	72–84
15	5–6	75–90
18	4–5	72–90

Зная температуру поверхностного слоя воды, можно рассчитать приблизительную продолжительность отдельной стадии в каждом конкретном случае и общую продолжительность развития. Для расчетов были использованы гидрологические данные,

полученные сотрудниками КамчатНИРО при проведении планктонных съемок 1999–2017 гг. (архив КамчатНИРО).

6.1. Период встречаемости и длительность развития личинок креветок в восточной части Охотского моря

Mesocrangon intermedia

В 1999 г. личинки I стадии отмечены в пробах до 4 августа. Температура поверхностного слоя воды в это время не опускается ниже 7–9°C, поэтому самые последние особи должны были оседать через 40–45 дней, т.е. в середине сентября. Основная масса личинок *M. intermedia* в конце июля 1999 г. была на IV стадии. Следовательно, массовое вылупление происходило в последней декаде июня, а массовое оседание должно было произойти в середине августа. Самые старшие зоза V стадии были пойманы 24 июля, когда температура была еще недостаточно высокой, поэтому развитие этих личинок должно было продолжаться с первой половины июня до начала августа. 25 сентября 1999 г. в северной части были пойманы зоза IV стадии, так что самые поздние особи данного вида оседали в этот год в середине сентября. Эти личинки должны были вылупиться примерно месяц назад. Таким образом, вылупление было растянуто с 25 августа до 15 июня – на 9 недель. Год был холодным, поэтому вылупление задержалось и оказалось менее растянутым. На рисунке 6.1 показаны сроки развития личинок креветок семейства Crangonidae. Синим цветом показаны холодные годы, красным – теплые, зеленым – умеренные.

В апреле 2001 и 2002 гг. личинки промежуточного шримса не были обнаружены. В этот период температура поверхностного слоя даже за пределами шельфа не превышала 1–2°C. 2001 г. считается одним из самых холодных за последние 30 лет (Лучин, Матвеев, 2016).

В конце июля 2001 г. основная масса личинок была на III стадии в конце июля. Поскольку температура воды на поверхности в этот период была достаточно высокой (9–11°C), то развитие этих личинок должно было происходить еще в течение 20 дней, т.е. массовое оседание должно было произойти в последней декаде августа, а вылупиться они должны были 2–3 недели назад, т.к. в начале месяца было еще достаточно холодно (6°C). Зоза V стадии первый раз поймали 15 июля в южной части. Эта личинка должна была не позднее, чем через 10 дней закончить свое развитие. Так как в южной части района в начале июля температура была около 4°C, то для развития этой личинки был необходим период не менее 80 дней. Поэтому можно считать, что самые ранние зоза в 2001 г. вылуплялись не позднее 1 мая. Таким образом, сроки вылупления были растянуты на 3 месяца.

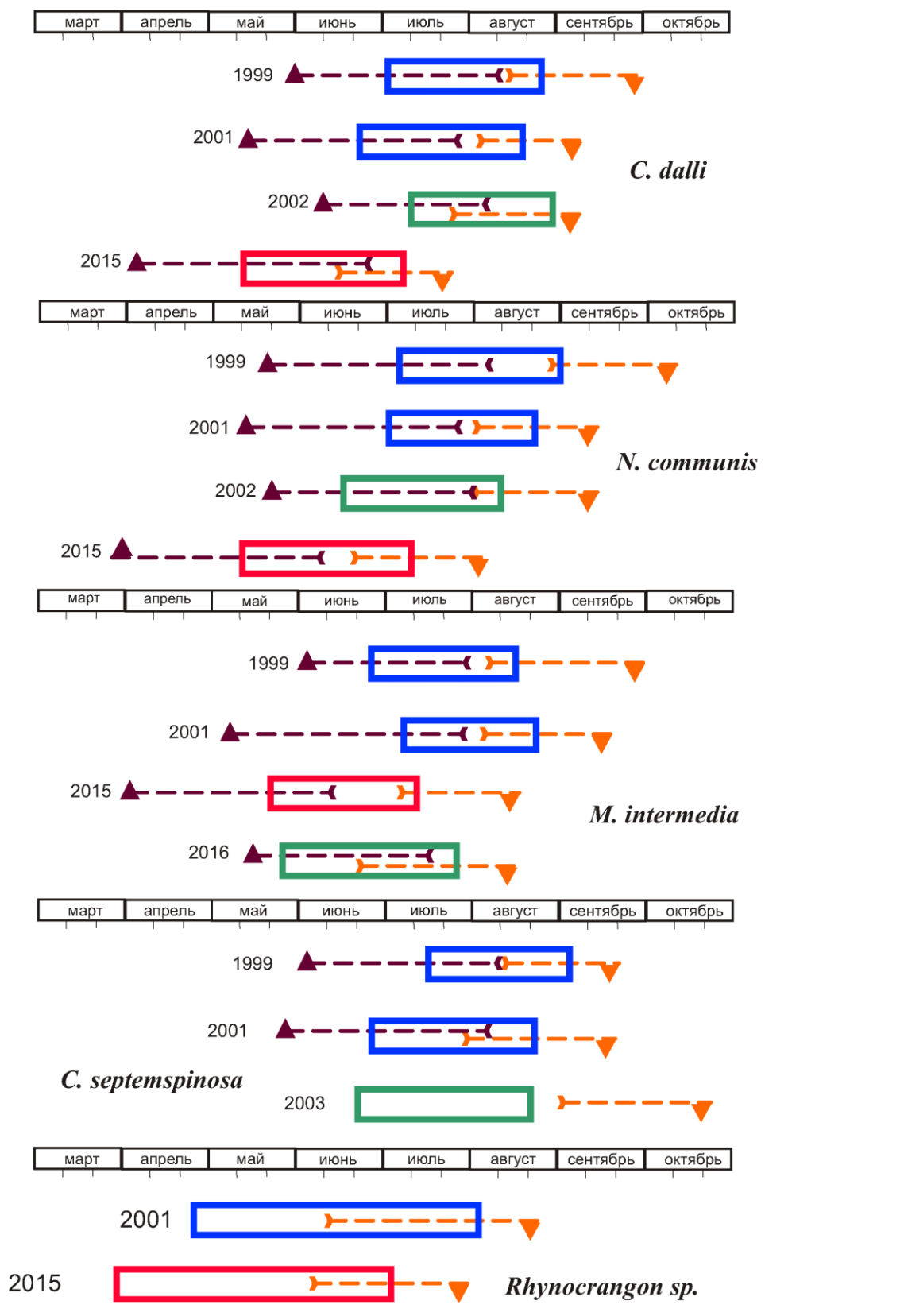


Рисунок 6.1. Сроки развития личинок креветок семейства Crangonidae в восточной части Охотского моря в теплые (красный), умеренные (зеленый) и холодные (синий) годы.

Условные обозначения:

- массовое развитие
 - - - - - — ранние личинки
 - - - - - — поздние личинки
 ▲ — выход самых ранних личинок
 ▼ — оседание последних декаподитов

В 2002 г. вылупление личинок *M. intermedia* было также сильно растянуто – до 10 августа. Этим личинкам необходимо было еще не менее месяца, чтобы закончить свое развитие. Самые старшие зоза V стадии были пойманы 9 августа. Можно предположить, что оседать они начинали в середине августа. Основная масса личинок была на II стадии. Возможно, личинки, появившиеся от самок, созревающих раньше, к этому времени уже осели, а в августе в пробы попадали личинки от более молодых самок.

В июне зоза всех стадий данного вида обнаружены вдоль всего побережья Западной Камчатки. В начале июня 2015 г. температура была 3,5–4°C, к середине июня в прибрежных районах составляла не менее 9°C, а в конце июня-июле поверхностный слой воды был прогрет до 12–15°C. Зоза пятой стадии *M. intermedia* пойманы в начале июня 2015 г. только в южной части шельфа. Развитие одной стадии зоза при низких температурах продолжается более 2 недель, поэтому вылупление самых ранних особей должно было происходить в начале апреля. Личинки пятой стадии зоза пойманы в начале июня только в южной части шельфа. Можно предположить, что оседать самые первые особи должны были уже к середине июня 2015 г. Первая стадия отмечена в пробах в 2015 г. до 5 июля, поэтому самые поздние личинки данного вида должны были развиваться в планктоне еще 1,5 месяца, т.е. до середины августа. Массовыми были зоза III стадии, следовательно, массовое вылупление происходило в середине мая, а массовое оседание должно было происходить после 10 июля. Сроки вылупления были растянуты на 3 месяца.

Самые старшие из обнаруженных личинок *M. intermedia* в 2016 г. вылупились, вероятно, в середине мая, а оседать они начали не ранее середины июля, т.к. температура поверхностного слоя в первую половину лета не превышала 6–9°C. В 2016 г. I стадия зоза встречалась в пробах до 24 июня, поэтому оседание последних особей данного вида продолжалось до середины августа. Основная масса была на II стадии 10–15 июня. Следовательно, массовое вылупление началось в конце мая, а массовое оседание происходило до начала августа. Вылупление в этот год было растянуто на 1,5–2 месяца.

В сентябре 2003 г. личинки данного вида в пробах не обнаружены.

Neocrangon communis

В 1999 вылупление было растянуто, по крайней мере, до 20 августа. В это время вода уже хорошо прогрета, поэтому развитие этих поздних личинок должно было происходить в течение 30–40 дней, т.е. до конца сентября. 30 сентября была поймана личинка V стадии при температуре воды 11°C. Это значит, что до 10 октября отдельные личинки этого вида еще присутствовали в планктоне, а вылупление было растянуто до конца августа. Декаподит обнаружили 26 июля, следовательно, самые первые личинки начали вылупляться не позднее 20 мая, несмотря на то, что год был холодным. Основная масса была на II–III стадии в середине

августа. Следовательно, массовое вылупление началось в середине июля, а массовое оседание происходило до конца августа. Вылупление было растянуто почти на 3 месяца.

В 2001 г. первую стадию ловили до 1 августа при температуре до 10°C. Последняя стадия зоза впервые была отмечена в пробах 15 июля. Первая половина лета была очень холодной, поэтому развитие ранних личинок происходило в течение 2,5 месяцев. Основная масса в конце июля была на III стадии при 12–14°C, поэтому, массовое вылупление происходило в начале июля, а массовое оседание – к 20 августа. Вылупление было растянуто более, чем на 2,5 месяца.

В 2002 г. вылупление было растянуто до 1 августа при температуре не более 10°C. В конце августа вода была прогрета до 12°C. Можно предположить, что последние личинки развивались в планктоне до середины сентября. V стадия впервые в этот год была поймана 20 июля при 9°C, она должна была осесть через 10–12 дней, т.е. к 1 августа. Вылупиться эти личинки должны были примерно 20 мая. Основная масса была на IV стадии, следовательно, массовое вылупление происходило в середине июня, а массовое оседание – к 10 августа.

В 2003 г. I стадия зоза обыкновенного шримса отмечена в пробах до 8 сентября. Температура в это время была в среднем 12°C. Поскольку вылупление происходило с опозданием в этот холодный год, то последние особи должны были развиваться в планктоне еще по крайней мере до 20 октября. В конце сентября еще было немало зоза III стадии, которые по расчетам не должны были осесть раньше 10 октября. В такой же холодный 1999 г. 30 сентября была поймана личинка V стадии при температуре воды 11°C. Это значит, что до 10 октября отдельные личинки этого вида еще присутствуют в планктоне.

В 2013 г. II стадия отмечена до 6 августа. Вылупление было растянуто до конца июля. Осели эти личинки после 5 сентября, т.к. вода в это время прогрета до 13–15°C во всех районах. Самые поздние личинки развивались в максимально короткие сроки – в течение месяца. Массовыми были зоза IV стадии, следовательно, в этот год массовое оседание должно было происходить до конца августа.

В начале июня 2015 г. основная масса личинок была на III–IV стадиях личиночного развития. Температура воды в это время на большей части акватории в среднем составляла 6–7°C, а позже поднялась до 12–15°C. Расчеты показывают, что массовое вылупление должно было состояться 10 мая, а массовое оседание закончилось к 10 июля. Первый декаподит был обнаружен 9 июня на юге, следовательно, вылупление самых ранних особей этого вида началось в самом начале апреля или даже в конце марта. Вылупление было растянуто до 18 июня, т.е. на 13 недель. Самые поздние особи развивались в планктоне в течение 40 дней, т.к. средняя температура в этот период была около 12°C.

Crangon dalli

Первая стадия в пробах 1999 г. отмечена в пробах до 12 августа. Эти поздние личинки должны были развиваться в планктоне до 1 октября. Самые ранние личинки V стадии обнаружены 25 июля. Они должны были осесть к 10 августа, а вылупились они, предположительно, не менее 2 месяцев назад, поскольку лето 1999 г. было холоднее обычного. Массовыми были в середине лета зоа III стадии, т.е. массовое вылупление происходило после 10 июля, а массовое оседание – 20–25 августа. Вылупление было растянуто на 10 недель.

В 2002 г. вылупление было растянуто до 23 июля при температуре 10–12°C. Позднее температура воды повысилась до 12–14°C в конце августа. Следовательно, последние личинки должны были развиваться в планктоне еще до 5 сентября. V стадия впервые в этот год была поймана 21 июля, она должна осесть через 2 недели, т.е. к 4–5 августа. Вылупиться эти личинки должны были 2 месяца назад, примерно 10 июня. Основная масса находилась на II стадии, следовательно, массовое вылупление происходило 10 июля, а массовое оседание – в конце августа.

В 2003 г. во второй половине лета основная масса личинок была IV стадии. Они должны были развиваться еще 2 недели, т.е. до 10–20 сентября. Первая стадия отмечена в пробах до 8 сентября, следовательно, поздние личинки должны были осесть не ранее середины октября.

В середине июля 2001 г. основная масса личинок была на II–III стадии. Поскольку температура воды на поверхности в этот период была достаточно высокой (9–11°C), то развитие этих личинок должно было продолжаться еще около месяца, т.е. массовое оседание должно было происходить в середине августа, а вылупиться они должны были 3–4 недели назад, т.к. в начале месяца было еще достаточно холодно (6°C). Зоа V стадии первый раз обнаружили 15 июля в южной части. Эта личинка должна была примерно через 10 дней закончить свое развитие. Так как в южной части района в начале июля температура была около 4°C, то для развития этой личинки был необходим период не менее 2,5 месяцев. Поэтому можно считать, что самые ранние зоа в этот год вылуплялись в середине мая. Вылупление в этот год происходило до 2 августа. Таким образом, сроки вылупления были растянуты на 3 месяца. Последние особи должны были начать оседать после 5 сентября.

В начале июня 2015 г. основная масса личинок была на III стадии личиночного развития. Температура воды в это время на большей части акватории в среднем составляла 6–7°C, а позже поднялась до 12–15°C. Расчеты показывают, что массовое вылупление должно было состояться месяц назад, т.е. 10–15 мая, а массовое оседание началось после 8 июля. Зоа IV стадии была обнаружена 9 июня на юге, следовательно, вылупление самых ранних особей этого вида началось в самом начале апреля. Вылупление было растянуто до 16 июня, т.е. на 6 недель.

Самые поздние особи развивались в планктоне в течение 35–40 дней, т.к. средняя температура в этот период была около 14–16°C.

Crangon septemspinosus

В 2001 г. вылупление было растянуто до 7 июля, т.к. 25 июля в пробах еще обнаружены зоза II стадии. Развиваться эти личинки должны были примерно до 20–25 августа. Самые старшие из пойманных личинок были V стадии зоза 25 июля. Они должны были начать оседание после 5 августа, а вылупились около двух месяцев назад. Массовыми были зоза III–IV стадии, следовательно, массовое оседание должно было происходить в конце августа, а массовое вылупление – в самом конце июня.

Во второй половине 2003 года первая стадия в пробах уже не встречалась, II стадия отмечена до 8 сентября. Следовательно, вылупление было растянуто до первых чисел сентября, а оседание последних особей должно было продолжаться до 20 октября. Массовое вылупление в этот год должно было начаться не позднее 20 июня, а оседание – во второй половине августа.

В 1999 г. V стадия первый раз обнаружена 25 июля. Следовательно, первые особи начали оседать после 10 августа, а вылупление происходило в самом начале июня. Вылупление происходило до 8 августа. Последние особи должны были развиваться в планктоне еще более месяца, т.е. до середины сентября. Массовыми в конце июля были зоза II стадии. Это значит, что массовое вылупление продолжалось до второй декады июля, а массовое оседание должно было закончиться в начале сентября, т.к. лето было холодным.

Rhynocrangon sp.

В 2001 г. вторая стадия зоза обнаружена в пробах до 11 июля. Вылупление было растянуто более, чем на 3,5 месяца. Первая половина лета была очень холодной, поэтому развитие личинок продолжалось более трех месяцев. Массовое вылупление происходило в конце апреля, а массовое оседание – к 1 августа. Последние личинки должны были оседать в конце августа.

В 2002 г. основная масса личинок вылупилась во второй половине апреля, следовательно, массовое оседание происходило в середине августа.

В начале июня 2015 г. основная масса личинок была на IV стадии личиночного развития. Температура воды в это время на большей части акватории в среднем составляла 6–7°C, а позже поднялась до 12–15°C. Расчеты показывают, что массовое вылупление должно было происходить в начале апреля, а массовое оседание закончилось к 5 июля. Вылупление было растянуто до 1 июня. Самые поздние особи развивались в планктоне в течение 55 дней, т.к. средняя температура в этот период была около 12°C.

В 2016 г. вылупление было растянуто, по крайней мере, до 1 июня. В это время вода уже умеренно прогрета, поэтому развитие этих личинок должно было происходить в течение 55–60 дней, т.е. до конца июля.

Argis ovifer

Личинки данного вида были пойманы в 2015 и 2016 г. примерно в одни и те же сроки. Развитие их продолжалось в течение 35 дней с 10–13 июня до 15–50 июля. Эти сроки можно считать сроками массового развития (Рисунок 6.2).

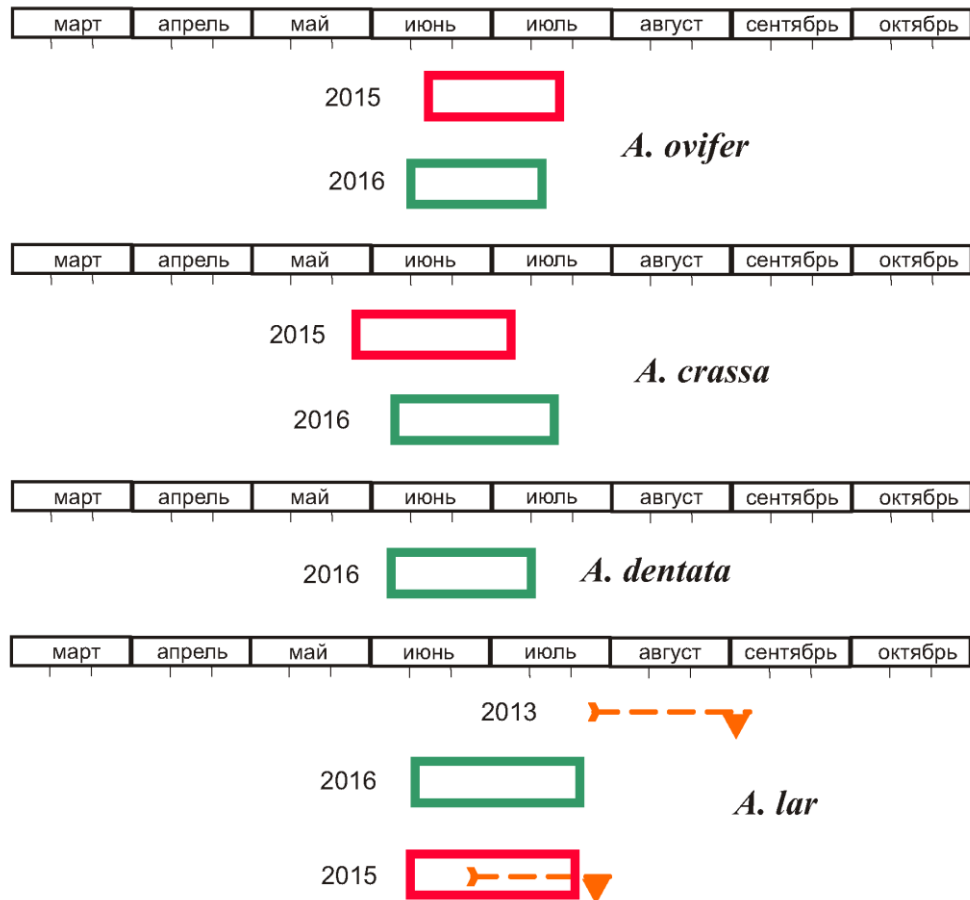


Рисунок 6.2. Сроки развития личинок креветок рода *Argis* в восточной части Охотского моря. Обозначения как на рисунке 6.1

Argis crassa

В 2015 г. массовое вылупление происходило в конце мая. Развитие происходило в течение 40 дней при температуре 3–10°C. Оседание закончилось в первой половине июля.

В 2016 г. массовое вылупление было сдвинуто на 10 дней и происходило в первой половине июня. Развитие продолжалось в течение 40 дней при температуре 5–9°C. Оседание происходило в середине июля.

Argis dentata

В 2016 г. массовое вылупление происходило в начале июня. Развитие продолжалось в течение 40 дней при температуре 5–9°C. Оседание происходило после 10 июля.

Argis lar

В 2013 г. II стадия отмечена в пробах до 6 августа. Вылупление было растянуто до конца июля. Осели эти личинки после 1 сентября, т.к. вода во второй половине лета прогрета до 13–15°C во всех районах. Самые поздние личинки развивались в максимально короткие сроки – в течение месяца.

В 2015 г. II стадия зоза поймали с конца июня до 7 июля. Температура в это время была в среднем 12°C. Последние особи должны были развиваться в планктоне еще, по крайней мере, до 25 июля. Массовое вылупление происходило в начале июня, а массовое оседание – во второй половине июля.

В 2016 г. массовое вылупление происходило в середине июня, а массовое оседание – во второй половине июля. Личинки развивались в течение 45 дней.

Eualus spp.

В пробах отмечены почти все стадии видов рода *Eualus*, кроме самых старших. Ранние личинки выходят в планктон раньше многих других родов – уже в начале апреля. Вероятно, некоторые виды вылупляются еще раньше – в марте, т.к. в апреле 2002 г. в пробах уже были отмечены личинки II стадии. Вылупление растянуто на 5 месяцев. Это, скорее всего, связано с тем, что мы здесь имеем целый комплекс видов с разными экологическими особенностями.

В 2001 г. первые личинки данного рода были 20 апреля пойманы на севере, а с 29 апреля на юге отмечены уже на всех станциях, т.е. началось массовое вылупление. Вылупление в 2001 г. было растянуто на 3 месяца, поскольку 5 августа еще встречались зоза I стадии. Т.к. мы не знаем, сколько стадий имеет данный вид, предсказать сроки оседания затруднительно.

В 2002 г. в конце апреля в пробах встречались единичные экземпляры *Eualus*. Вылупление было растянуто до 9 августа. В 2013 г. первая стадия встречалась до 7 августа.

В теплый 2015 г. в начале июня в пробах уже присутствовали старшие личинки VI–VII стадий зоза. Следовательно, самые первые особи должны были закончить метаморфоз через месяц, т.е. к началу июля. Основная же масса в июне-июле была на II–IV стадиях. Вылупление самых ранних личинок происходило не позднее 5 марта.

В 2003 г. первая стадия отмечена до 6 сентября. В начале сентября в пробах присутствовали зоза VI–VII стадий. Они вылупились во второй половине мая. В сентябре 1999 г. в планктоне присутствовали все стадии зоза *Eualus spp.* Это значит, что развитие должно было продолжаться до самой поздней осени.

Eualus belcheri

В районе западнокамчатского шельфа II–III зоза данного вида отмечены только 10 июня 2015 г. В это время температура поверхностных вод была около 8°C. Весна была теплее обычного. Поскольку вид имеет 5 стадий зоза и 1 декаподитную, развитие его должно было закончиться 8–15 июля. Вылупление происходило, вероятно, 20–25 мая (Рисунок 6.3).

Eualus fabricii

Зоза II–IV стадий встречаются в первой половине июня в теплые и умеренные годы. В это время обычно температура в среднем составляет 5°C. Данный вид линяет до декаподита 5 раз, поэтому оседать личинки должны были примерно после 20 июля. Вылупление происходит у них, вероятно, в самом начале мая. Срок развития, таким образом, составляет более 2,5 месяцев.

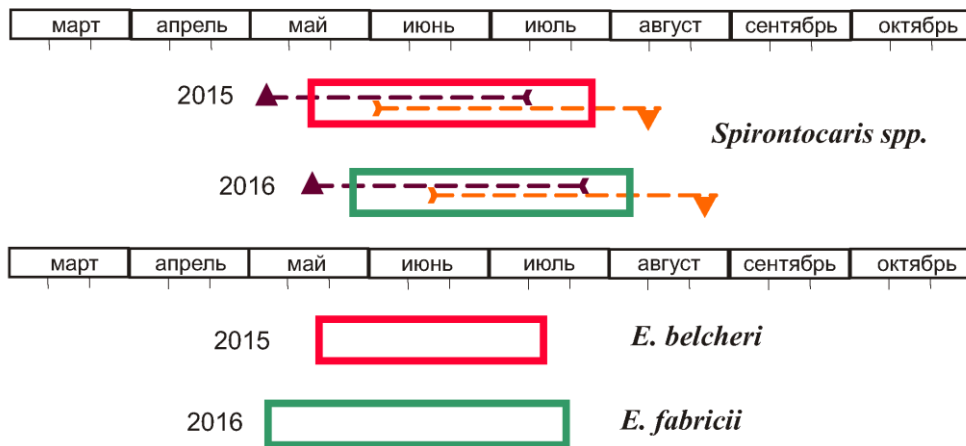


Рисунок 6.3. Сроки развития личинок креветок семейства Thoridae в восточной части Охотского моря. Обозначения как на рисунке 6.1.

Spirontocaris spp.

В северо-западной части Тихого океана обитает более 10 видов данного рода, определение до вида большей части из них пока невозможно на всех стадиях. Большинство из них имеет 6 стадий зоза, поэтому можно сроки их развития рассматривать вместе.

Последняя стадия зоза в теплое лето появилась уже 12.06.15 над глубиной 120 м в южной части, а в северной – к началу июля. В это время вода уже была прогрета до 9–12°C. Расчеты показывают, что первые особи креветок рода *Spirontocaris* должны, по нашим данным, оседать с конца июня, а вылупились они не позднее 20 апреля. Основная масса личинок еще находилась на IV стадии. Следовательно, большая часть закончит метаморфоз не ранее 10–15 июля. Массовое вылупление в этот год происходило, вероятно, в середине мая. Вылупление в 2015 г. закончилось в начале июня, поэтому последние особи должны были оседать после 25 июля.

В 2016 г. вылупление было растянуто на 2–2,5 месяца. Оседать последние личинки должны были в первой декаде августа. В центральной части этих видов практически не было. Старше IV зоза *Spirontocaris spp.* в начале июля 2016 г. не обнаружили, следовательно, им еще предстоит линять 3 раза, и оседание произойдет не раньше 25 июля. Вылупились эти личинки 10–15 мая. Массовыми в середине июня были зоза III стадии, поэтому массовое вылупление происходило примерно в конце мая, а массовое оседание – в конце июля.

Во второй половине лета зоза *Spirontocaris spp.* III–V стадий в небольшом количестве встречаются вдоль западного побережья Камчатки. В холодные годы развитие продолжается до конца лета. В сентябре личинки данного рода не обнаружены.

Pandalus goniurus

В холодное лето 1999 г. вылупление было растянуто до 11 июля, поэтому оседать последние особи должны были не ранее середины сентября. Самые старшие из пойманных в начале августа личинок углохвостой креветки были уже на последней стадии зоза, поэтому они должны были начать оседание после 25 августа, а вылупление ранних особей в этот год началось примерно 10 мая, т.е. намного позже обычного. Массовыми были зоза IV–V стадий, поэтому массовое вылупление должно было происходить в середине июня, а массовое оседание – к 25 августа. В середине сентября этот вид в пробах уже не обнаружен, т.к. все личинки осели (Рисунок 6.4).

Самые первые личинки I стадии в 2001 г. были пойманы только 27 апреля в центральной части. Но в этот год судно шло с севера на юг, а вылупление первых особей, как правило, начинается в южной части, поэтому ранние личинки пойманы не были. Но в середине июля в южной части в пробах были обнаружены зоза последней стадии, которые должны были уже через 10 дней начать оседание. Следовательно, самые ранние личинки в этот год вылуплялись в середине апреля. Вылупление было растянуто на 3,5 месяца, т.к. зоза II стадии отмечены до 6 августа. Оседание последних особей в 2001 г. происходило в середине сентября. Массовыми в середине июля были зоза IV стадии, поэтому массовое вылупление должно было происходить в холодное лето около 50 дней назад, т.к. в конце мая, а массовое оседание – в середине августа.

В 2002 г. вылупление было растянуто до 5 июля. Следовательно, последние личинки должны были развиваться в планктоне почти до конца августа. Оседание отдельных особей происходило уже в конце июля. Этот год был умеренно теплым, поэтому вылупление первых особей должно было начаться не позднее 10 апреля.

В сентябре 2003 г. личинок углохвостой креветки в планктоне уже не было, т.к. август был на 2–3°C теплее, чем обычно, и все личинки к концу лета уже успели закончить свое развитие.

В 2013 г. личинки *P. goniurus* встречались в пробах до 6 августа, поэтому последние особи оседали в этот год до 20 сентября. Самые старшие из пойманных во второй половине лета личинок были на V стадии в начале августа, они должны были осесть к 20 августа, а вылупление происходило 10–12 июня.

В начале лета 2015 г. первая стадия встречалась до 5 июля. Самые поздние личинки в этот теплый год должны были осесть к 25 августа. Массовыми были в середине июля зоза IV стадии. Это значит, что массовое вылупление личинок углохвостой креветки в 2015 г. происходило в начале мая, а массовое оседание – в начале августа. Самые старшие из пойманных в начале июня в южной части района личинок были на VI стадии. Они должны были начать оседание с 20 июня, а вылупление началось после 20 марта.

В 2016 г. вылупление личинок углохвостой креветки происходило до 23 июня, следовательно, эти особи должны были начать оседание к концу августа, т.к. температура в это время в среднем составляла 9–10°C. Массовыми 20 июня были зоза III стадии. Массовое вылупление должно было происходить в середине мая, а массовое оседание – после 5 августа. 6 июля пойманы зоза VI стадии на севере, они должны были развиваться до 20 июля, а вылупление их происходило во второй декаде апреля.

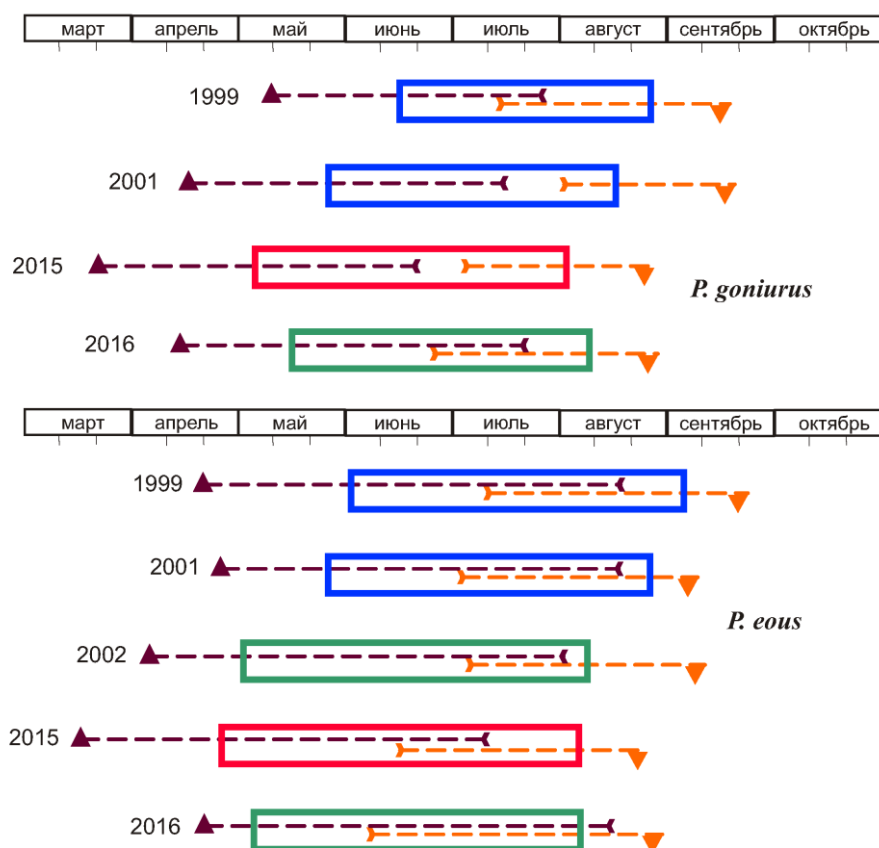


Рисунок 6.4. Сроки развития личинок *P. goniurus* и *P. eous* в восточной части Охотского моря. Обозначения как на рисунке 6.1.

Pandalus eous

В 1999 г первой стадии зоэа уже не было, а II стадия отмечена до 22 июля. Оседать эти особи на грунт должны были только к 20 сентября, поскольку лето было холодным. Предпоследняя VII стадия зоэа была поймана 15 сентября. Массовое вылупление в этот год началось 1 июня, а массовое оседание – в начале сентября. Самые старшие из пойманных летом личинок 23 июля были VI стадии, поэтому ранние личинки должны были присутствовать в планктоне уже во второй половине апреля.

В 2001 г. 24 апреля уже встречались личинки I стадии. Оседать первые особи, таким образом, в этот холодный год должны были примерно в середине августа. Вылупление было растянуто до 1 июля, т.к. в начале августа еще в пробах присутствовали зоэа III стадии. Последние личинки должны были развиваться в планктоне до начала сентября. Массовыми в середине июля были зоэа IV стадии. Следовательно, массовое вылупление происходило в конце мая, а массовое оседание – в конце августа.

23 апреля 2002 г. в пробах были отмечены зоэа II стадии. Следовательно, они вылупились в начале апреля, а оседать самые ранние особи должны были в начале августа. В середине июля массовыми были зоэа VI стадии, поэтому массовое вылупление в этот год происходило в самом начале мая, а массовое оседание – в первой декаде августа. Вылупление было растянуто до 5 июля, поэтому развитие последних личинок должно было завершиться в начале сентября.

В 2013 г. вылупление продолжалось до 2 августа, поэтому последние особи заканчивали свое личиночное развитие к концу сентября. Самые старшие из обнаруженных в пробах личинок были на VII стадии зоэа, поэтому они должны были оседать уже в конце августа, а вылупиться – в начале июня.

В 2015 г. первая стадия встречалась до 17 июня. Следовательно, эти личинки должны были развиваться в планктоне до 20–25 августа. Но в начале июня была поймана личинка V стадии. Следовательно, вылупление первых экземпляров происходило в середине марта, а оседать ранние личинки начали уже с 10 июля. Массовыми были во второй декаде июня личинки IV стадии. Можно предположить, что массовое вылупление в 2015 г. происходило в конце апреля, т.к. весна и лето были теплыми, а массовое оседание должно было закончиться к середине августа.

В 2016 г. самые младшие личинки северной креветки встречались до 7 июня. Они должны были оседать не позднее 25 августа. Самые старшие зоэа IV стадии пойманы в середине июня. Следовательно, 20 апреля в планктоне уже присутствовали личинки данного вида. Оседать они должны были в середине августа. Массовыми были зоэа III стадии. Лето

было умеренно теплым, поэтому оседать большинство личинок должно было в начале августа, а массовое вылупление началось в начале мая.

6.2. Период встречаемости и длительность развития личинок креветок у юго-восточного побережья Камчатки

Eualus spp.

В 2002, 2009 и 2016 гг. вылупление ранних личинок происходило в начале апреля. Вылупление в эти годы было растянуто до середины мая. Наибольшее количество стадий имеют *E. suckley*, *E. macilentus* *E. pusiolus*. Эти виды вылупляются массово в начале или в середине мая в холодные годы. *E. barbatus* выходит в планктон раньше других: в холодные годы во второй половине апреля и в теплые – на месяц раньше. В отличие от них, *E. belcheri* и *E. fabricii* проходят всего через 5 стадий зоза, поэтому они развиваются быстрее других видов этого рода.

В 2014 г. вылупление было растянуто до 5 июня. В середине июня 2014 г. уже были пойманы зоза IV стадии, поэтому можно предположить, что первые особи вышли в планктон во второй половине апреля. Массовыми были зоза III стадии, поэтому массовое вылупление должно было произойти 6 недель назад, т.е. в самом начале мая. Оседание в этот год должно было начинаться у некоторых видов в середине июля, а у длинноциклических видов оно продолжалось до середины сентября. Самые последние особи должны были осесть в начале октября.

Массовое появление личинок *Eualus spp.* в 2016 г. происходило в первой декаде мая, а массовое оседание – с начала августа до конца августа.

В 2017 г. в начале марта уже были пойманы несколько личинок I–II стадии, но самые ранние должны были вылупиться раньше – в самом начале марта, т.к. 18 апреля в планктоне уже присутствовали зоза III стадии. Массовое вылупление в 2017 г. происходило с 1 апреля, а массовое оседание у короткоциклических видов должно было начаться в конце июня, а закончиться у длинноциклических видов в начале августа.

Spirontocaris spp.

В самый теплый 2017 г. вылупление шло до 1 мая, поэтому последние особи развивались в планктоне до середины июля. Массовое вылупление происходило 20 марта, а массовое оседание – с 15 июня, т.к. в начале мая встречались, в основном, зоза III стадии. Первые личинки вылупились в конце февраля, а оседать они должны были после 10 июня.

20 апреля 2016 г. в пробах были отмечены зоза III. Следовательно, самые ранние личинки этого рода вылупились в начале марта, а оседание их происходило в середине июня. Массовое вылупление в этот год наблюдали в конце апреля. Массовое оседание должно было

происходить через 3 месяца – в конце июля. Вылупление было растянуто до 21 мая, следовательно, последние представители данного рода будут развиваться в планктоне до начала августа.

В 2009 и 2014 гг. наблюдали очень похожие сроки вылупления и оседания. Вылупление происходило с начала апреля до середины мая. Массовое вылупление было в начале мая, а массовое оседание – в середине июля. Последние особи оседали в начале августа. В эти годы развитие запаздывало из-за очень холодных весенних месяцев (Рисунок 6.5).

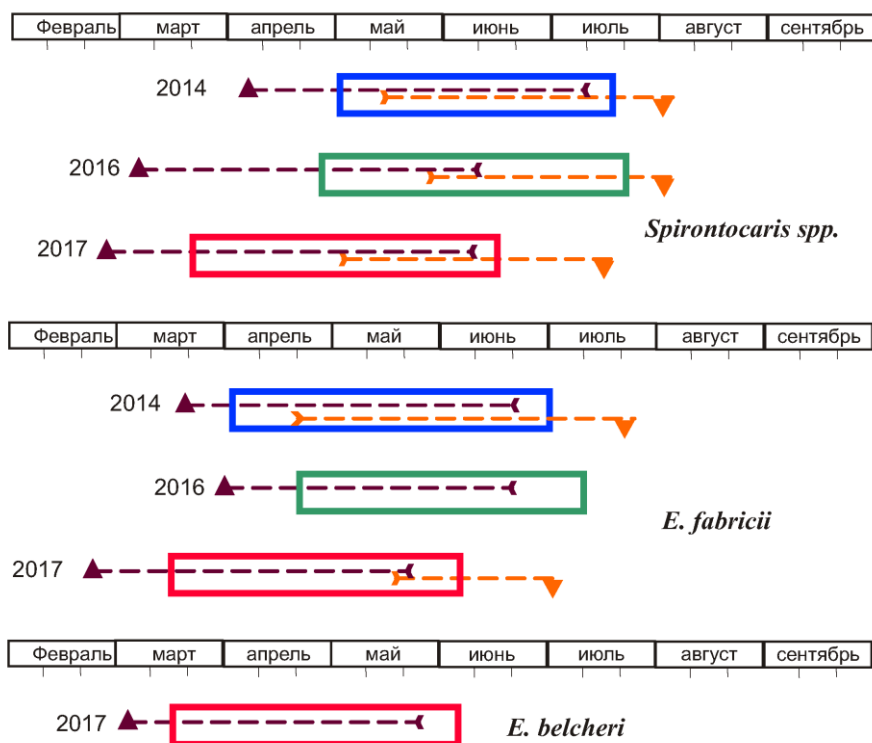


Рисунок 6.5. Сроки развития личинок креветок семейства Thoridae у юго-восточных берегов Камчатки. Обозначения как на рисунке 6.1

Eualus fabricii

В 2009 г. вылупление этого вида шло до середины мая. В 2014 г. в начале мая были отмечены только зоа II стадии, т.е. вылупление шло до конца апреля с 20 марта, т.к. в начале мая уже встречались зоа III стадии. Оседание самых первых особей в 2014 г. должно было начаться с 22 июня.

В 2016 г. массовое вылупление наблюдали в конце апреля, а массовое оседание – 10 июля. Первые особи появились в самом начале апреля, т.к. 1 июня уже были IV зоа. Развитие этих личинок шло до второй половины июня.

В 2017 г. IV стадия отмечена уже 19 апреля, поэтому первые особи должны были вылупиться в конце февраля, а закончить свое личиночное развитие – к концу мая. Массовое

вылупление в 2017 г. происходило с 15 марта. Следовательно, массовое оседание при повышенных температурах должно было происходить в начале июня. Самые поздние личинки в этот год закончили свой метаморфоз к 30 июня, т.к. вылупление происходило до 16 мая.

Eualus belcheri

В 2014 г. 16 июня были пойманы несколько зоза III стадии. Весна в этот год была холодной. Вылупиться они должны были не позднее 6 недель назад, т.е. в начале мая, а развитие их происходило до 25 июля.

В 2017 г. 5 апреля в пробах обнаружена II стадия. Следовательно, появились личинки этого вида 10 марта. В начале мая уже встречались зоза IV стадии, поэтому оседание должно было начинаться через 3–4 недели – с конца мая. Массовое оседание в 2017 г. должно было происходить в начале июня, а самые первые особи вылупились, по расчетам, 5–8 марта.

Lebbeus polaris

18 июня 2014 г поймали старшую личинку, которая должна была вылупиться в начале июня, а осесть должна была после 8 июля. Развитие этого вида шло в течение месяца.

Lebbeus armatus

В 2017 г. декаподит был пойман 2 мая. Он должен был вылупиться в конце марта. В результате личинка развивалась в планктоне примерно 1,5 месяца.

Pandalus goniurus

В 2014 г. первая стадия отмечена до 6 мая, следовательно, последние особи оседали в конце июля. Самые старшие из пойманных личинок были на V стадии 18 июня. Это означает, что самые ранние начали оседать после 20 июля, а вылупились они в самом начале апреля. Массовыми были в середине июня зоза III и IV стадии, поэтому массовое вылупление должно было происходить в конце апреля, а массовое оседание – в конце июля (Рисунок 6.6).

В 2016 г. младшие личинки отмечены в пробах до 22 мая, поэтому последние особи должны были оседать к 1 августа. 25 апреля уже были зоза IV стадии. Следовательно, вылупление ранних особей началось не позднее 25 февраля, а закончили ранние личинки свое развитие в первой декаде июня. Массовое вылупление наблюдали 20 апреля, а массовое оседание должно было произойти к 20 июля.

2 мая 2017 г. при температуре 3–5°C поймали личинку V стадии. Расчеты показывают, что она должна была вылупиться не позднее 20 февраля, а осесть должна была к 10 июня. Вылупление было растянуто до 2 мая, поэтому последние особи развивались в планктоне до 1 июля. Массовыми были 25 апреля зоза II стадии, а 2 мая – III стадия. Поэтому массовое вылупление должно было происходить в первую половину апреля, а массовое оседание – в конце июня.

Pandalus eous

В 2014 г. первая стадия отмечена в пробах до 15 мая. Следовательно, последние особи должны были закончить метаморфоз к 2 сентября. В середине июня поймали V стадию, поэтому ранние личинки должны были вылупиться в конце марта, а оседание должно было начаться в середине августа. Массовыми были в середине июня зоза IV стадии, поэтому массовое вылупление происходило с 20 апреля, а массовое оседание – во второй половине августа.

В 2016 г. вылупление происходило с середины марта до 21 мая. Оседание ранних личинок должно было начаться в первой декаде августа, а поздних – к началу сентября. Массовыми были в июне зоза II стадии, поэтому массовое вылупление происходило, по расчетам, с 10 апреля, а массовое оседание – в середине августа.

В 2017 г. вылупление было растянуто до 26 апреля. Оседать последние особи должны были в этот год к 5 августа. Самые ранние личинки вылуплялись в конце февраля, т.к. 26 апреля уже обнаружили IV стадию. Оседать первые особи должны были в начале июля. Массовыми были в конце апреля зоза III стадии. Следовательно, массовое вылупление происходило в середине марта, а массовое оседание – в середине июля.

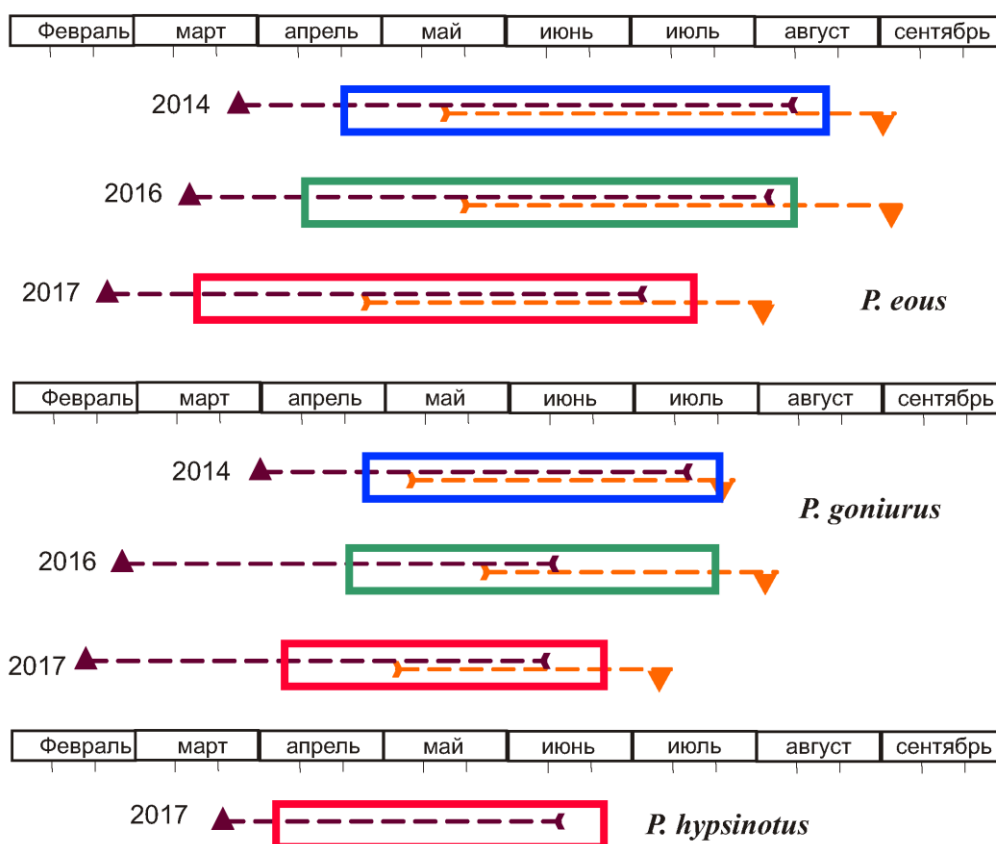


Рисунок 6.6. Сроки развития личинок семейства Pandalidae у юго-восточных берегов Камчатки. Обозначения как на рисунке 6.1.

Pandalus hypsinotus

Вылупление личинок данного вида в 2017 г. происходило с 20 марта по 5 апреля, поэтому оседание самых первых особей должно было начаться после 10 июня и закончиться – в конце июня. Срок развития вида в планктоне – 2,5 месяца.

Pandalus tridens

Вылупление происходит в теплые годы в начале апреля, а в холодные – только в мае. Появление личинок бывает растянуто на 1–1,5 месяца. Неизвестно, сколько стадий продолжается личиночное развитие этого вида в наших водах, поэтому о сроках развития судить невозможно.

Pandalus platyceros

Вылупление этого вида происходит в конце мая в умеренные годы и в середине июня в холодные. Старших личинок данного вида в районе юго-восточной Камчатки не поймали.

Neocrangon communis

В 2014 г. первая стадия отмечена в пробах до 18 июня, поэтому оседать эти личинки должны были в середине августа. Массовыми были в середине июня зоэа III стадии. Расчеты показывают, что массовое вылупление происходило в этот год после 10 мая, а массовое оседание – в середине июля. Самые ранние особи вылупились 10 марта, т.к. IV стадия была поймана 25 апреля. Оседание самых ранних личинок происходило в конце мая, несмотря на холодную весну (Рисунок 7.7).

В 2017 г. первая стадия отмечена в пробах до 5 мая. Следовательно, развитие этих личинок закончилось только к 20 июня. Массовыми в начале мая были зоэа III стадии. Расчеты показывают, что вылуплялась основная масса личинок в самом начале апреля, а оседать должны были в начале июня. Декаподит был пойман 2 мая. Он должен был вылупиться не позднее 20 февраля.

Crangon dalli

Обычно вылупление личинок данного вида происходит с конца апреля до конца мая. Весна и лето 2017 г. были необычно теплые. В этот год первые личинки должны были вылупиться в середине марта, т.к. в апреле уже были II–III стадии, а оседание ранних происходило уже в начале мая. Первая стадия встречалась до 2 мая. Массовыми были в начале апреля зоэа I стадии. Они должны были при температуре от 2,5 (в апреле) до 7–8°С (в конце мая) развиваться в течение двух месяцев – до середины июня.

Rhynocrangon sp.

В 2009 г. первая стадия встречалась до 15 мая, поэтому оседать эти личинки должны были в конце июля. 10 мая обнаружили III стадию, следовательно, ранние личинки

вылуплялись в конце марта, а оседать первые особи начинали после 20 июня. Массовыми в начале мая были зоэа II стадии. Следовательно, массовое вылупление происходило в середине апреля, а массовое оседание – в середине июня.

В 2014 г. вылупление было растянуто до 6 июня, поэтому последние личинки оседали в начале августа. Ранние личинки появились в конце марта, поэтому они развивались до конца июня. Массовыми в начале мая были зоэа II. Массовое появление личинок в этот год происходило в конце апреля, что гораздо позже обычного, а массовое оседание – во второй половине июля.

В 2017 г. первая стадия в пробах отмечена до 24 мая, поэтому поздние особи развивались в планктоне до 15 июля. Самые первые личинки вылупились 20 марта, т.к. 26 апреля поймали III стадию. Оседать ранние личинки в этот год начали после 10 июня. Массовыми в конце апреля были зоэа II, поэтому массовое вылупление должно было происходить в середине апреля, а массовое оседание – в конце июня.

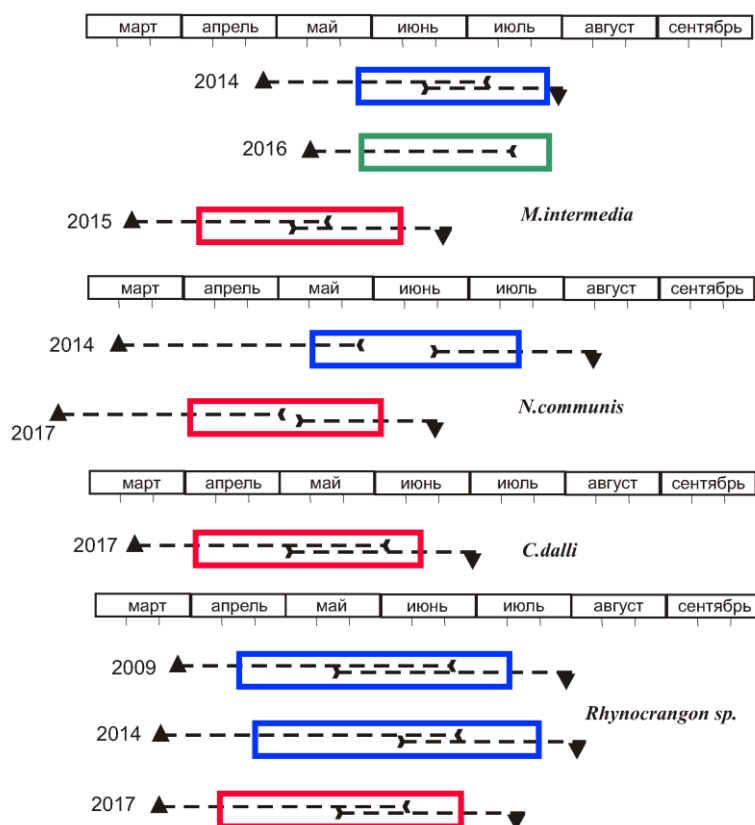


Рисунок 6.7. Сроки развития личинок креветок семейства Crangonidae у берегов юго-восточной Камчатки. Обозначения как на рисунке 6.1

Mesocrangon intermedia

В 2014 г. первая стадия обнаружена до 16 июня, поэтому оседать эти личинки должны были в 10 августа. Массовыми были в середине июня зоэа III стадии. Расчеты показывают, что

массовое вылупление происходило в этот год во второй половине мая, а массовое оседание – в конце июля. Самые ранние особи вылупились в конце апреля, т.к. V стадия была поймана 18 июня. Оседание самых ранних креветок происходило в конце июня.

В 2016 г. первые личинки отмечены до 25 мая. Это было самое массовое вылупление. Им развиваться нужно 2 месяца – до 20–25 июля. 24 мая поймали II стадию, она вылупилась в первой декаде мая. В 2017 г. первые личинки должны были вылупиться в середине марта, т.к. в конце апреля уже была IV стадия, а оседание первых особей происходило уже в середине мая. Первая стадия встречалась до 3 мая. Массовыми были в конце апреля зоза II стадии, поэтому массовое вылупление произошло в начале апреля. Эти личинки должны были при температуре от 2,5 (в апреле) до 7–8°C (в конце мая) развиваться в течение двух месяцев – почти до середины июня.

Argis crassa

В 2016 г. массовое вылупление личинок этого вида происходило в середине мая. Развитие продолжалось примерно 55 дней при невысоких температурах. Оседать личинки начали во второй половине июня (Рисунок 6.8).

В самый теплый 2017 г. вылупление ранних личинок началось не позднее середины марта. Развитие ранних особей происходило в течение двух месяцев. Оседать они начали в середине мая. Массовое вылупление происходило в самом начале апреля. Основная масса развивалась в течение 55 дней и осела на грунт в конце мая. Вылупление было растянуто до начала мая. Последние личинки в планктоне провели всего 1,5 месяца и осели в середине июня.

Argis dentata

В 2014 г. первая стадия отмечена 5 мая. Эти личинки должны были при температуре от 3 (в мае) до 7–8°C (в конце июня) развиваться в 50 дней – почти до конца июня.

В 2017 г. первые личинки должны были вылупиться в начале апреля, т.к. в конце апреля уже была II стадия, а оседание первых особей происходило уже в начале июня.

Argis lar

В 2009 г. весна была очень холодной, поэтому первая стадия появилась только в конце апреля-начале мая, а оседать эти личинки должны были к 1 июля. Развитие происходило в течение 66 дней. В 2017 г первые личинки появились в начале апреля. Им развиваться необходимо было около 50 дней – почти до конца мая. Некоторые особи проходили не через две стадии зоза, а через три. Им нужно было еще 2 недели для завершения метаморфоза.

Argis ovifer

Массовыми были в начале мая 2017 г. зоза I стадии. Расчеты показывают, что массовое оседание происходило в этот год в середине июня, через 1,5 месяца. Самые ранние особи должны были вылупиться не позднее начала апреля, т.к. год был очень теплый.

Argis ochotensis

В прикамчатских водах обитает 2 подвида этого вида – *A. ochotensis ochotensis* и *A. ochotensis kamtschatica*. Они развиваются примерно в одни и те же сроки.

В 2009 г. в начале мая уже вылупились ранние личинки *A. ochotensis kamtschatica*. Они развивались около 50 дней в планктоне и осели на грунт после 20 июня. В очень теплый 2017 г. вылупление личинок этого подвида происходило на месяц раньше. Тем не менее, они развивались в течение такого же срока, т.к. весна была теплее обычного.

В 2014 г. были пойманы младшие личинки *A. ochotensis ochotensis* в начале мая. Им потребовалось 55 дней для своего развития. В 2016 г. этот подвид массово выходил в планктон во второй половине мая и развивался около 40 дней. Оседание происходило в начале июля. В 2017 г. массовое вылупление происходило на 2 недели раньше, но развивались эти личинки также около 40–42 дней. Оседание массовое в этот год началось после 15 июня.

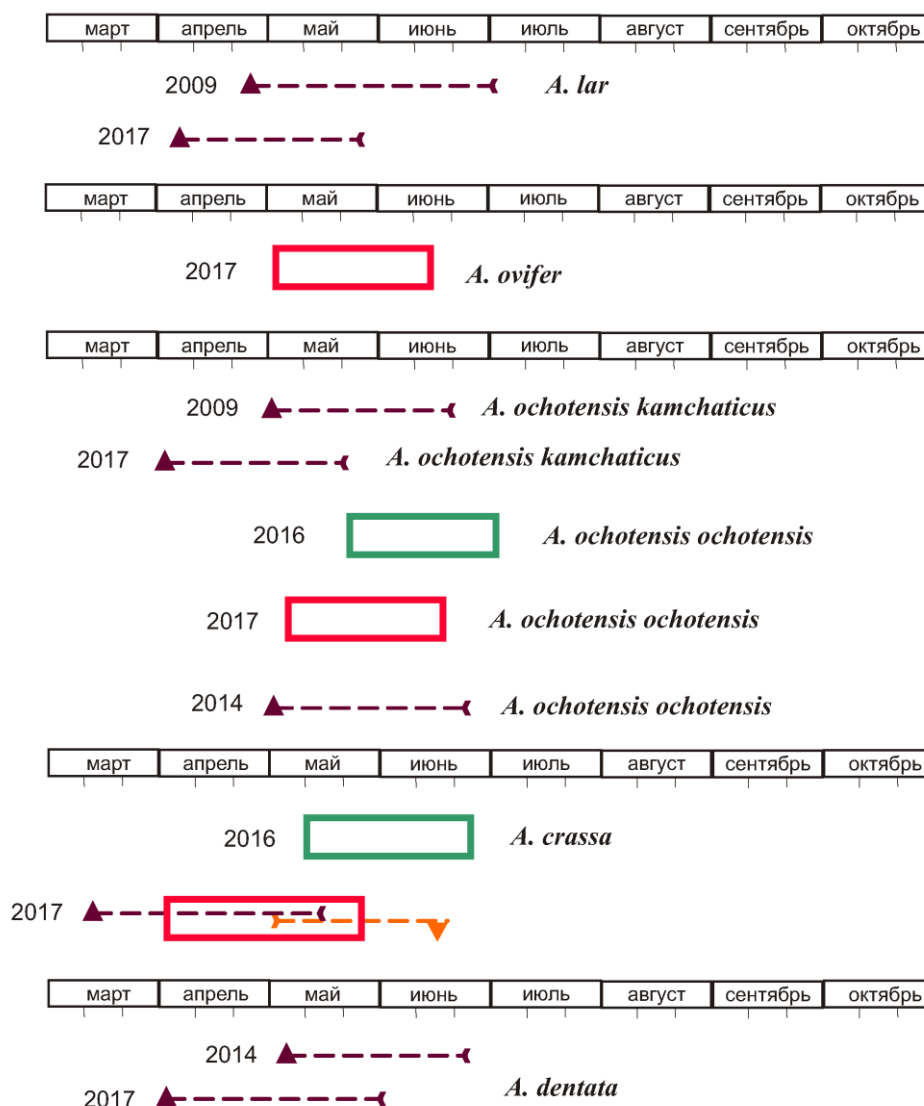


Рисунок 6.8. Сроки развития личинок креветок рода *Argis* у юго-восточных берегов Камчатки. Обозначения как на рисунке 6.1

6.3. Период встречаемости и длительность развития личинок креветок в северо-западной части Берингова моря

Pandalus goniurus

Вылупление личинок углохвостой креветки в середине июля 2010 г. уже завершилось. В пробах были обнаружены зоэа только II–VI стадий. Самые поздние личинки, таким образом, вылупились в начале июля, а развивались они до конца сентября (Рисунок 6.9).

Некоторые личинки *P. goniurus* в начале августа были пойманы на последней стадии зоэа. Следовательно, первые декаподиты и ювенильные особи должны были появиться в районе исследования не позднее третьей декады августа. Основная масса личинок вылупилась во второй половине июня, а массовое оседание должно было происходить в конце августа. В середине июля уже встречались зоэа V стадии. Эти личинки должны были вылупиться во второй половине мая и развиваться до 10 августа.

В конце сентября 2005 г. в Олюторо-наваринском районе поймали зоэа V стадии. Эта личинка должна была вылупиться 40 дней назад, т.е. во второй половине августа, а осесть должна была к середине октября. Таким образом, в 2010 г. развитие личинок *P. goniurus* закончилось раньше, чем в 2005 г.

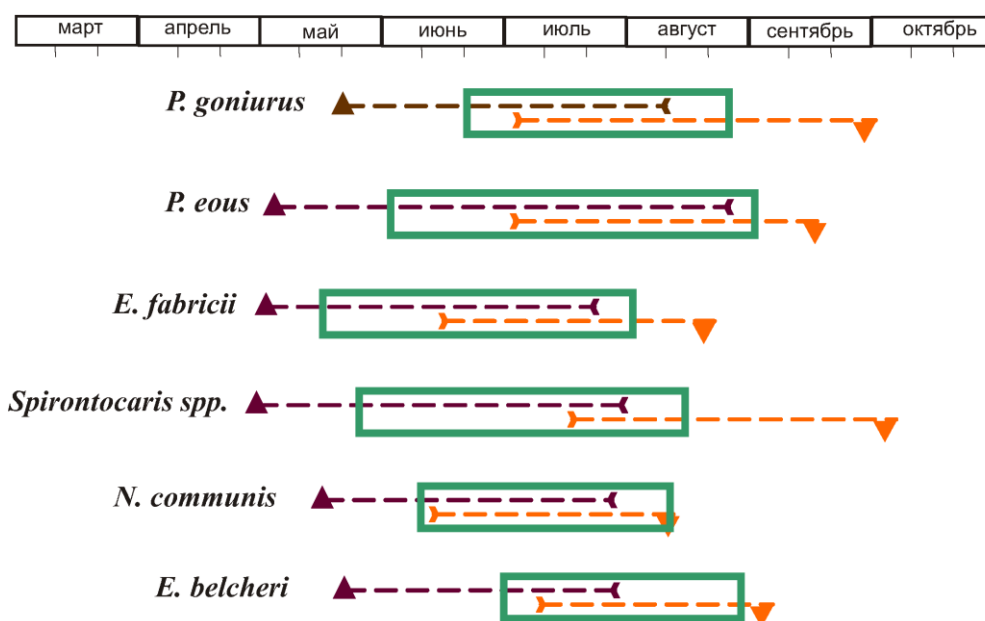


Рисунок 6.9. Сроки развития личинок некоторых видов каридных креветок в северо-западной части Берингова моря в 2010 г. Обозначения как на рисунке 6.1

Pandalus eous

Поскольку в наших пробах в 2010 г. присутствовали единичные личинки северной креветки II стадии, вылупление закончилось не менее двух недель назад, т.е. в начале июля.

Основная масса личинок *P. eous* должна была выйти в планктон в начале июня, т.к. в середине июля массовыми были зоэа IV стадии. Массовое оседание должно было происходить в начале сентября. Самая старшая личинка VI стадии обнаружена 12 августа. Она должна была закончить личиночное развитие после 10 сентября. Последние личинки оседали до середины сентября. В середине июля уже встречались отдельные зоэа V стадии, которые, по расчетам, должны были вылупиться в начале мая. Им нужно было около 4 месяцев для завершения своего метаморфоза. Оседать они должны были в самом конце лета. 8 октября 2005 г. поймана зоэа VIII стадии, поэтому можно считать, что в этот год развитие последних личинок северной креветки продолжалось до 15–20 октября, а вылупление было растянуто до 1 августа.

***Eualus* spp.**

Зоэа I стадии в Анадырском заливе присутствовали в пробах до 13 августа. Если предположить, что в этот период вылуплялись виды с небольшим числом стадий зоэа, то оседать они должны были в конце сентября. Длинноцикловые виды должны были бы задержаться в планктоне еще на 2–3 недели. В Олюторо-наваринском районе младшие личинки встречались до 17 июля. Они должны были осесть после 15–20 сентября. Самая старшая из пойманных личинок вылупилась в середине мая, т.к. она была уже на VI стадии зоэа. К середине лета она уже закончила свой метаморфоз.

Eualus macilentus

Первая стадия отмечена в пробах до 20 июля 2010 г. Следовательно, последние особи данного вида будут находиться в планктоне до конца сентября.

Eualus fabricii

Некоторые личинки *E. fabricii* уже почти закончили свой метаморфоз в конце июля и готовились к оседанию на грунт. Они должны были вылупиться 5–10 мая, а закончить свое личиночное развитие к концу июля. Самые первые из обнаруженных декаподитов должны были вылупиться в самом начале мая. Массовыми были зоэа V стадии в середине июля. Следовательно, массовое вылупление должно было происходить в середине мая, а массовое оседание – в начале августа. Вылупление было растянуто до 15 июня, поэтому последние особи должны были оседать не позднее 10 августа.

***Spirontocaris* spp.**

Самые первые личинки креветок рода *Spirontocaris* на последней стадии зоэа пойманы 20 июля. Следовательно, оседание на грунт у некоторых видов начинается в конце июля. Вылупление ранних особей происходило не позднее начала мая. Большая часть должна была закончить метаморфоз только к середине августа. Массовое вылупление происходило в 2010 г. в середине мая.

Самые ранние зоэа *Eualus belcheri* на последней стадии появились в середине июля в Анадырском заливе. Они вылупились в конце мая, а закончили метаморфоз к концу июля. Основная масса должна была превратиться в ювенильных особей к концу лета. Вылупление было растянуто до 5–8 июля. В планктоне эти личинки должны были развиваться до начала сентября.

Neocrangon communis

Массовыми были IV зоэа. Эти личинки вылупились примерно 10 июня, а оседать должны были после 10 августа. Температура воды в это время была около 10°C. Самыми старшими из пойманных были зоэа V стадии в середине июля. Они должны были вылупиться в середине мая, а в конце июля уже осесть.

6.4. Сроки и длительность развития личинок отдельных видов каридных креветок в прикамчатских водах (общие закономерности)

Личинки каридных креветок проходят развитие в прикамчатских водах с начала вегетационного сезона до октября. Массовое развитие их приурочено, как правило, к летним месяцам, но в отдельные годы может сдвигаться на более ранние сроки. Раньше выходят в планктон личинки у берегов юго-восточной Камчатки, примерно через 3–4 недели – в восточной части Охотского моря и в конце весны – в северо-западной части Берингова моря. Продолжительность развития зависит от температуры воды в поверхностном слое, в котором обитает большая часть личинок, а также от количества личиночных стадий (Седова, 2019б). Минимальная продолжительность наблюдалась во второй половине лета, максимальная – у ранних личинок, вылупившихся в весенние месяцы. Продолжительность развития ранних и поздних личинок одного и того же вида может отличаться в 2–3 раза. Оседание личинок происходило в более сжатые сроки, чем вылупление. Это связано с более быстрым развитием поздних личинок (Таблица 6.2).

Семейство Pandalidae

Pandalus goniurus

Вылупление ранних личинок начинается раньше других видов. В районе Юго-восточной Камчатки первые личинки выходят в планктон с середины февраля в теплые годы до начала апреля – в холодные. В восточной части Охотского моря этот вид вылупляется на месяц позже: в теплые годы во второй половине марта, в холодные – в начале мая. В Беринговом море личинки углохвостой креветки вылупляются только во второй половине или в конце мая. Массовое появление наблюдается в апреле у юго-восточных берегов Камчатки, в остальных районах – в мае.

Сроки появления в планктоне и продолжительность развития личинок каридных креветок в прикамчатских водах

Вид	Сроки появления ранних личинок			Продолжительность развития, сут.								
				ранние личинки			массовое развитие			поздние личинки		
	ЗК	ЮВК	БМ	ЗК	ЮВК	БМ	ЗК	ЮВК	БМ	ЗК	ЮВК	БМ
<i>P. goniurus</i>	20.03–9.05	15.02–1.04	20.05	75–90	105–115	80	70–85	75–90	65	45–60	55–75	80
<i>P. eous</i>	15.03–25.04	25.02–25.03	3.05	110–135	128–145	110	90–105	118–120	90	60–80	87–100	75
<i>Spirontocaris spp.</i>	20.04–12.05	25.02–05.04	28.04	70–75	95–98	92	60–65	78–85	80	50–55	55–57	80
<i>E. belcheri</i>	20.05	3.03	20.05	62–65	83	70	–	80	60	–	–	60
<i>E. fabricii</i>	5.05	25.02–1.04	2.05	77	80–92	80	–	80–90	75	–	47–90	75
<i>L. armatus</i>	–	–	–	–	–	–	30–35	–	–	–	–	–
<i>A. crassa</i>	5.06	15.03–20.04	–	40	60–70	–	40	55	–	–	–	–
<i>A. dentata</i>	–	1.04–5.05	–	–	50–60	–	40	–	–	–	–	–
<i>A. lar</i>	–	5.04–25.04	–	–	50–66	–	40–45	–	–	30–35	–	–
<i>A. ochoternsis kamchaticus</i>	–	1.04–4.05	–	–	50	–	–	–	–	–	–	–
<i>A. ochoternsis ochoternsis</i>	–	1.04–1.05	–	–	55	–	–	40–42	–	–	–	–
<i>A. ovifer</i>	–	1.05	–	–	–	–	33–35	45–50	–	–	–	–
<i>C. dalli</i>	5.04–10.06	13.03	–	70–80	92	–	50–60	70	–	35–55	58	–
<i>C. septemspinosa</i>	25.05–3.06	–	–	65–70	–	–	55–60	–	–	35–52	–	–
<i>N. communis</i>	1.04–20.05	20.02–10.03	15.05	66–80	70–75	70	50–60	60–65	65	40–63	45–52	60
<i>M. intermedia</i>	3.04–3.06	15.03–10.05	–	60–75	63–70	–	45–60	60–65	–	42–55	45–50	–
<i>Rhynocrangon sp.</i>	15.03–26.04	20.03–25.03	–	–	80–95	–	95–105	75–90	–	55–70	55–72	–

Вылупление личинок растягивается на 5–11 недель у восточных берегов и на 9–15 недель – у западных берегов Камчатки. Самые последние личинки I стадии были пойманы 1.08.2001 в районе Западной Камчатки. Развитие идет через 6 стадий зоэа и 1 декаподитную в течение 1,5–3,5 месяцев в зависимости от температуры воды. Дольше развиваются ранние личинки – до 115 дней в Авачинском заливе в 2017 г. Массовое развитие продолжается в среднем 75–80 дней. Личинки, появившиеся в планктоне во второй половине лета, заканчивают развитие за 1,5–2 месяца, т.е. в 2 раза быстрее, чем самые ранние личинки.

Оседание растянуто на 2–9 недель в разные годы. Самый длительный период оседания зафиксирован для углохвостой креветки в районе Западной Камчатки в 2015 г. Вылупление в этот год также было сильно растянуто. Первые особи в теплые годы оседают на грунт в начале июля у юго-восточных берегов и в середине сентября – в Олюторо-наваринском районе. Последние личинки данного вида выпадают из планктона в августе-сентябре. Во второй половине сентября этот вид в меропланктоне отсутствует во всех районах, т.к. метаморфоз уже заканчивается к этому времени.

Pandalus eous

Северная креветка в своем личиночном развитии в прикамчатских водах проходит 8 стадий зоэа и 1 декаподитную, поэтому развивается в планктоне дольше многих других видов каридных креветок. Сроки появления самых ранних личинок в разных районах не совпадают. Более раннее вылупление наблюдается у берегов юго-восточной Камчатки: в холодные годы первые личинки выходят в планктон в конце марта, в теплые – в конце февраля. В восточной части Охотского моря вылупление начинается на 3 недели позже: в теплые годы с середины марта, в холодные – только в конце апреля. В северо-западной части Берингова моря вылупление происходит еще позже – не раньше начала мая. Вылупление происходит в течение длительного времени (7–17 недель). В более сжатые сроки вылупление *P. eous* происходило в районе юго-восточной Камчатки в холодные годы (7 недель) и в Беринговом море (8–9 недель). Наиболее растянутое вылупление наблюдали в Охотском море в 2015 г. – 17 недель (до середины июня).

Массово личинки начинают выходить в планктон с середины марта до 20 апреля у берегов юго-восточной Камчатки, чуть позже в восточной части Охотского моря – с конца апреля до конца мая, в Беринговом море – не ранее начала июня. В холодные годы все сроки развития сдвинуты примерно на месяц.

Развитие личинок происходит в течение 57–145 дней. Продолжительность развития сильно различается и зависит от сезона появления личинок, и связана напрямую с температурой воды. Самые ранние личинки, которые выходят в планктон ранней весной над большими глубинами и развиваются при температуре поверхностного слоя воды 2,5–6°C, имеют самую

высокую продолжительность пелагического периода – 110–145 суток. В районе юго-восточной Камчатки ранние личинки развиваются дольше всех, поскольку появляются на месяц раньше, чем в других районах.

Массовое развитие происходит в течение 90–120 дней (Таблица 6.2), в среднем 3,5 месяца. Поздние личинки северной креветки развиваются при максимально высоких температурах с мая по август в районе юго-восточной Камчатки и с июня до 5–15 сентября в районе Западной Камчатки и в Олюторо-наваринском районе. Они успевают перелинять 8–9 раз в течение 2–3 месяцев. Самое быстрое развитие происходило в сентябре 1999 и 2001 гг.

Оседание на грунт и превращение в ювенильных особей происходит в разные годы в течение 1,5–5 недель. Самое раннее оседание наблюдалось в 2015 г. в районе юго-восточной Камчатки. Первые декаподиты там появились уже в середине мая. Массовое оседание происходит с середины мая до середины августа у берегов юго-восточной Камчатки, с начала августа до начала сентября в восточной части Охотского моря и в конце августа в Беринговом море. Развитие последних особей заканчивается к началу сентября в холодные годы у берегов Юго-восточной Камчатки, к середине сентября в районе Западной Камчатки, и к середине сентября – в Беринговом море. Оседание растянуто на 1,5–5 недель.

Семейство Thoridae

Spirontocaris spp.

Личинки креветок рода *Spirontocaris* начинают выходить в планктон раньше многих видов. Сроки вылупления растянуты не сильно, если учесть, что мы имеем дело с 8–10 видами одновременно. В районе юго-восточной Камчатки первые личинки *Spirontocaris spp.* начинают вылупление в конце февраля в теплые годы до начала апреля – в холодные. В Охотском и Беринговом морях первые зоэа появляются не ранее второй половины апреля, а в холодные годы – только в середине мая. Массовое вылупление наблюдается с конца марта у юго-восточных берегов до конца апреля, у берегов Западной Камчатки и в Олюторо-наваринском районе – во второй половине мая, и продолжается до августа.

Продолжительность развития ранних личинок максимальная в Авачинском заливе (около 3 месяцев). В районе Западной Камчатки ранние личинки развиваются за 2,5 месяца, т.к. вылупляются при более высоких температурах. Основная масса личинок *Spirontocaris spp.* присутствует в планктоне в течение 60–80 дней и оседает на грунт в июле-августе. Поздние личинки появляются только в июне-июле, поэтому при более высоких температурах заканчивают метаморфоз через 50–57 дней в районе Западной и юго-восточной Камчатки и за 80 дней – в северо-западной части Берингова моря. Оседание оказывается растянутым на 3–7 недель. Отдельные особи присутствуют в меропланктоне до начала октября в Анадырском заливе и до начала августа – у южных берегов Камчатки.

Eualus belcheri

Данный вид в своем личиночном развитии проходит 5 стадий зоэа и 1 декаподитную, поэтому развивается в планктоне относительно быстро. Сроки появления самых ранних личинок не всегда удается установить, т.к. вид в пробах встречается редко. Более раннее вылупление наблюдается у берегов юго-восточной Камчатки (в начале марта) в теплые годы. В восточной части Охотского моря и в северо-западной части Берингова моря вылупление происходит только во второй половине мая. Вылупление происходит в Беринговом море в течение 7 недель. В других районах растянутость вылупления проследить не удалось. Массово личинки начинают выходить в планктон с середины марта у берегов юго-восточной Камчатки, в Беринговом море – в начале июля.

Развитие личинок происходит в течение 60–83 дней. В районе юго-восточной Камчатки ранние личинки развиваются дольше всех, т.к. появляются на месяц раньше, чем в других районах. Оседание на грунт и превращение в ювенильных особей происходит с конца мая у берегов юго-восточной Камчатки, с конца июля до начала сентября в восточной части в Беринговом море. Развитие последних особей заканчивается к середине сентября в холодные годы. Оседание в Беринговом море растянуто на 7 недель.

Eualus fabricii

Личинки у берегов юго-восточной Камчатки начинают выходить в планктон раньше многих видов – с конца февраля в теплые годы до начала апреля в холодные. В других районах вылупление происходило не раньше начала мая. Сроки вылупления растянуты на 5–11 недель. Массовое вылупление наблюдается с середины марта до второй половины апреля у юго-восточных берегов, в Олюторо-наваринском районе – в середине мая, и продолжается до середины июля и дольше.

Максимальная продолжительность развития личинок *E. fabricii* в Авачинском заливе составляет около 3 месяцев. В районе Западной Камчатки развитие ранних личинок происходит за 2,5 месяца, т.к. вылупляются при более высоких температурах. Основная масса личинок данного вида присутствует в планктоне в течение 80 дней. Поздние личинки выходят в планктон только в мае-июне, поэтому при более высоких температурах заканчивают метаморфоз через 47–75 дней в районе юго-восточной Камчатки и за 75–80 дней – в северо-западной части Берингова моря. Оседание оказывается растянутым на 2–6 недель. В августе данный вид из меропланктона выпадает.

Семейство Crangonidae

Crangon dalli

Вылупление ранних личинок начинается у берегов Юго-восточной Камчатки в середине марта в теплые годы. В восточной части Охотского моря этот вид выходит в планктон на 3

недели позже: в теплые годы в начале апреля, в холодные – в начале июня. Массовое вылупление происходит в апреле у юго-восточных берегов Камчатки, в восточной части Охотского моря – с середины мая в теплые годы до июля – в холодные. Вылупление личинок растянуто на 6–10 недель. Самые последние личинки первой стадии были пойманы в середине августа в районе Западной Камчатки в 1999 г.

Развитие идет через 6 стадий зоза и 1 декаподитную в течение 35–92 дней в зависимости от температуры воды. Дольше развиваются ранние личинки (до 3 месяцев) в Авачинском заливе в 2017 г. Самое быстрое развитие отмечено в районе Западной Камчатки во второй половине лета 2015 г. Массовое развитие продолжается в среднем 2 месяца. Личинки, появившиеся в планктоне во второй половине лета, заканчивают развитие в 2–3 раза быстрее, чем самые ранние личинки.

Оседание растянуто на 3–6 недель в разные годы. Первые особи в теплые годы оседают на грунт в начале июня у юго-восточных берегов и в конце июня в теплые годы – в южной части западнокамчатского шельфа. Последние личинки данного вида выпадают из планктона в августе-сентябре.

Crangon septemspinosus

Личинки данного вида выходят в планктон позже других видов. Сроки вылупления могут быть растянуты на 8–9 недель. В восточной части Охотского моря первые зоза в теплые годы появляются не ранее второй половины мая, а в холодные годы – только в начале июня. Массовое вылупление происходит с конца июня до середины июля в разные годы.

Продолжительность развития личинок *C. septemspinosus* примерно такая же, как у *C. dalli*. В районе Западной Камчатки ранние личинки развиваются за 2–2,5 месяца. Основная масса личинок *Spirontocaris spp.* присутствует в планктоне в течение 50–60 дней и оседает на грунт в конце августа. Поздние личинки выходят в планктон только июле-августе, поэтому при более высоких температурах заканчивают метаморфоз через 35–50 дней в районе Западной Камчатки. Оседание оказывается растянутым на 5–7 недель. Отдельные особи присутствуют в меропланктоне до середины октября в восточной части Охотского моря.

Neocrangon communis

Шримс обыкновенный в своем личиночном развитии в прикамчатских водах проходит 5 стадий зоза и 1 декаподитную, поэтому развивается в планктоне достаточно быстро. Сроки появления самых ранних личинок в разных районах отличаются. Более раннее вылупление наблюдается у берегов юго-восточной Камчатки: в холодные годы первые личинки выходят в планктон в конце марта, в теплые – в конце февраля. В восточной части Охотского моря вылупление начинается на месяц позже: в теплые годы в начале апреля, в холодные – только в конце мая. В северо-западной части Берингова моря вылупление происходит еще позже – в

середине мая. Вылупление происходит в течение длительного времени. В более сжатые сроки вылупление *N. communis* происходило в Беринговом море (около 4 недель). Наиболее растянутое вылупление наблюдается в Охотском море восточной части Охотского моря и у юго-восточных берегов Камчатки (6–14 недель).

Массово личинки начинают выходить в планктон с начала апреля до 10 мая у берегов юго-восточной Камчатки, с середины мая в теплый год до начала июня в самый холодный в восточной части Охотского, в Беринговом море – не ранее начала июня.

Развитие личинок происходит в течение 45–80 дней. Ранние личинки имеют самую высокую продолжительность пелагического периода. В районе юго-восточной Камчатки ранние личинки выходят в планктон ранней весной над большими глубинами и при температуре поверхностного слоя воды 2,5–6°C и развиваются дольше всех, т.к. появляются на месяц раньше, чем в других районах. Массовое развитие происходит в течение двух месяцев. Поздние личинки обыкновенного шримса развиваются при максимально высоких температурах во второй половине лета. Самое быстрое развитие происходило в сентябре 1999 и в июле 2015 гг.

Оседание на грунт и превращение в ювенильных особей происходит в разные годы в течение 9–7 недель. Самое раннее оседание наблюдали в 2017 г. в начале мая в районе юго-восточной Камчатки. Массовое оседание происходит в июле-августе в восточной части Охотского моря и в Беринговом море и в июне-июле – у берегов юго-восточной Камчатки. Развитие последних особей заканчивается в начале октября в холодные годы в районе Западной Камчатки и в Беринговом море и в середине августа у юго-восточных берегов Камчатки. Оседание, таким образом, оказывается растянутым на 7–9 недель.

Mesocrangon intermedia

Шримс промежуточный в своем личиночном развитии в прикамчатских водах проходит 5 стадий зоза и 1 декаподитную, также как и *N. communis*. Сроки появления самых ранних личинок в отдельных районах несколько отличаются от предыдущего вида. Более раннее вылупление происходит у берегов юго-восточной Камчатки: в холодные годы первые личинки выходят в планктон во второй половине мая, в теплые – в середине марта. В восточной части Охотского моря вылупление начинается на 2 недели позже: в теплые годы в начале апреля, в холодные – только в начале июня. Вылупление происходит в течение 4–13 недель. Наиболее растянутое вылупление наблюдали в восточной части Охотского моря в 2015 г. Массово личинки начинают выходить в планктон с начала апреля до конца мая у берегов юго-восточной Камчатки, с конца мая в теплый год до начала июля в самый холодный в восточной части Охотского моря.

Развитие личинок происходит в течение 42–75 дней. В районе юго-восточной Камчатки ранние личинки развиваются дольше всех, т.к. появляются раньше, чем в других районах. Массовое развитие происходит обычно в течение двух месяцев. Поздние личинки промежуточного шримса развиваются при максимально высоких температурах конце лета. Самое быстрое развитие происходило в июле–августе 2015 г.

Самое раннее оседание наблюдали в 2017 г. в середине мая в районе юго-восточной Камчатки. Массовое оседание происходит в июле–августе в восточной части Охотского моря и в июне-июле – у берегов юго-восточной Камчатки. Развитие последних особей заканчивается в начале октября в холодные годы в районе Западной Камчатки и в начале августа в районе юго-восточной Камчатки. Оседание, таким образом, оказывается растянутым на 3–9 недель.

Rhynocrangon sp.

Сроки появления самых ранних личинок не всегда удастся установить, т.к. вид в пробах встречался редко и не во всех районах. Вылупление у берегов юго-восточной Камчатки наблюдается во второй половине марта. Массово личинки начинают выходить в планктон в середине апреля у берегов юго-восточной и Западной Камчатки, а в особо теплые годы – в середине марта-начале апреля.

Развитие личинок происходит в течение 55–95 дней. Оседание на грунт и превращение в ювенильных особей в районе юго-восточной Камчатки происходит в июне, а в районе западнокамчатского шельфа – в августе. Развитие последних особей заканчивается к концу августа. Оседание в районе юго-восточной Камчатки растянуто на 4–6 недель.

Argis spp.

Первые личинки данного вида выходят в планктон у юго-восточных берегов Камчатки в марте-апреле, в холодные годы в мае-июне, у берегов западной Камчатки – в апреле-мае, т.е. не менее, чем на месяц позже. Это связано с тем, что личинки данного рода развиваются на небольших глубинах, а весной ледовый покров дольше сохраняется в районе западнокамчатского шельфа. Сроки вылупления могут быть растянуты на 1,5–2 месяца. Массовое вылупление происходит с конца июня до середины июля в восточной части Охотского моря в разные годы, в Авачинском заливе – в начале мая. Продолжительность развития личинок рода *Argis* – от 35 до 65 дней. Основная масса личинок присутствует в планктоне в первой половине лета и оседает на грунт в конце июля. Поздние личинки вылупляются только в июле, поэтому при более высоких температурах заканчивают метаморфоз через 35 дней.

Глава 7. ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА РАЗВИТИЕ КАРИДНЫХ КРЕВЕТОК

В главе рассматриваются основные экологические условия, определяющие рост, развитие и выживаемость личинок каридных креветок: влияние биотических и абиотических факторов (температура, соленость, геострофический перенос, зоопланктонное сообщество, пищевые взаимоотношения и трофические связи) и антропогенное воздействие

7.1. Влияние наиболее важных абиотических факторов на развитие креветок

Большое разнообразие абиотических условий в прибрежной зоне приводит к значительной неоднородности распределения отдельных видов и групп личинок по акватории. Промежуточный холодный слой оказывает огромное влияние на климат моря: он в значительной степени изолирует поверхностные и глубинные воды, затрудняет вертикальную циркуляцию, препятствует поступлению к поверхности биогенных элементов

Известно, что в разных местах ареала, а также в разные моменты времени, распространение вида может лимитироваться разными факторами (Гиляров, 1990). Наименьшую экологическую валентность гидробионты обычно имеют на ранних стадиях развития, и лимитирующая роль абиотических факторов в это время максимальная (Константинов, 1986). Для личинок каридных креветок известна поведенческая адаптация – выбор участков и глубин с предпочтительными температурой, соленостью и другими факторами.

Хотя в дальневосточных морях в развитии климато-гидрологических процессов выявлены однонаправленные тенденции, в конкретные годы в разных морях или их частях может наблюдаться несинхронность и даже противофазность. Последнее является проявлением закона провинциальности, согласно которому изменения в природных процессах протекают во многом в соответствии с региональными условиями (Шунтов и др., 2003; Шунтов, Свиридов, 2005).

7.1.1. Влияние температуры

Личинки каридных креветок обитают преимущественно в поверхностной водной массе, имеющей три сезонные модификации – весеннюю, летнюю и осеннюю. Она представляет собой тонкий прогретый слой, нижняя граница которого проходит в среднем на глубине 10–30 м. Холодный промежуточный слой (ХПС) отмечен весной, летом и осенью на глубинах 10–150 м, зимой вся толща 0–150 м подвергается конвекционному перемешиванию (Морошкин, 1966; Меновщиков, Пятин, 1998).

Для многих гидробионтов установлено, что их рост и развитие происходит быстрее, если температура не стабильна, а колеблется в некоторых пределах с той или иной периодичностью (Галковская, Сущенко, 1978).

Характеристика термических условий обитания личинок креветок у берегов Камчатки в период исследований

Восточная часть Охотского моря

Океанологические условия в теплую половину года в восточной части Охотского моря имеют тесную связь с суровостью зимних условий, косвенным индикатором которых является ледовитость. В холодном подповерхностном слое (ХПС) температурные аномалии, сформированные зимним выхолаживанием, сохраняются длительно. В очень суровые зимы выхолаживание может затрагивать слой до 300–500 м, и определять придонные условия, как на шельфе, так и у склона. Кроме того, характер зимы определяет пространственные закономерности поля плотности вод и поэтому влияет на особенности геострофической (плотностной) циркуляции, особенно значительно в районе шельфа и склона.

Для Охотского моря зима 2001 г. была одной из наиболее «ледовитых» за историю наблюдений по значениям и среднезимней и максимальной ледовитости: в течение последней декады февраля и в первых двух декадах марта льдом было покрыто 95–97% акватории. В середине июля 2001 г. температура поверхностного слоя не превышала 4–6°C (южный участок съемки), а в течение месяца ее значения быстро увеличивались, достигнув к концу рейса 12–14°C (северный участок). Мелководье было прогрето больше, чем участки, прилегающие к кромке шельфа. В Хайрюзовском районе отмечены более высокие значения прогрева, по сравнению с южными участками. Минимальная температура, зафиксированная в июле 2001 г., составила от -0.9 до -1.0°C и наблюдалась севернее 56° с.ш. В период съемки зона с максимальной температурой 12.5–14.0°C обнаружена над изобатами 60–40 м (севернее 54° с.ш.), а между ней и берегом отмечены более холодные воды с температурой 11.5–9.0°C.

Термические условия у берегов западной Камчатки на поверхности в первой половине лета 2015 и 2016 гг. в среднем по району были выше нормы на 1°C. С начала июня до середины июля 2015 г. среднедекадная температура воздуха повысилась с 6.4 до 11°C, причем наиболее интенсивно температура повышалась в первых двух декадах июня. В целом температура на поверхности увеличивалась с юга на север от 3.5–5°C до 7–11.3°C до 57° с.ш. Далее на север температура на поверхности снизилась до 7–8°C. Сказалось сезонное повышение температуры воды в поверхностном слое. В центральной части района располагалась область повышенной температуры (9–11°C), местами примыкая к побережью, которая с глубиной смещалась к западу.

В начале съемки 2002 г. температура поверхностного слоя составляла 8–10°C только на южном участке и на мелководье п. Октябрьский, увеличиваясь до 10–12°C в мористых районах. К концу съемки на ее северных участках максимальные значения ТПО составляли 12–14°C в мористых районах и 10–12°C в прибрежной зоне.

В 2013 году, по сравнению с предшествующими годами, отмечен более мощный прогрев воды по всей толще. Об этом, в частности, хорошо свидетельствуют очень высокие значения температуры воды в конце июля, достигавшие 16–17°C.

Среднемноголетний темп прогрева от июля к августу составляет 1.5–2.5°C. По данным дистанционного мониторинга, в августе 2003 г. температура вод поверхности была повсеместно выше среднемноголетней на 1,5–2° С. В сентябре в южной части района (к югу от 53° с.ш.) ТПО были ниже среднемноголетних приблизительно на 0,2°C, но на севере аномалии температуры оставались положительными – до +1°C. В юго-восточной части Охотского моря (к югу от 53° с.ш.) осенью 2003 г. температура поверхностных вод оказались ниже среднемноголетних приблизительно на 0,2°C, но на севере аномалии температуры оставались положительными – до +1° С. Температура воды в слое 0–90 м значительно (более чем на 2°C) превышала наблюдавшиеся значения прошлых лет, однако и глубже они были выше «нормы» (хотя и не значительно). Причиной этого явилось относительно мягкая зима 2002–2003 гг., необычайно теплое лето, при интенсивном ветровом перемешивании и интенсификация Западно-Камчатского течения при смещении его правой периферии в шельфовую область.

Большой прогрев на севере ЗК отмечается всегда, это связано с летним ослаблением Западно-Камчатского течения, имеющего компенсационную природу и с близостью к Курильской зоне приливного перемешивания, разрушающей стратификацию и перераспределяющей тепло от поверхности по всей толще.

Юго-восточная Камчатка

Наиболее холодным апрелем в период исследований можно признать 2016 г., что собственно соответствует ранее сделанному выводу. Самый теплый – апрель 2017 г. 2002 г. был несколько теплее 2014 г., особенно в прибрежной части акватории.

Самым теплым маем может быть признан 2017 г., наиболее холодным – 2016 г. Намного «теплее» последнего были 2009 и 2014 гг., особенно наглядно это проявлялось в прибрежной части заливов. В мае 2016 г. у юго-восточного побережья зафиксированы самые низкие значения температуры воды, тогда как на севере (юг Кроноцкого и север Авачинского заливов) в этом месяце уже наблюдали интенсивный весенний прогрев поверхности.

Из таблицы 7.1 видно, что весенний период был аномально теплым в 2017 и 2018 гг., тогда как в 2016 г. отмечено заметное отставание от нормы в марте-апреле и превышение над ней в мае. Ниже (Рисунки 7.1–7.2) приведены карты распределения средних за месяц температуры поверхности (t_0) и глубины распространения однородного слоя (m_{lots} – глубина смешанного слоя от порога плотности, эквивалентного снижению на 0,2°C, т.е. до термоклина) и скорости и направления геострофического переноса.

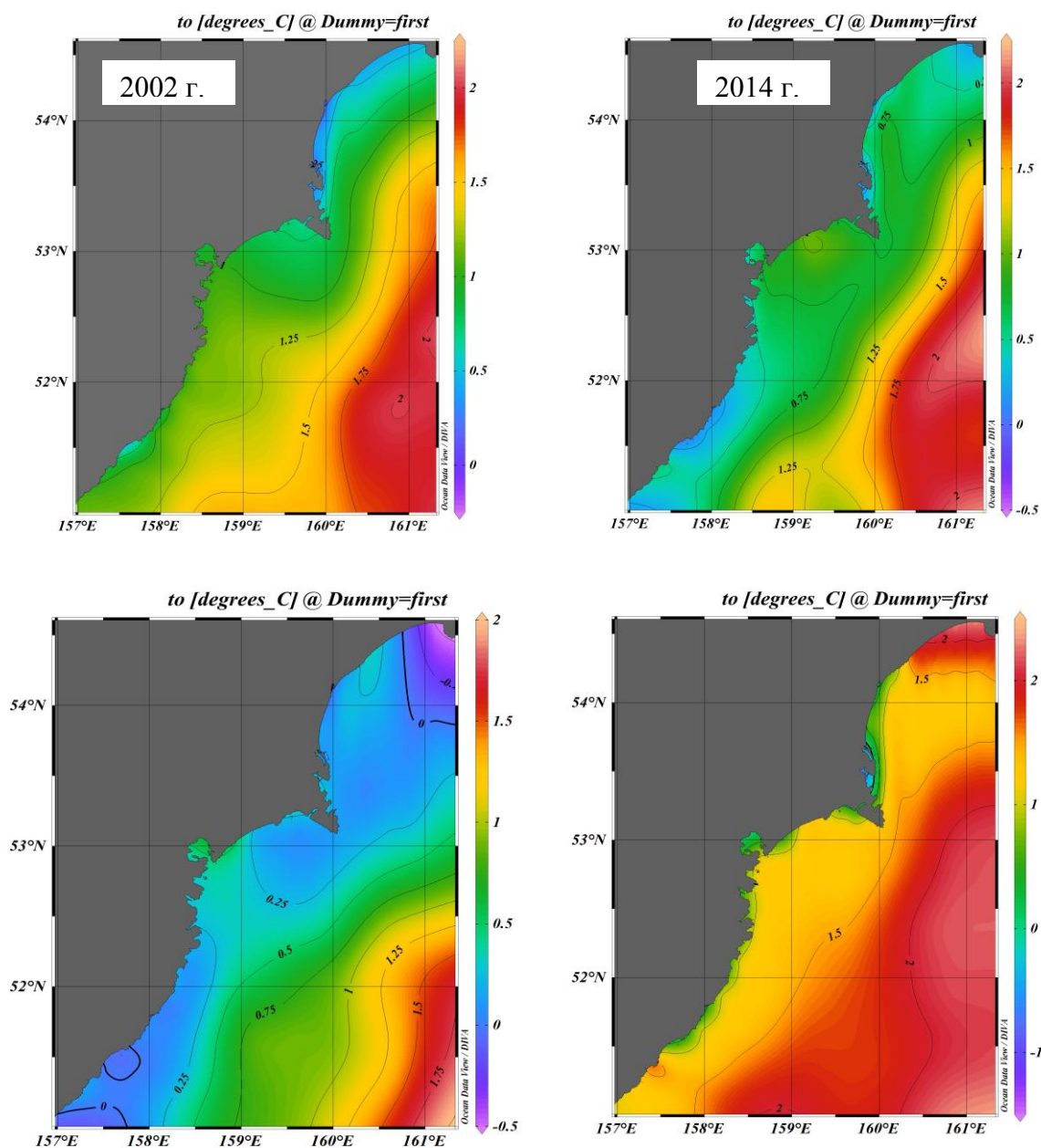


Рисунок 7.1. Карты среднемесячного распределения температуры поверхности для апреля 2016 г., 2002, 2014, 2016, 2017 гг. (Седов: 2017 г. 019)

Таблица 7.1

Среднемесячная температура воды в поверхностном слое над шельфом юго-восточной Камчатки, °С (по данным Copernicus Marine environment monitoring service)

месяц	2002 г.	2009 г.	2014 г.	2016 г.	2017 г.	норма
март	0,5	1,3	0,75	0,2	1,67	0,9
апрель	0,83	1,28	1,03	0,77	2,15	1,15
май	2,1	2,1	2,4	2,6	3,54	2,2

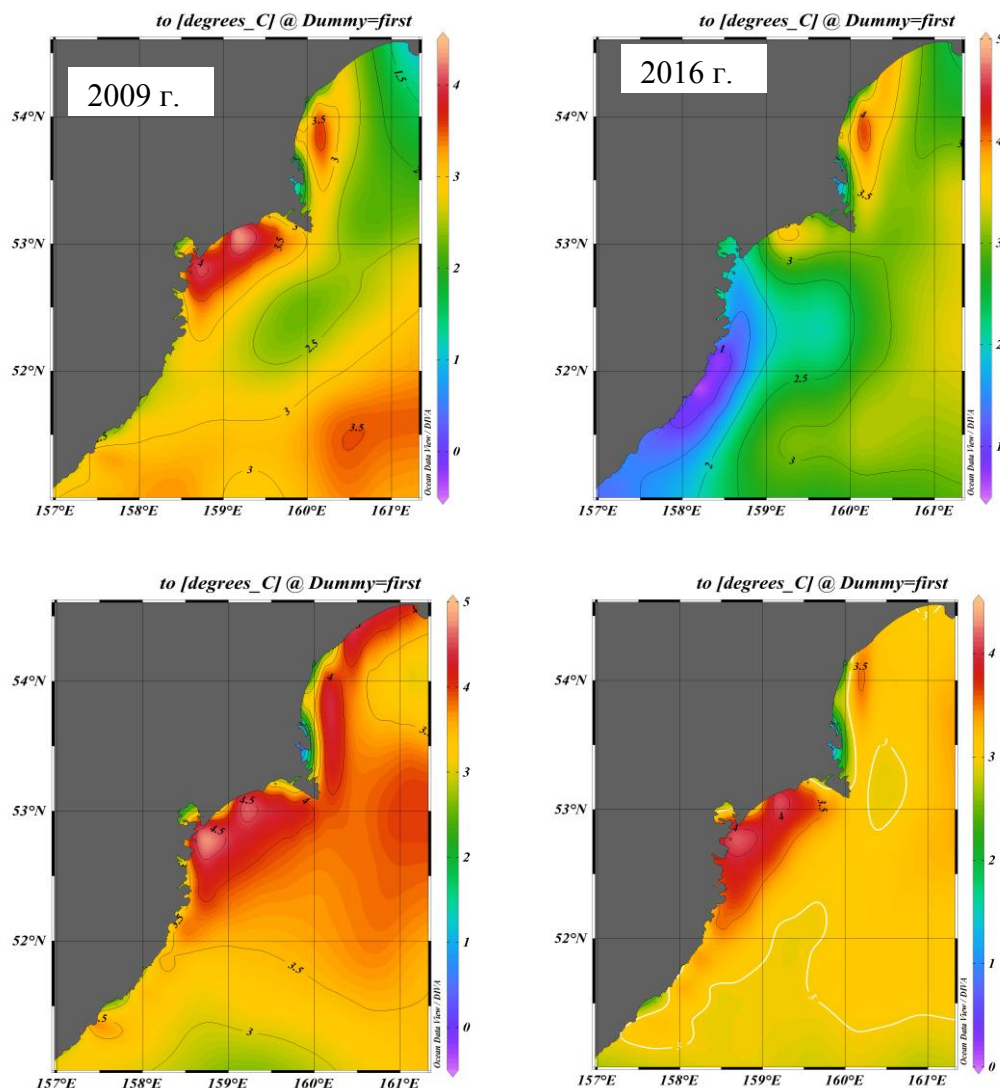


Рисунок 7.2. Карты среднемесячного распределения температуры поверхности (t°) 2017 г. ая 2009, 2016, 2017 и 2014 гг. (С 2014 г. ин, 2019)

Требования личинок и эмбрионов к температуре

Продолжительность личиночного периода зависит от температуры. Например, личинкам рода *Crangon* необходимо 46 дней для развития молоди при 13°C и 32 дня при 18°C , 68 дней при 9°C и 40 дней при 15°C , 19–20 дней при 20°C , 20–25 дней при 16°C (Criales and Anger, 1936; Modlin, 1980; Siegfried, 1989). У личинок и яиц могут быть более узкие пределы терпимости температуры и солености, чем во взрослой стадии. Например, *S. uritai* развивается при температуре от $9,5$ до 15°C и солености от $32,5$ до $34,5\text{‰}$ (Li and Hong, 2007). Однако личинки *S. septemspinosa* могут быть обнаружены при температуре от 9 до 27°C с пиком от 19°C до 22°C . Для одной стадии зоза в среднем необходимо около 77 градусодней.

Северная креветка имеет узкие термические требования для производства яиц при умеренных (6°C) и низких (3°C) температурах, как правило, более благоприятных, чем высокие (9°C) температуры. В отличие от яйценоскости, выживаемость личинок повышается при более высоких (6–9°C) температурах (Pedersen et al., 2002). В районах с теплой водой, в среднем 6°C, температура оказывает основное влияние на размножение, вызывая изменение плодовитости на 50%. Известно, что длительное воздействие отрицательных температур может вызывать массовую гибель креветок или яиц, в результате чего происходит прекращение процесса размножения (Иванов, 1972).

Известно, что длительное воздействие отрицательных температур может вызывать массовую гибель креветок или яиц, в результате чего происходит прекращение процесса размножения (Иванов, 1972). Подобное явление известно для северной креветки, обитающей в Притауйском районе (Бандурин, Карпинский, 2015). Таким образом, наличие зон с отрицательными температурами может оказывать значительное влияние на структуру ареала северной креветки у берегов Западной Камчатки (Михайлова, 2017).

В устье и заливе Св. Лаврентия, Канада (Атлантика), ранние стадии *Pandalus borealis* встречаются в верхних 25 метрах воды весной и в начале лета при температуре воды от 0 °C до 6°C. Вылупление личинок начинается в конце апреля в северном заливе Св. Лаврентия, когда еще может присутствовать зимний лед. Первые три личиночных стадии большинства видов присутствуют в верхних слоях водяного столба (Ouellet и Lefaivre 1994) до конца мая или начала июня (Ouellet et al., 1990). Поэтому ранние личинки выходят в планктон, когда температура поверхности очень холодная, и в период весеннего потепления происходит 4–5 линек. Самые молодые личинки более чувствительны к температуре (Chabot, Ouellet, 2005).

Разновозрастные самки могут высвобождать личинок в разные сезоны (Locke et al., 2005; Modlin, 1980). Развитие яиц происходит в течение нескольких недель в зависимости от условий окружающей среды, таких как температура и биологические особенности (Campos et al., 2012). Развитие яиц зимой происходит медленнее, чем летом (Blahudka and Turkey, 2002). Быстрорастущие самки вынашивают яйца в течение более коротких периодов, чем медленно растущие самки (Krygier and Horton, 1975).

У гребенчатой креветки вылупление личинок происходит в течение апреля, а откладка яиц личинок происходит в мае-июне. Яйца откладывают в конце лета. Продолжительность инкубации яиц *P. dispar* и *P. hypsinotus* в западной части Берингова моря – 10–11 месяцев (Соколов, 2000, 2001).

Декаподитные стадии *P. eous* могут выносить широкий диапазон температур – от 1,68 до 11,13°C (Allen, 1959), а личинки могут выдержать верхний предел 14°C (Poulsen, 1946; Butler, 1971). Количество креветок выше после мягкой зимы, чем после холодной (Beukema, 1992), а

также в период перед засухой по сравнению с засушливыми годами (Attrill and Power, 2000). Креветки вполне приспособлены к низким температурам, а некоторые даже считаются арктическими бореальными видами. Поэтому они должны иметь большую экологическую валентность по данному фактору.

Личинки из яиц, инкубированных при 3°C, были более жизнеспособными, чем личинки из яиц, инкубированных при более высоких температурах. Наибольшая изменчивость в производстве яиц отмечена среди мелких креветок, особенно при более высоких температурах (Nunes, 1984). Личинки, вылупившиеся из яиц, инкубированных при низких температурах и выращенных при пониженных уровнях пищи, показали более высокую выживаемость, чем личинки из яиц, инкубированных при высоких температурах. Повышение температуры выращивания повышает выживаемость личинок при снижении уровня питания. Личинки, инкубированные при 3°C, имели тенденцию достигать больших размеров при метаморфозе при всех температурах выращивания и уровнях кормления, чем личинки, инкубированные при 6 или 9°C (Nunes, 1984).

Выпуск личинок северной креветкой у юго-западного побережья Камчатки происходит в диапазоне глубин 300–400 м, при температуре 1,0–1,5°C (Михайлова, 2017). Схожая зависимость распределения самок от температуры была отмечена для северного шримс-медвежонка *Sclerocrangon boreas* в северо-западной части Берингова моря (Букин, 1992). Самки рода *Crangon* имеют высокую плодовитость, более 1500 яиц на одну самку. Яйца развиваются в течение нескольких недель или нескольких месяцев в зависимости от условий окружающей среды, таких как температура и биотические особенности. Развитие яиц зимой происходит медленнее, чем летом (Blahudka and Turkey, 2002). Быстрорастущие самки носят яйца на плеоподах в течение более коротких периодов, в то время как медленно растущие – в течение 10–14 недель (Krygier and Horton, 1975). Размеры яиц больше зимой и меньше летом (Campos and Van der Veer, 2008).

Было обнаружено, что тренды температуры морской воды, связанные с климатическими циклами, являются наиболее постоянным фактором, влияющим на численность (Dow, 1976). В Аляскинском заливе температура воды колеблется в пределах от 1,5 до 12°C (Bart, 1970; Niebauer, 1980). В океанической среде количество, размер и временная встречаемость подходящих планктонных пищевых организмов влияют на размер годовых классов в популяциях десятиногих и рыб (Ishimaru, 1936; Hunter, 1975; Lasker, 1975, 1981; Nakazawa, 1912).

Влияние температуры на горизонтальное и вертикальное распределение личинок в прикамчатских водах

Многими исследователями показано, что формирование особенностей гидрологических условий Охотского моря тесно связано с развитием зимних атмосферных процессов над северо-западной частью Тихого океана и северо-востоком азиатского материка, а также с поступлением в Охотское море относительно теплых тихоокеанских вод (Винокурова, 1965, 1972; Глебова, 2002, 2006). В зависимости от интенсивности этих процессов, годовой температурный режим моря может быть охарактеризован как "теплый", "холодный", "промежуточный" (Винокурова, 1965). И.В. Давыдов (1975) полагал, что режим вод западнокамчатского шельфа целесообразно классифицировать по двум грациям – "теплые и холодные годы". Критерием для разделения гидрометеорологических условий, относящихся к тому или иному типу режима.

Распределение личинок креветок над определенными глубинами зависит от температуры воды и от времени года. Весной личинки выходят в планктон над большими глубинами, а осенью мигрируют на мелководье. За пределами шельфа креветки отмечены в теплые годы в небольшом количестве, в холодные годы – отсутствуют. Над глубинами до 50 м личинки встречаются в это время регулярно (50–80%), но численность и в холодные годы несколько ниже, чем в теплые (Седова, Пташкина, 2018; Седова, Тепнин, 2019).

В холодные годы в восточной части Охотского моря весной личинки пойманы исключительно над глубинами более 200 м, в умеренные – над глубинами более 100 м, т.е. ближе к берегу (Таблица 7.2). В первой половине лета личинок было больше над глубинами до 200 м. В умеренные годы чаще личинок ловили над небольшими глубинами (до 50 м), реже – над глубиной 50–100 м. Во второй половине лета в холодные и умеренные годы большая часть личинок отмечена над глубиной до 100 м. В сентябре большая часть личинок креветок была поймана над глубиной менее 50 м. За пределами шельфа личинки осенью отсутствовали.

Во второй половине лета наблюдали похожую картину: в холодные годы за пределами шельфа личинок практически нет, но в умеренные годы они в небольшом количестве присутствуют в трети проб, взятых над этими глубинами. Над глубинами 100–200 м в июле-августе в холодные годы личинки отмечены только в южной части, а в умеренные – во всех частях района исследования. Над глубинами менее 100 м сосредоточена основная масса личинок. Особенно много их в неритической зоне. В холодные годы над глубинами 15–30 м личинки обнаружены в 100% проб.

У восточных берегов Камчатки закономерности распределения по глубинам несколько отличаются (Таблица 7.3). Это связано с особенностями гидрологии и рельефа дна. Весной младшие личинки каридных креветок в районе юго-восточной Камчатки в холодные годы

обитают на меньших глубинах, чем в районе Западной Камчатки, где большая часть личинок обнаружена далеко от берегов.

Таблица 7.2

Встречаемость личинок каридных креветок над различными глубинами (% проб) в зависимости от температурного типа лет в восточной части Охотского моря

Месяц	Тип года (по Лучину, Матвеву, 2016)	до 50 м	до 100 м	101–200 м	более 200 м
Апрель	холодный	—	0	0	57,6
	умеренный	—	2	50	83,8
Июнь-июль	умеренный	87,5	50	49,3	30
	теплый	75	76,9	62,8	47,1
Июль-август	холодный	92,9	85,8	2,2–60,2	1,2
	умеренный	74,4	50	0–59,2	14
Сентябрь	холодный	—	33,3	2,1	0,5
	умеренный	71,9	12	20	0

Таблица 7.3

Встречаемость личинок креветок в весенний период над разными глубинами (% проб) у берегов юго-восточной Камчатки в зависимости от температурного типа года

Район	Тип года	до 100 м	101-200 м	201-500 м	свыше 500 м
Авачинский залив	холодный	45,9–52,0	34,7–35,1	5,4–6,7	6,6–13,5
	умеренный	8,3–21,6	16,7–31,4	7,8–25,0	39,2–50,0
	теплый	27,8	29,6	18,5	42,6
Юго-восточная Камчатка	холодный	66,7–75,0	11,0–12,5	11,0	12,5
	умеренный	24,0–28,6	36,0	12,0–27,1	4,0–14,3
	теплый	53,8	38,5	7,7	–
Кроноцкий залив	умеренный	25,0	50,0	0	25,0
	теплый	26,3	15,8	47,4	66,7

Распределение личинок по глубинам в юго-восточной части района и Авачинском заливе практически не отличалось. В холодные годы весной личинки чаще присутствовали над шельфом, в умеренные – над меньшими глубинами (100–200 м и более). В Авачинском заливе течения выносят часть личинок на большие глубины. Креветки многих видов выпускают своих личинок на континентальном склоне, в районе резкого свала глубин, поэтому личинки на ранних стадиях обитают над большими глубинами. В этой зоне поверхностные слои прогреты лучше, поэтому личинки попадают в более благоприятные условия. В теплые годы в Авачинском заливе личинки встречались часто над всеми глубинами. В районе юго-восточной Камчатки в 2017 г. их было больше над шельфом. За пределами шельфа личинок ловили очень редко. Это связано с особенностями рельефа дна в этом районе и системой вдольбереговых течений.

В Кроноцком заливе вода в весенние месяцы прогревается медленнее. В этом районе ощущается влияние холодных вод, поступающих из Берингова моря. В Кроноцком заливе в

апреле-мае личинки отмечены чаще над глубинами свыше 200 м. Над меньшими глубинами в этот период складываются неблагоприятные условия.

У юго-восточных берегов Камчатки над глубинами от 100 до 200 м креветки обнаружены в холодные годы в 11–12% проб, но из видов отмечен только *Rhynocrangon sp.*, в теплые встречаемость была на уровне 24–38,5%, а доминирующими видами были *P. goniurus* (до 38%), *M. intermedia* и *E. macilentus*. Над глубинами от 200 до 500 м во все годы доминировали виды из рода *Eualus*, главным образом *E. fabricii*, в теплые годы к ним присоединялся *P. eous*. Встречаемость креветок над этими глубинами составляла от 7,7 до 12% в теплые годы и 11% – в холодные. Над глубинами более 500 м в 2009 и 2017 гг. креветки не были обнаружены. В остальные годы встречаемость изменялась в пределах от 4 до 14,3%. В 2002 г. здесь отмечен только *Eualus*, в 2014 г. – только крангониды, в 2016 г. доминировали личинки *P. eous*.

Основная масса личинок каридных креветок обычно бывает сосредоточена в слое 0–50 м (Criales, McGowan, 1994). В восточной части Берингова моря 80% личинок поймано в слое 0–80 м (Armstrong et al., 1981). По данным гидрологических съемок, в Авачинском заливе в 2014 г. температура вод в холодном подповерхностном слое (ХПС) опускалась до неблагоприятных для развития личинок отрицательных значений уже на уровне менее 20-ти метров (Рисунок 7.3). В самый теплый 2017 г. температура в ядре ХПС была почти на 2°C выше значений 2014 г. Можно предположить, что в начале весны 2014 г. личинки креветок глубже 20 м не опускались. В мае отрицательные значения температуры в 2014 г. зафиксированы глубже 30 м, в то время как в аналогичный период 2017 г. этот параметр был на 1–1,5°C выше. На поверхности различие в показаниях температуры достигало уже 2,5°C, т.е. здесь отмечены оптимальные для развития личинок значения температуры.

Личинки пойманы, преимущественно, на тех станциях, где прогрев воды в верхнем слое в апреле был более 2°C, а в мае – в пределах 3–4°C. В весенние месяцы 2017 г. личинки, вероятно, могли проникать в более глубокие слои.

На глубине 50 м и более во многих случаях были отмечены отрицательные температуры воды, что крайне неблагоприятно для развития личинок. В мае 2014 г. в слое 50 м присутствовал слой сильно охлажденной воды (Рисунок 7.4). В 2017 г. вода прогревалась в это время на большую глубину. Май 2009 г. соответствует маю 2014 г. В оба эти года весна была холодной. В более теплые годы вода была прогрета на большую глубину, чем в холодные.

На рисунке 7.5 показано распределение однородного слоя воды (mlots) в марте-июне. Этот слой соответствует зоне обитания большей части личинок креветок, особенно младших, которые питаются фитопланктоном и обладают положительным фототаксисом. В наиболее

прогретом поверхностном слое воды условия для развития личинок и кормовых организмов наиболее благоприятные.

В марте 2014 г. вблизи берегов этот слой составлял всего 25–30 м, а по мере удаления от берега над океаническими глубинами увеличивался до 65–75 м. Большая часть личинок была в это время поймана именно над этими глубинами. В особенно холодную весну 2014 г. над глубинами свыше 300 м температура поверхностного слоя была выше 1°C, которая является критической для развития личинок большинства креветок. В апреле 2014 г. основная масса личинок была сосредоточена в зоне с m lots от 70 до 100 м. В мае этот слой был минимальным (около 20 м по всему району взятия проб) (Рисунок 7.6). В это время личинки были равномерно распределены по акватории.

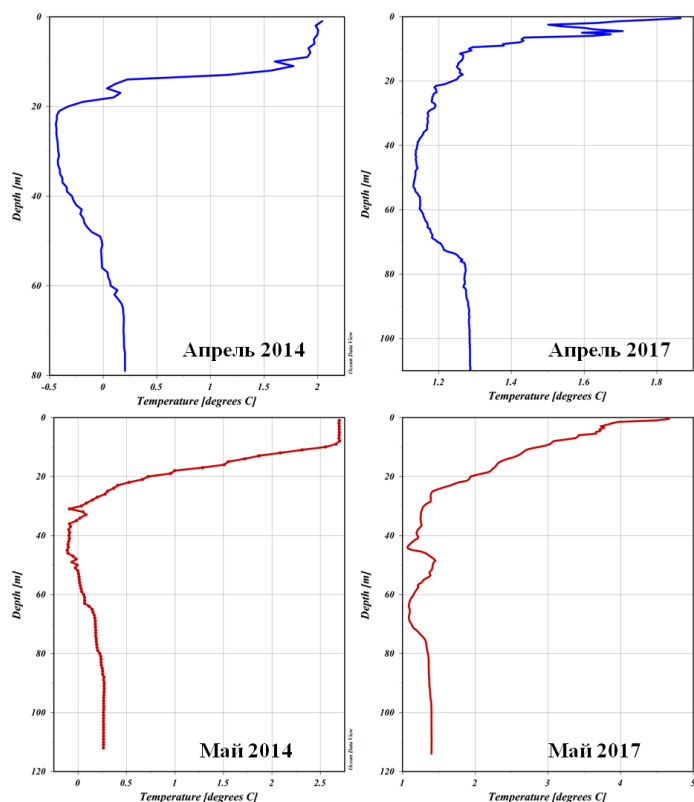


Рисунок 7.3. Типичные вертикальные профили температуры воды для апреля и мая 2014 и 2017 гг. на акватории Авачинского залива по результатам прямых наблюдений (Седова, Тепнин, 2019)

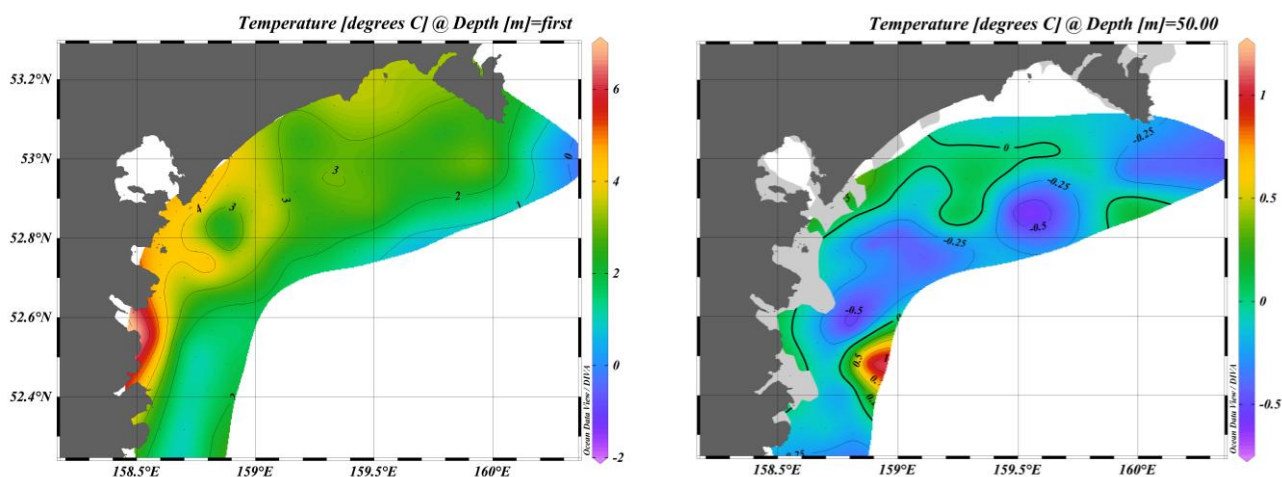


Рисунок 7.4. Распределение температуры воды в поверхностном слое и на глубине 50 м в мае 2014 г. в Авачинском заливе

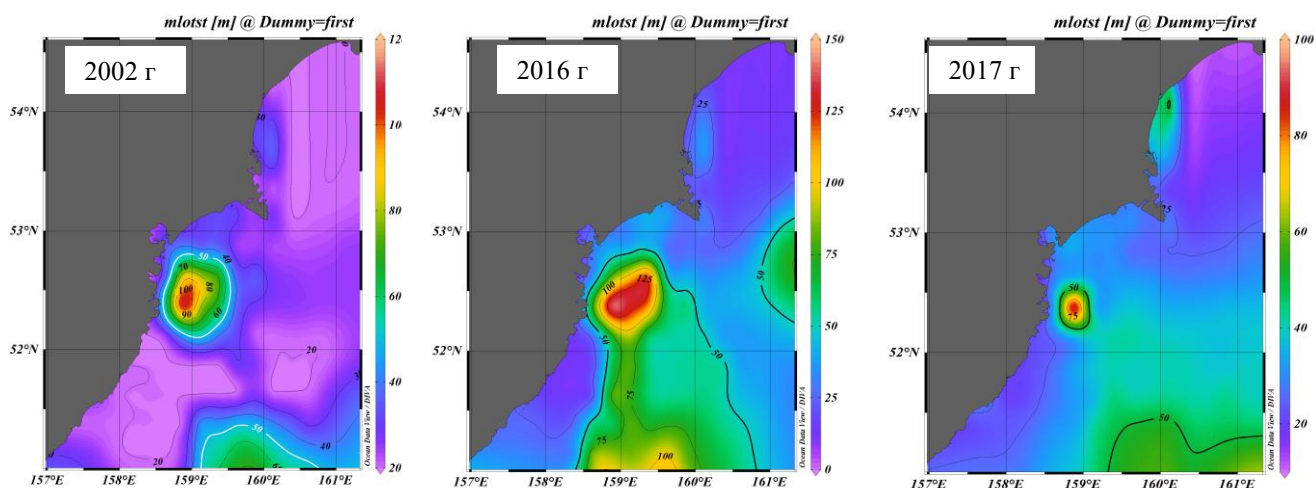


Рисунок 7.5. Карты среднемесячного распределения глубины распространения однородного слоя (mlots) для апреля 2002, 2016, 2017 гг. (Седова, Тепнин, 2019)

В отдельные годы однородный слой может быть распределен по-разному. Это является одним из факторов, определяющих горизонтальное и вертикальное распределение личинок. В апреле 2002 г. этот слой был достаточно равномерным и составлял всего 22–27 м. А 2017 г. в этот же период на большей части акватории вода была прогрета до глубины 50 м, а в 2016 г. – более 50 м (до 100 м) по всей акватории. В начале весны этот слой распространяется на большую глубину. Замечено, что чем выше поверхностные температуры, тем тоньше слой mlotst. На рисунке 7.7 показано распределение температуры воды в июне 2015 г. на разных горизонтах.

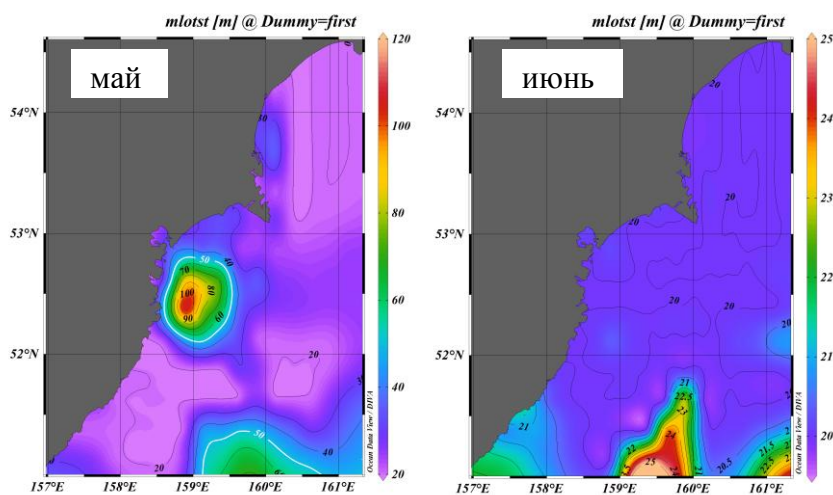


Рисунок 7.6. Карты среднемесячного глубины распространения однородного слоя (mlots) для мая и июня 2014 г. (Седова, Тепнин, 2019)

В поверхностном слое температура воды была в пределах 5–9°C, на глубине 20 м она снизилась до 4–6°C, на глубине 50 м – уже практически нижняя граница допустимых

температур, особенно на глубине менее 100 м. За пределами шельфа в это время вода еще достаточно прогрета. Очевидно, личинки в это время обитали в верхнем 50-метровом слое. Придонные температуры в это время у берега были достаточно высокими (2–4°C). В этой зоне уже начинали оседать самые ранние декаподиты.

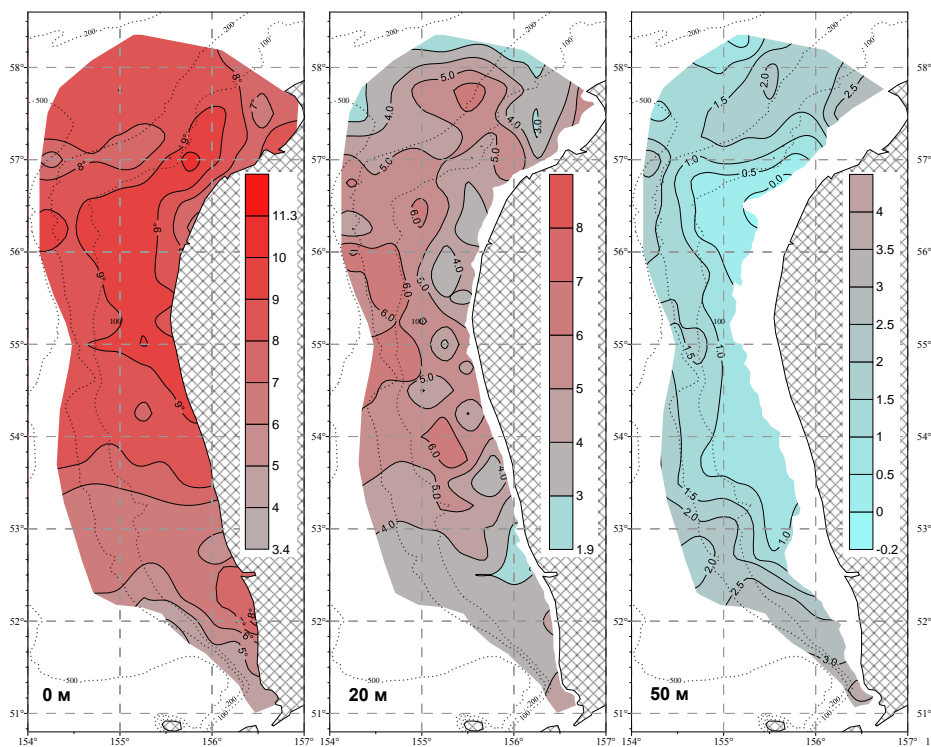


Рисунок 7.7. Распределение температуры. Западная Камчатка. 06.06 – 09.07.2015г. (По материалам рейсового отчета КамчатНИРО, 2015)

Влияние температуры на сроки вылупления и развития личинок

Известно, что пелагические личинки при несокращенном развитии чувствительны к колебаниям условий среды. При низкой температуре срок существования личинок в планктоне увеличен, развитие происходит медленнее, и, следовательно, на более долгий срок личинки подвергаются опасности быть съеденными хищниками. Т. Торсон (Thorson, 1946, 1950) считал это обстоятельство решающим. Поэтому выпуск личинок в планктон должен происходить при оптимальной температуре. Жизненный цикл животных так приспособлен к изменениям среды, что потомство приступает к самостоятельному существованию только в момент, наиболее благоприятный для выживания (Gies, 1959). Безусловно, личинки разных групп в различной степени зависят от температурных условий. Количество личинок первой стадии значительно превышает количество личинок всех последующих стадий.

Гидрологические условия на шельфе Западной Камчатки сложны и причудливы. Все лето в центральных районах остается слой остаточного зимнего охлаждения с очень низкой температурой на глубине 50–150 м. Р.Р. Макаров (1966) предположил, что приход

биологической весны на участках дна, соответствующих этим глубинам, может значительно запаздывать по сравнению с выше или ниже лежащими участками дна шельфа. Следовательно, должно запаздывать и вылупление личинок обитающих здесь видов. На явную зависимость процессов размножения, по мнению Макарова, от холодного слоя указывает тот факт, что в центральных районах шельфа личинки тепловодных видов довольно редки, а на юге и севере, где теплее, где летом слой остаточного зимнего охлаждения вероятно отступает раньше, чем в центральных районах. И именно личинки прибрежных и мигрирующих видов появляются в планктоне раньше других.

У юго-восточных берегов Камчатки выпуск личинок у большинства видов происходит намного раньше, чем в других районах прикамчатских вод. Это можно объяснить влиянием тихоокеанских вод и меньшей ледовитостью. Шельф в этом районе узкий, и в результате разноса течениями, личинки оказываются над большими глубинами, которые весной имеют более высокую температуру поверхностного слоя воды и более мощный слой mlots.

Раньше всех вылупляются личинки углохвостой креветки. *P. goniurus* имеет более относительно мелких личинок и проходит метаморфоз за 6 стадий зоэа. *P. eous* – довольно крупный вид, рано переходящий на питание беспозвоночными – выходит в планктон одновременно с предыдущим видом. Но он в своем развитии проходит 8–9 стадий зоэа, а поэтому может задерживаться в меропланктоне на более длительный срок. *E. fabricii* и *E. belcheri* обнаружены в меропланктоне в эти же сроки. *C. dalli* в холодные годы пойман не был. Вероятно, это связано с тем, что в эти годы он нерестился у самых берегов, где пробы не собирали. Аналогичную картину наблюдали и в относительно холодный 2009 г. Последними вылупляются виды рода *Argis*.

В теплые годы у юго-восточных берегов самые ранние личинки выходят в планктон в середине февраля, в холодные – в конце марта. В районе западной Камчатки большинство креветок вылупляется на месяц позже. Во второй половине февраля в Авачинском заливе в теплые годы выходят личинки *P. eous*, *E. fabricii*, некоторые виды рода *Spirontocaris* и *N. communis*. В Охотском море эти сроки сдвинуты у *P. eous* и *N. communis* на 3 недели, у видов семейства Thoridae – на 1,5–2 месяца. С середины марта в теплые годы до середины мая в холодные отмечены в районе юго-восточной Камчатки остальные виды семейства Crangonidae. У западных берегов эти виды вылупляются на 3 недели позднее. В Беринговом море большинство видов вылупляются в мае, на 1,5–2 месяца позднее, чем у юго-восточных берегов Камчатки и на 2–3 недели позже, чем в Охотском море.

Известно, что гидрологическая весна позднее начинается в Беринговом море. Вегетационный период в северо-западной части Берингова моря намного короче, чем в Охотском море, поэтому выход личинок должен происходить в более сжатые сроки. Наши

данные это подтверждают. У юго-восточных берегов Камчатки вылупление растягивается на 4–14 недель в разные годы, у западных берегов – на 2–9 недель, в западной части Берингова моря – на 4–7 недель.

В теплые годы ранние личинки обнаружены в пробах на 1–1,5 месяца раньше, чем в холодные во всех районах. Большая часть личинок в холодные годы у берегов юго-восточной Камчатки выходит в планктон в начале мая, когда кормовые организмы развились в достаточном количестве. В это время в планктоне достаточно микроводорослей, а также яиц и личинок ракообразных, которыми питаются личинки креветок. Более раннее вылупление личинок креветок в восточной части Берингова моря также происходит в теплые годы (Pedersen *et al.*, 2002). Как правило, вылупление личинок происходит в весенне-летние месяцы, когда наиболее высока численность фито- и зоопланктона (Allen, 1959).

Ранние личинки развиваются при более низких температурах, чем массовые, и особенно поздние зоза. Личинки креветок, выход в планктон которых происходит ранней весной, развиваются в 1,5–3 раза дольше, чем личинки, вылупившиеся во второй половине лета (Таблица 6.2). Это справедливо для всех видов, но особенно ярко проявляется у видов с сильно растянутым периодом вылупления. К ним относятся *P. eous* (до 17 недель), *P. goniurus* (до 15 недель), *N. communis* и *M. intermedia* (до 13–14 недель). Данную закономерность легко проследить для популяций, обитающих у западных и юго-восточных берегов Камчатки. Известно, что у некоторых видов молодые и старые самки нерестятся в разное время, удлиняя таким образом период размножения вида.

В Беринговом и Чукотском море отмечена примерно одинаковая продолжительность развития ранних и поздних личинок. Быстрее развивается основная масса личинок, которые вылупляются в июне. Это явление можно объяснить влиянием повышенных температур. Максимальный прогрев воды у западных и юго-восточных берегов Камчатки отмечен в августе-сентябре, в Беринговом море – в июле-августе. Поэтому на севере личинки заканчивают свой метаморфоз раньше. В Анадырском заливе последние личинки были пойманы в конце сентября, а в Чукотском море в сентябре уже все личинки осели, что можно объяснить более суровыми условиями. В Чукотском море выход личинок в планктон должен происходить в сжатые сроки, как это характерно для видов из высоких широт. Таким образом, более позднее вылупление способствует ускорению личиночного развития под влиянием повышенной температуры.

Дольше всего в планктоне задерживаются личинки *C. septemspinosa* в районе Западной Камчатки (до середины октября), *N. communis* и *Spirontocaris spp.* – до 8 октября. Большинство видов успевают закончить развитие и превратиться в ювенильную особь не позднее сентября. Основная часть личинок в восточной части Охотского моря оседает в конце августа, в Авачинском заливе – в конце июля, в Беринговом море – в конце августа.

7.1.2. Влияние солености

В районе юго-восточных берегов Камчатки соленость поверхностного слоя в отдельных районах практически одинаковая. У берега соленость меньше, чем в мористой части, всего на 0,2‰, а в отдельные сезоны (2016 и 2017 гг.) не было практически никакой разницы. В июне соленость меньше, чем весной, особенно в прибрежной части. В это время наблюдается максимальный сток пресной воды в океан. Поэтому в районе юго-восточной Камчатки данный фактор не оказывает существенного влияния на развитие креветок. В 2001 г. зона максимального распреснения поверхностных вод также была удалена от берегов, но уже севернее 54°30'. На южном участке съемки в начале июля были зафиксированы аномально высокие значения солености (33,0–33,4‰), схожие с показателями в зимний период в более северных районах (в придонном галоклине).

Пространственное изменение солености воды у берегов юго-восточной Камчатки, как на поверхности, так и в придонном слое, в меньшей степени зависело от временного фактора, и в большей — от удаленности станций от берега. В целом, ее значения на поверхности варьировали от 23–30‰ в приустьевых районах до 31,5–32,6‰ в мористой части рассматриваемой акватории. В придонном слое соленость воды варьировала от 29,1 до 33,2‰, соответственно (Рисунок 7.8).

В районе Западной Камчатки вблизи берегов отмечены зоны значительного распреснения воды в районе впадения рек (Рисунок 7.9). В июне 2015 г. в поверхностном слое соленость изменялась в широтном направлении в пределах 28–32,5‰. На глубине 20 м эта разница была менее существенной (31,9–32,6‰), на глубине 50 м соленость была практически одинаковой. В придонном слое соленость всегда выше, чем на поверхности. В прибрежной зоне эта разница составляла 2,3‰. Ранней весной градиент солености между поверхностными и придонными слоями выше из-за таяния льда. Соленость воды, как на поверхности, так и у дна, в начале лета 2015 г., в основном, изменялась в меридиональном направлении. Для прибрежной части, особенно в районах речного стока, характерно сильное опреснение, здесь соленость понижалась до 19–24‰. На мористой границе съемки соленость возрастает до 32,5‰ на юге до 32,8‰ на севере района съемки. По всем горизонтам и у дна соленость распределяется аналогично, но имеет более высокие значения у дна (до 31,2–33,6‰).

Повышенные значения поверхностной температуры в 2002 г. в восточной части Охотского моря приурочены к областям вод с распресненным и одновременно со слабоперемешанным поверхностным слоем. Эти два условия в наибольшей степени выполняются в срединной шельфовой области (изобаты 30–100 м), расположенной между прибрежной зоной с сильным волновым перемешиванием (изобаты 0–30 м) и внешней шельфовой областью (100–200 м).

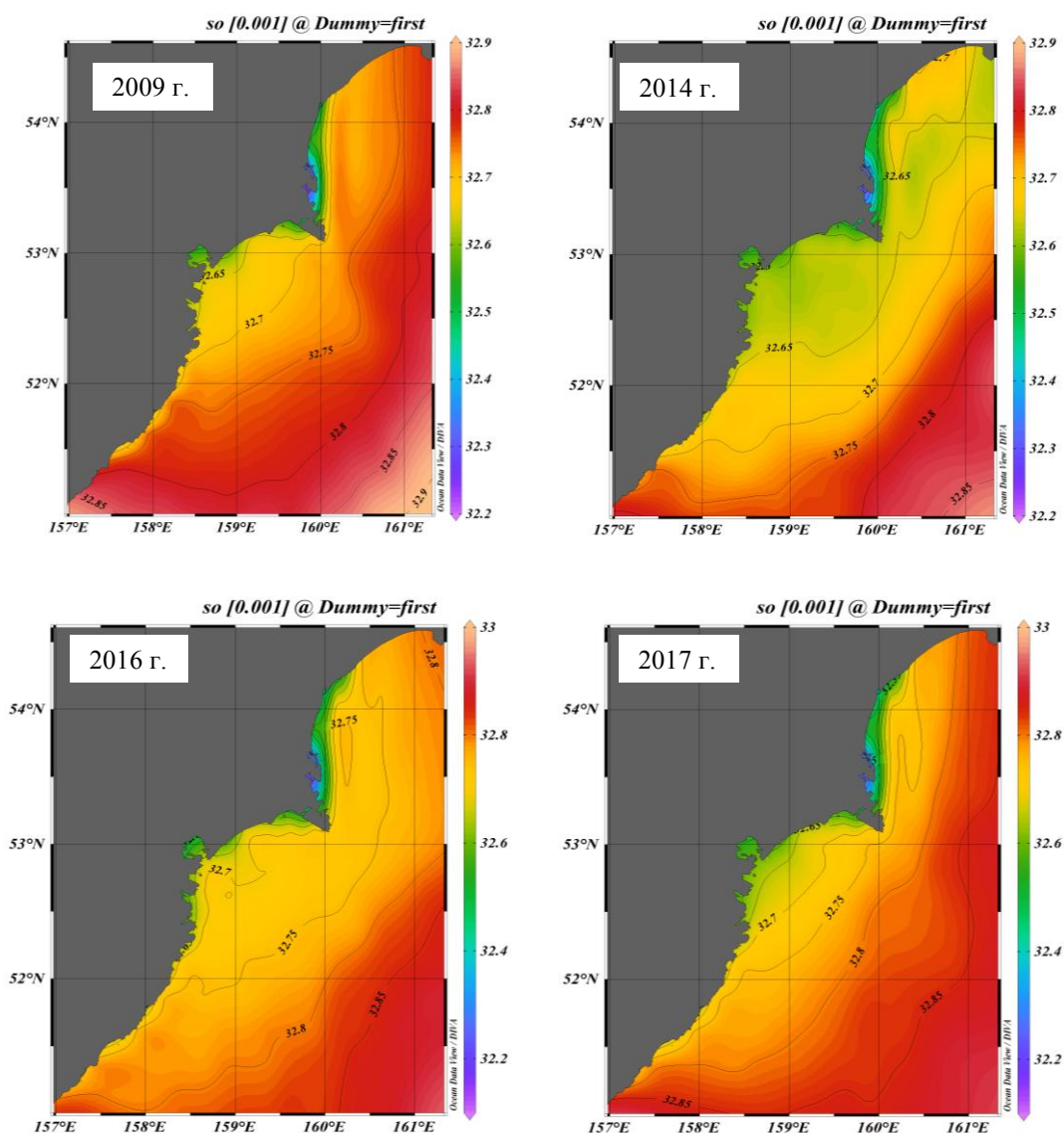


Рисунок 7.8. Карты среднемесячного распределения солёности в поверхностном слое (s_0) для мая 2009, 2014, 2016, 2017 гг. (Седова, Тепнин, 2019)

Старшие личинки в прикамчатских водах обитают над большими глубинами, где солёность ниже, а потом постепенно двигаясь к берегу и опускаясь в более глубокие слои, постепенно привыкают к повышенной концентрации растворённых солей. Как известно, оседание личинок у *P. eous* у берегов Западной Камчатки происходит на малых глубинах, и молодь живёт на меньших глубинах, чем взрослые (Соколов, 2000).

Известно, что крангониды нерестятся в более глубоких и засоленных районах, чем обитает молодь. В период вынашивания яиц самки обитают при более высокой солёности (Locke *et al.*, 2005). Яйценозные самки видов рода *Crangon* обнаружены только при солёности свыше 14,6‰. Личинки выходят из яиц у этих видов, когда температура достигает 10°C (Modlin, 1980), но в водах от 0 до 25°C также встречаются яйценозные самки (Price, 1962).

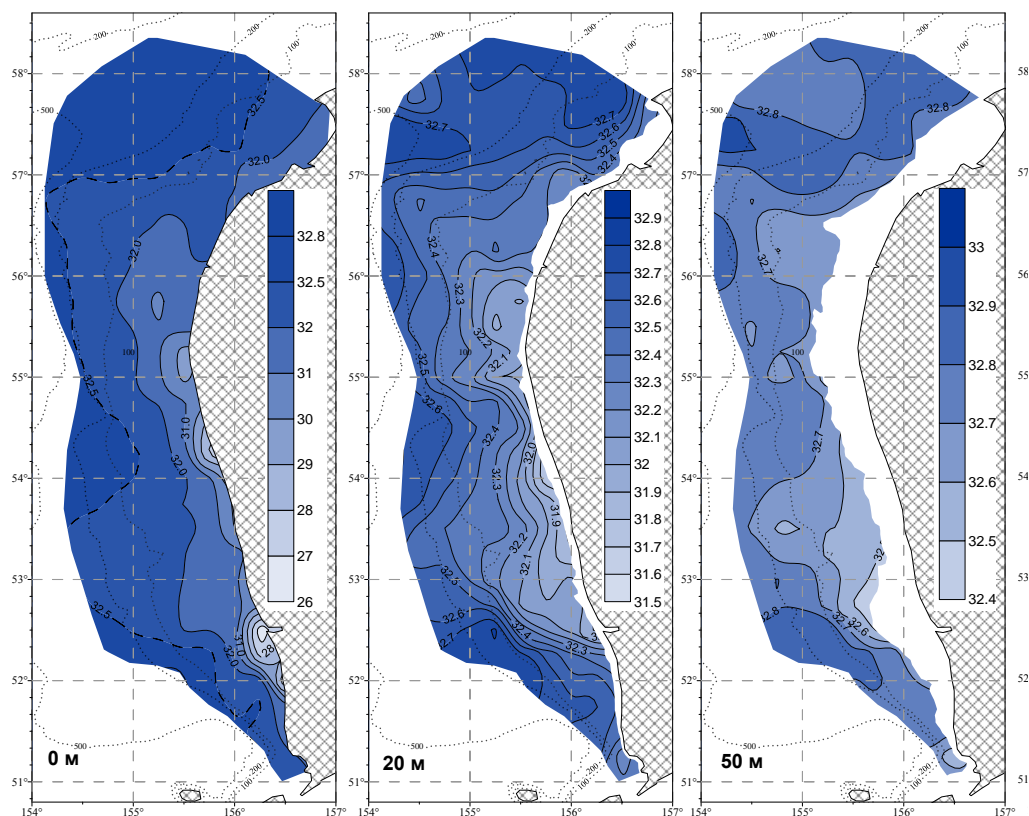


Рисунок 7.9. Распределение солености. Западная Камчатка. 06.06–09.07.2015 г. (По материалам рейсового отчета КамчатНИРО, 2015 г.)

Личинки *C. septemspinosa* могут быть обнаружены при солености от 9 до 25‰ (Modlin, 1980) или даже от 0 до 31‰ при средней выше 15‰ (Locke *et al.*, 2005). *Crangon franciscorum* также демонстрирует большой спектр солености (0–30‰) (Вахтер *et al.*, 1999).

7.1.3. Влияние течений

Дальность разноса личинок зависит не только от продолжительности пелагической жизни личинок и от скорости несущих их течений, но и от механизма, позволяющего рачкам оставаться в пределах шельфа. Только часть личинок течения уносят в открытое море. В прибрежных водах имеется комплекс факторов, задерживающий основную массу личинок донных беспозвоночных над шельфом. Этими факторами являются направление прибрежных течений, идущих вдоль берега, система добавочных компенсаторных течений, водоворотов и т.п. (Макаров, 1969). Для прибрежных мелководных видов креветок с относительно коротким планктонным периодом наиболее подходящим механизмом удерживания вблизи берега является ветровой перенос (Crales and McGowan, 1994).

Круговороты, которые играют важную роль в океанической циркуляции, могут влиять на распределение и удержание личиночных стадий ракообразных (Crales and McGowan, 1994; Griffiths and Brandt, 1983; McWilliam and Phillips, 1983). Гетеротропные популяции не нуждаются в постоянном существовании замкнутых циркуляций. Для них достаточно попасть назад в

шельфовую воду любым путем хотя бы раз, но непременно в момент размножения. У гетеротропных видов функцию удержания на месте выполняет не планктонная, а донная гемипопуляция (Беклемишев, 1969).

Во всех районах неритической зоны происходит перераспределение всей массы личинок в планктоне под воздействием местных течений, которому способствует ряд особенностей биологии самих личинок, например, их вертикальное перемещение, длительность их пелагического развития (Милейковский, 1985). У видов с пелагическим развитием контакт между экологически разобщенными донными популяциями взрослых животных осуществляется за счет переноса течениями их пелагической молодежи, в результате которого молодежь, отрожденная одними популяциями вида, может осесть в местах, занятых другими его популяциями (Милейковский, 1973а).

Гидрографические фронты (например, области перехода между смешанными и стратифицированными водными массами), окружающие берега, могут оказывать глубокое влияние на структуры распределения планктона и пополнение личинок и креветок (Franks, 1992; Lochmann *et al.*, 1997; Lough and Manning, 2001; Munk *et al.*, 1995; Reiss *et al.*, 2000; Taggart *et al.*, 1989). Взаимосвязи между обилием различных личинок рыбы и креветок и гидрографическими градиентами над шельфом указывают на связь межгодовых колебаний численности личинок и последующее пополнение годовых классов с распределением водных масс (Иванов, 1967; Horsted *et al.*, Ples and Sinclair, 1982; Sinclair, 1988). Гидрографические особенности, фронты и завихрения могут служить барьерами для переноса личинок креветок или способствовать удержанию личинок в пределах устойчивых мезоциркуляционных образований (диаметром до 200 км), формирующихся под влиянием рельефа дна, конфигурации берегов и взаимодействия противоположно направленных течений (Pedersen and Rice, 2002).

Влияние течений на распределение личинок креветок у западных берегов Камчатки в период исследований

Гидрологические условия в водах у берегов Западной Камчатки определяются климатическими факторами, постоянными течениями, рельефом дна и приливными явлениями. Характерной чертой динамики вод Охотского моря является циклоническая система течений (Винокурова, 1964). Р.Р. Макаров (1966) предположил, что личинки некоторых видов, единично встречающиеся над средней частью шельфа, но всегда многочисленные на севере и на юге, занесены сюда течениями. При сохранении общих закономерностей динамики вод наблюдаются отличия в картинах течений, как в сезонном, так и межгодовом аспектах (Фигуркин, 2004).

Известно, что в средней части западнокамчатского шельфа в течение почти всего года существуют два сравнительно холодных ядра, наиболее ярко выраженные в весеннее и летнее время и связанные с существованием вихревой зоны: первое – в районе $56^{\circ}00'–56^{\circ}30'$ с. ш., второе – на участке 54° с. ш. (Винокурова, 1964).

На северо-востоке и востоке моря, где отмечена повышенная завихренность в поле течений, температура воды на поверхности на $3–4^{\circ}\text{C}$ ниже, чем на северо-западном шельфе. Аномальные холодные годы отличаются от теплых лет как по термическим условиям, так и по значениям солености. Так, весной холодного 2001 г. соленость была в целом ниже на 2°C в восточной части. На шельфе Охотского моря ежегодно формируются два дополнительных очага холода, один из которых располагается на шельфе западной Камчатки, а второй в зал. Шелихова. Вокруг них образуются фронтальные зоны. Разрыв между ними на шельфе северо-западной Камчатки связан с сильным приливным перемешиванием в узостях горловины зал. Шелихова. В холодные воды отрицательные температуры в этих очагах зафиксированы вплоть до осенних штормов (Михайлова, 2017).

В Охотском море В.И. Чернявским (1981) выделены пять устойчивых антициклонических круговоротов (у юго-западного побережья п-ова Камчатка, над впадиной ТИНРО, в районе о. Ионы и северной части впадины Дерюгина, над Курильской котловиной) и пять квазистационарных циклонических круговоротов (в районе возвышенностей Института океанологии и Академии наук СССР, над банкой Кашеварова, восточнее Аяна, южнее п-ова Лисянского, в районе зал. Шелихова).

Характерное влияние на распределение личинок оказывают также приливно-отливные течения. Там, где эти течения наиболее сильные, на севере шельфа, пояс личинок вдоль берега шире. Южнее, где действие этих течений не так сильно, пояс личинок более узок и расположен над средними глубинами. Еще южнее, в Озерновском районе, благодаря течениям, идущим из Курильских проливов, площадь, занятая личинками, снова расширяется за счет разноса местных и занесения чужих из района Курильских островов и Тихого океана (Макаров, 1969; Седова, 2004).

Распространение личинок подвержено влиянию поверхностных, приливно-отливных течений, системе добавочных компенсационных течений, водоворотов и т.п., которые также воздействуют на ограничение разноса личинок по всему западно-камчатскому шельфу (Макаров, 1966). В теплое полугодие эти течения ослабевают, и циркуляция моря переходит на относительно спокойный инерционный режим. Сильное выхолаживание вод верхнего шельфа, и значительное повышение их солености приводит к возникновению компенсаторного течения. В холодные зимы плотность вод североохотского шельфа возрастает, в результате происходит вынос вод североохотского шельфа во впадину ТИНРО и в район желоба Лебеда. В мае

начинается прогрев моря, развитие термоклина, что обуславливает к июню плотностную стратификацию в верхнем слое, что, в свою очередь, препятствует вертикальному обмену.

Основной поток Западно-Камчатского течения в апреле 2001 г. отмечен над бровкой западнокамчатского шельфа и над склоном 200–600 м. Южнее возвышенности Лебеда просматривалось слабое ответвление западного направления, представляющее, по-видимому, Срединную ветвь течения. Западнее $153^{\circ}30'$ в верхнем 200–300-метровом слое наблюдали вынос Северо-Охотским противотечением сильно выхоложенных вод с северо-охотского шельфа. Их вынос ослаблял поступление вод Западно-Камчатского течения во впадину ТИНРО и далее на север; способствовал формированию антициклонической циркуляции южнее желоба Лебеда и проникновению дополнительных объемов холодных вод (с северо-охотского шельфа) на шельф Западной Камчатки между 54° и 52° с.ш. Перенос вод Западно-Камчатским течением (в слое 0–200 м между берегом и 153° в.д.) на южном участке составил 0.37 млн. м³/сек, во впадине ТИНРО — 0.20–0.25 млн. м³/сек.

Суровые зимние условия 2001 г. обусловили развитие океанологического режима по типу холодных лет. Весной 2001 года течение хорошо просматривалось от севера до $52^{\circ}30'$ – $53^{\circ}00'$. Южный перенос в пределах шельфа в 2001 составил 0.15–0.18 млн. м³/сек. В апреле 2002 г. вдоль берега, шельфа и склона Западной Камчатки доминировал интенсивный северный перенос, осуществляемый Западно-Камчатским течением. Компенсационное течение в апреле 2002 практически отсутствовало. Возможно, поэтому в апреле 2002 г. личинки были распределены более равномерно вдоль шельфа, чем в 2001 г. Их сносило течениями в центральную часть, где вылупление в это время обычно не происходит. В 2001 году учетная съемка выполнялась со 2 июля по 5 августа. В период ее выполнения установился и преобладал второй тип атмосферной циркуляции, обычный для этого времени года. Сильные ветра и волнение практически отсутствовали.

Важным фактором, влияющим на распределение личинок креветок, является активность самих личинок. Активность личинок, в первую очередь, вертикальные перемещения, приводят к перераспределению их по акватории, способствуя тем самым достижению наиболее благоприятных для оседания участков акватории (Макаров, 1969). Личинки креветок больше, чем личинки других групп, способны к активным перемещениям благодаря своим размерам и плавательным способностям, особенно на поздних стадиях развития. У личинок пандалид активное перемещение личинок, по мере роста, к берегу, очевидно. Младшие личинки обычно держатся над большими глубинами, чем старшие. Это хорошо видно на примере распределения личинок углохвостой креветки в восточной части Охотского моря (Рисунок 7.10). Простым влиянием течений такое распределение невозможно объяснить. Здесь явно имеет большое значение активность самих личинок.

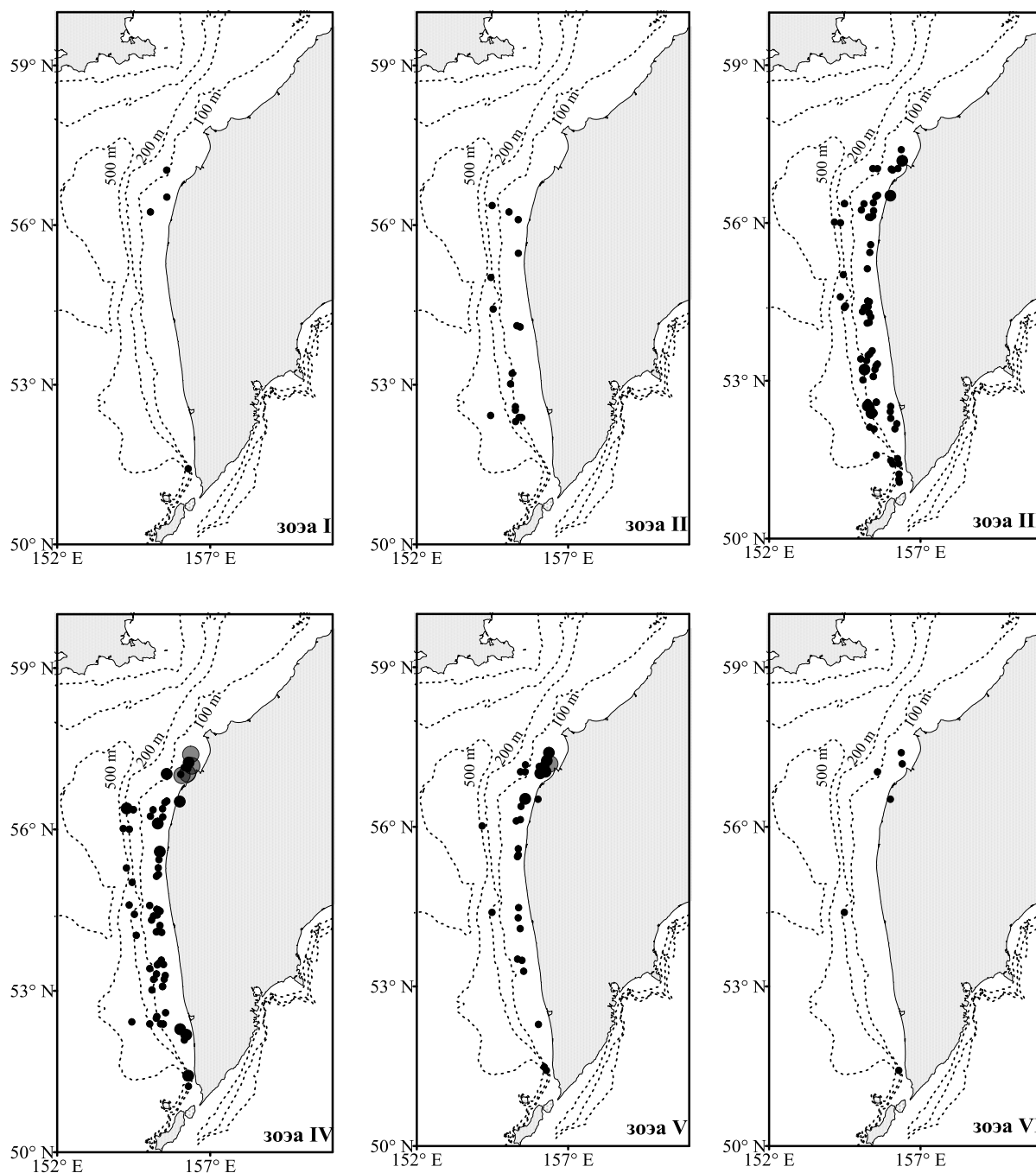


Рисунок 7.10. Распределение отдельных стадий *Pandalus goniurus* в июне-июле 2015 г. в восточной части Охотского моря. Обозначения как на рис. 5.3

Влияние течений на распределение личинок у восточных берегов Камчатки

Распределение креветочного меропланктона у юго-восточных берегов Камчатки имеет неравномерный характер. Одна из причин – воздействие поверхностных течений и циклонических вихрей. Удаленность от побережья и интенсивность основной струи Камчатского течения у восточного побережья полуострова весной может меняться от года к году, в результате различий гидрометеорологических условий предшествующего зимнего периода. Другим источником неоднородности служит неравномерное распределение вдоль

берега и разнонаправленность рингов Камчатского течения, осуществляющих перенос планктона по направлению к берегу или от берега. На распределение личинок влияет также и активность самих личинок, которые могут менять горизонт обитания, а также совершать горизонтальные передвижения в пределах круговоротов.

Над глубинами свыше 1000 м ловили младших личинок видов, взрослые особи которых водятся на меньших глубинах. В этом нет ничего удивительного, т.к. станции лова часто располагались в районе резкого свала глубин в Авачинском заливе. В этом месте шельф особенно узкий, поэтому личинок сюда может заносить с более мелководных участков.

Численность личинок над различными глубинами неодинакова. У берегов юго-восточной Камчатки не выражен характерный «личиночный пояс», как в районе западнокамчатского шельфа. Это связано, в первую очередь с очень узким и неоднородным шельфом у восточных берегов Камчатки, а также с особенностями гидрологического режима данного района. Личинки I стадии в большинстве случаев были отмечены над глубинами более 400 м. Младшие личинки имеют небольшие размеры (как правило, около 3–4 мм), которые имеют неразвитые или сильно недоразвитые органы передвижения и питаются фитопланктоном.

Океанические течения выносят этих личинок на большие глубины, иногда довольно далеко от места вылупления. По мере развития личинки приобретают хорошую плавательную способность и постепенно меняют свой спектр питания. Старшие личинки, а у некоторых пандалид и младшие, являются плотоядными животными. В зависимости от количества стадий развития и факторов среды креветки проводят различное время в планктоне. Быстрее всего развиваются в наших водах виды с укороченным развитием из родов *Argis* и *Lebbeus*. Дольше всего задерживаются в пелагиали виды рода *Eualus*, большинство из которых проходят 7–9 стадий.

В Авачинском заливе в марте, как правило, поверхностные течения не оказывают существенного влияния на личинок, поэтому развитие младших зоза происходит над теми глубинами, где они вылупились. Какая-то часть может быть вынесена на большие глубины (Рисунок 7.11). В апреле 2002 г. на поверхности Кроноцкого залива отмечен мощный антициклонический вихрь. В результате направление переноса вод в поверхностном слое здесь было преимущественно северо-восточное, а на северном шельфе Авачинского залива знак круговорота был обратным, что привело к значительной интенсификации южного переноса. В 2014 г. геострофическое течение имело преимущественно вдольбереговое направление, но в южной части акватории стрежень отходил от берега на юг, юго-восток. Аналогичную картину наблюдали в 2016 г. (Седова, Тепнин, 2019).

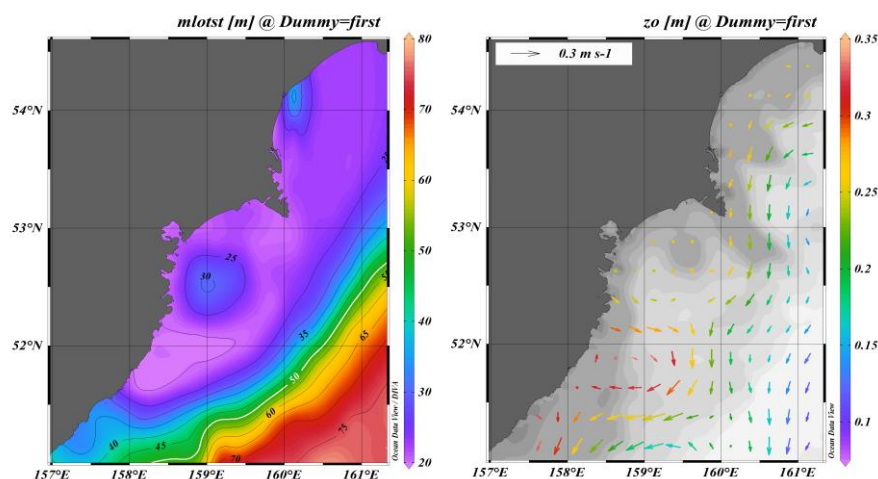


Рисунок 7.11 Карты среднемесячного распределения глубины однородного слоя (mlost) и скорости и направления геострофического переноса для марта 2014 г.

На рисунке 7.12 показаны сильные течения, которые должны выносить планктон в юго-восточную часть района исследования, где в 2016 г. была отмечена более высокая численность по сравнению с Авачинским и Кроноцким заливами. Наименьшее воздействие основной струи Камчатского течения на прибрежные воды было зафиксировано в апреле и мае 2017 г. Именно в этом году оно было самым слабым (Рисунок 7.13). Основная часть личинок каридных креветок в Кроноцком заливе была обнаружена над глубинами свыше 500 м – до 66,7% в 2017 г. В центральной части Кроноцкого залива в мае 2017 г. преобладающим было течение, несущее планктон к берегу, поэтому в этой зоне мы обнаружили скопление личинок креветок. Второе мощное скопление отмечено в южной части залива у берегов Полуострова Шипунский. Именно в этом направлении прибрежные течения сносят большую часть личинок.

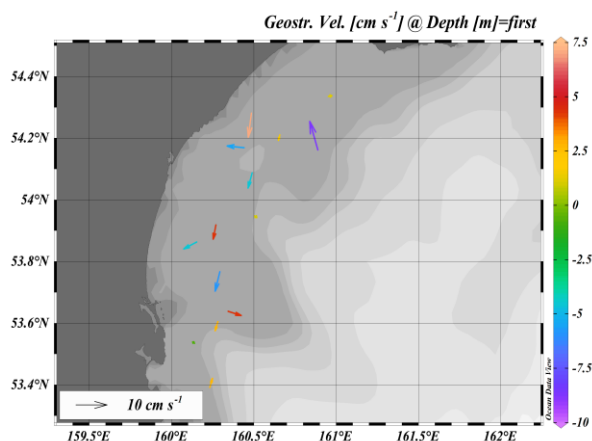


Рисунок 7.12. Карта распределения скорости и направления геострофического переноса для мая 2017 г. в Кроноцком заливе

По строению поля геострофического переноса вод наиболее близкую картину наблюдали в мае 2014 и 2017 гг., когда на юге района отмечен квазипостоянный антициклональный вихрь, а к северу от него – цепочка слабых рингов разной направленности (Рисунок 7.14). В мае течения либо слабые, либо имеют направление, способствующее удержанию личинок креветок в Авачинском и Кроноцком заливе.

По мере развития личинки начинают постепенно мигрировать к берегу, используя компенсаторные морские течения или двигаясь

вдоль крупных круговоротов. К концу метаморфоза они обитают над подходящими для оседания глубинами. Легче всего это проследить на примере *N. communis*, *P. eous* и *M. intermedia*. Часть младших личинок попадает за пределы круговоротов и образует область выселения, или в неблагоприятных условиях погибает. Некоторые прибрежные виды умеют удерживаться в пределах малых глубин, например виды из рода *Crangon* (Макаров, 1969).

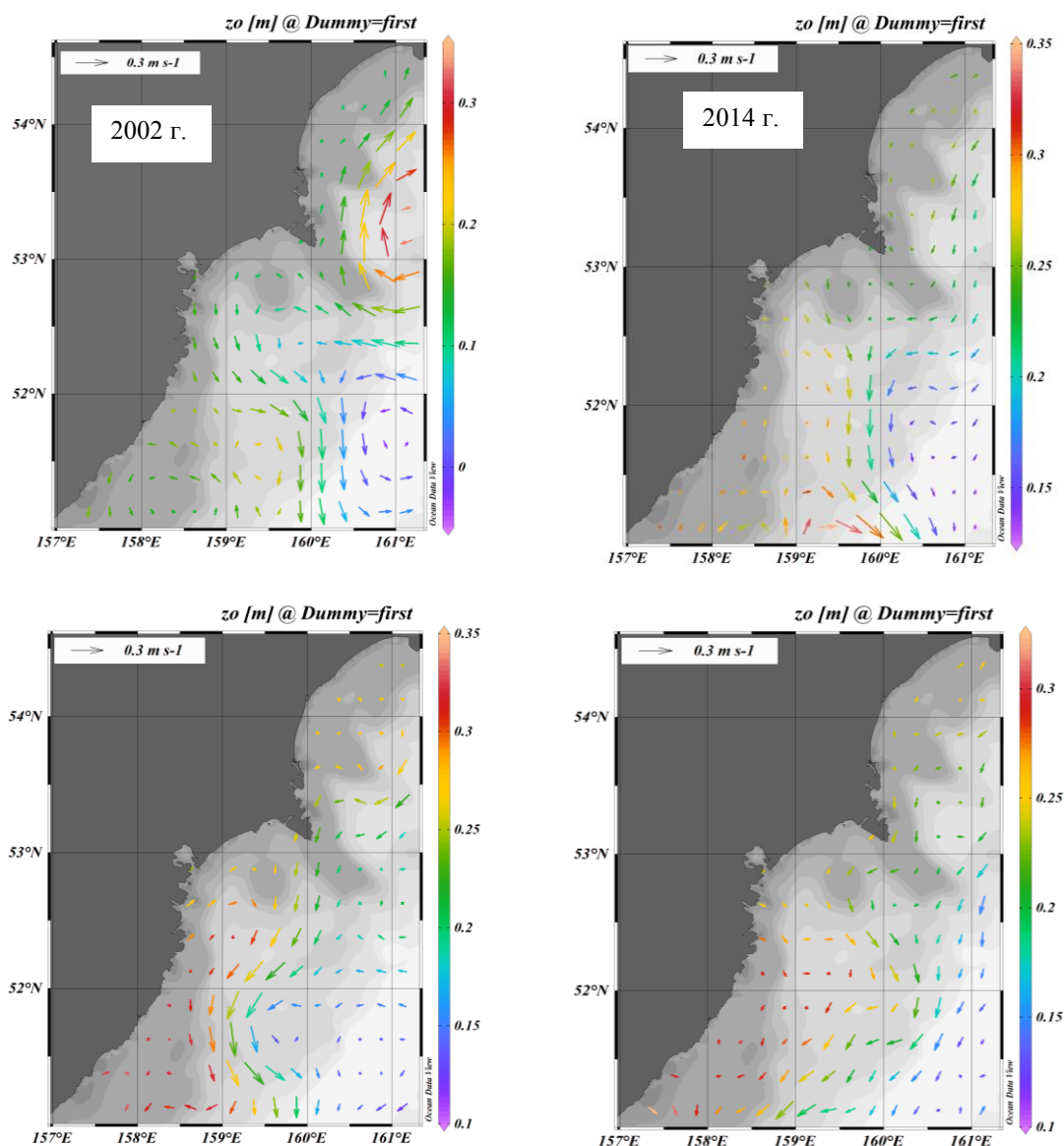


Рисунок 7.13. Карты среднемесячного распределения скорости и направления геострофического переноса для апреля 2002, 2014, 2016, 2017 гг. z_0 - геопотенциальная высота уровня поверхности моря

В осенний период года над акваторией северо-западной части Тихого океана начинается сезонная перестройка метеорологических процессов. Формируются новые центры действия атмосферы: Алеутская депрессия и Сибирский минимум. В это время возрастает число выходов южных циклонов в район восточной части Охотского моря.

Связь между характерным распределением пелагических личинок в планктоне и условиями существования бентосных гемипопуляций у юго-восточных берегов не столь очевидна, как в районе западнокамчатского шельфа.

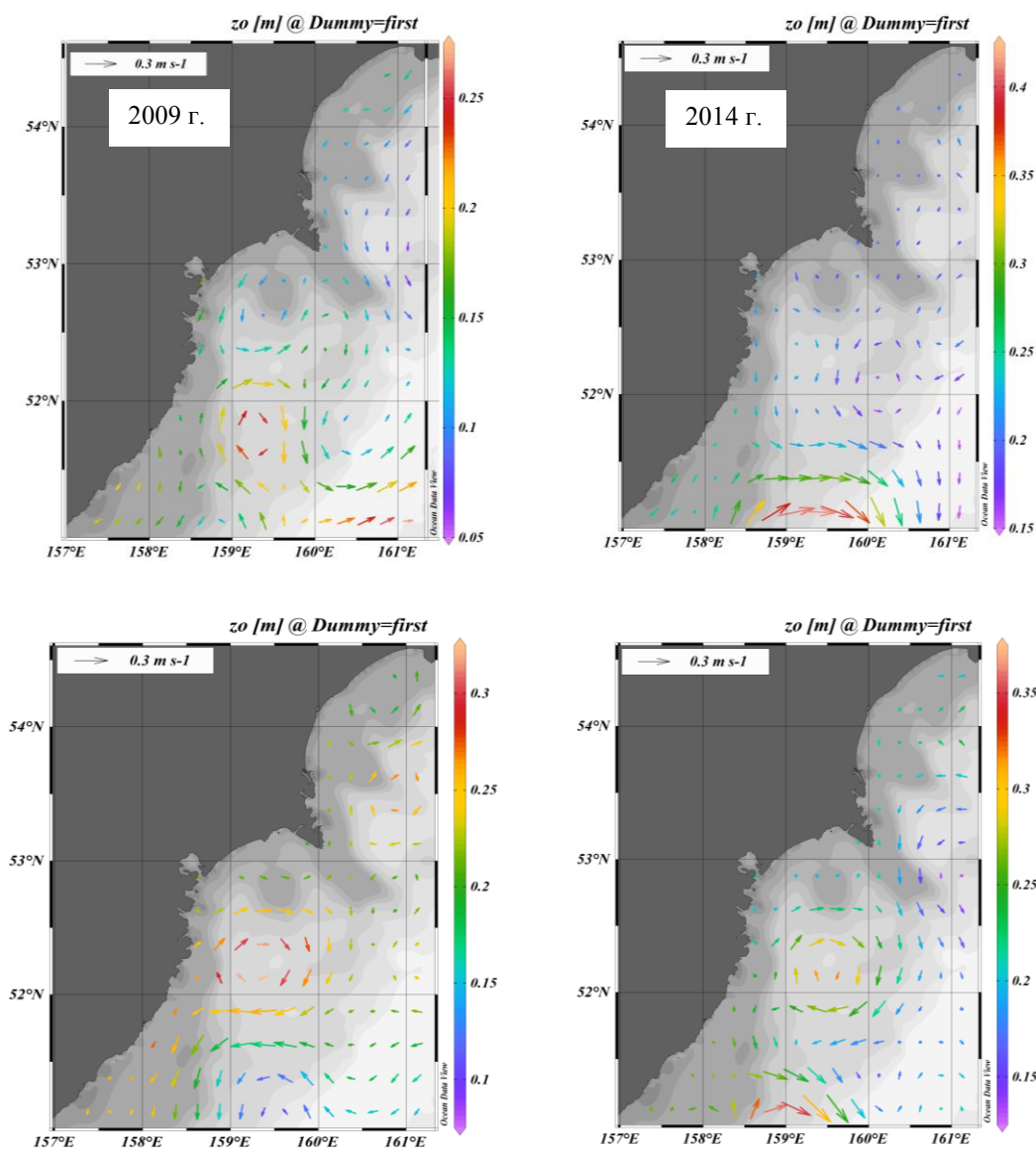


Рисунок 7.14. Карты среднемесячного распределения скорости и направления геострофического переноса для мая 2009, 2014, 2016, 2017 гг. z_0 - геопотенциальная высота уровня поверхности моря (Седова, Тепнин, 2019)

2016 г.

2017 г.

Западная часть Берингова моря

В Анадырском заливе существует единая система циркуляции, объединяющая воды южной, центральной и северо-восточной части залива (Андронов, 2004). Судя по направлению течений, личинки, собранные в северо-восточной части Анадырского залива, могли быть вынесены туда из центра залива. В прибрежной северной части залива условия

неблагоприятные (Андронов, 2004). Оттуда они могут быть вынесены течениями в зону с благоприятными температурами.

Западный круговорот Тихого океана захватывает часть Берингова моря к западу от 170° в.д. и Курило-Камчатский угол Тихого океана. Часть особей бореальных видов может неопределенно долго переноситься течениями по Западному круговороту, но значительная часть регулярно попадает в Аляскинский круговорот (Беклемишев, 1969).

7.2. Влияние биотических факторов на развитие личинок креветок

Биологическое сообщество – это сложная саморегулирующаяся система, состоящая из популяций различных видов, в результате взаимодействия которых сообщество находится в динамическом равновесии (Виноградов, Шушкина, 1987). Большие ежегодные колебания численности хорошо известны для многих морских видов, включая ракообразных (Caddy, 1989). Линька и смертность в личиночной фазе влияют на выживание большинства морских видов с плотоядными личинками. Наибольшее воздействие на выживаемость личинок оказывают выедание хищниками, ограниченные пищевые ресурсы, а также океанографические условия (Bailey and Houde, 1989).

7.2.1. Личинки креветок в зоопланктонном сообществе

Для характеристики зоопланктонного сообщества средней и крупной фракции в этом разделе использованы собственные данные обработки планктонных проб, собранных при помощи сети ИКС-80 во время ихтиопланктонных съемок. Для мелкой фракции были использованы свои и литературные данные (Горбатенко, 2018), поскольку размер ячеек ихтиопланктонной сети позволяет облавливать основную массу организмов зоопланктона длиной тела от 1,5 мм и более, и незначительную часть организмов от 0,8 до 1,3 мм.

В зоопланктонных пробах обнаружено более 100 таксонов беспозвоночных и около 150 видов рыб на ранних стадиях развития (Григорьев, Седова, 2004; Grigorev, Sedova, 2003). Наибольшую биомассу зоопланктона составляли гидромедузы, скопления которых на прибрежных станциях превышали 1 г/м³. Биомасса кормового зоопланктона, образованная преимущественно ракообразными, также была значительной (Рисунок 7.15).

Веслоногие ракообразные составляли основную фракцию зоопланктона. В обработанных пробах отмечено более 30 видов копепод. Наиболее массовые виды принадлежат к 9 семействам. Сем. Calanidae: *Pseudocalanus minutus* (Krøyer, 1845), *Neocalanus cristatus* Kreyer 1848, *Neocalanus plumchrus* Marukava 1921, *Calanus glacialis* Jaschnov 1955; Сем. Aetideidea: *Aetideus pacificus* Brodsky 1950, *Bradyidius pacificus* Brodsky 1950, *Gaetanus simplex* Brodsky 1950; сем. Heterorhabdidae: *Heterorhabdus tanneri* (Giesbrecht 1895); сем. Scolecithricidae: *Scolecithricella ovata* (Farran 1905); сем. Metridinidae: *Metridia okhotensis* Brodsky, 1950, *Pleuromamma scutullata* Brodsky 1950; сем. Phaenidae: *Xanthocalanus kurilensis* Brodsky 1950;

сем. Euchaetidae: *Pareuchaeta elongata* Esterly 1913; сем. Candaciidae: *Candacia columbiae* Campbell 1929; сем. Eucalanidae: *Eucalanus bungii* Giesbrecht 1982.

Распределение их было довольно равномерным. Биомасса обычно изменялась от 100 до 1000 мг/м³ (Седова, 2004б, 2005а). Максимальная биомасса в наиболее продуктивной зоне превышала 1г/м³. Наибольшие концентрации отмечены, главным образом, ближе к внешней границе шельфа (над глубинами 100–200 м). Доминирующими видами копепод по биомассе были *N. plumchrus*, *C. glacialis*, *N. cristatus*, *E. bungii*, *P. minutus*, *M. okhotensis*.

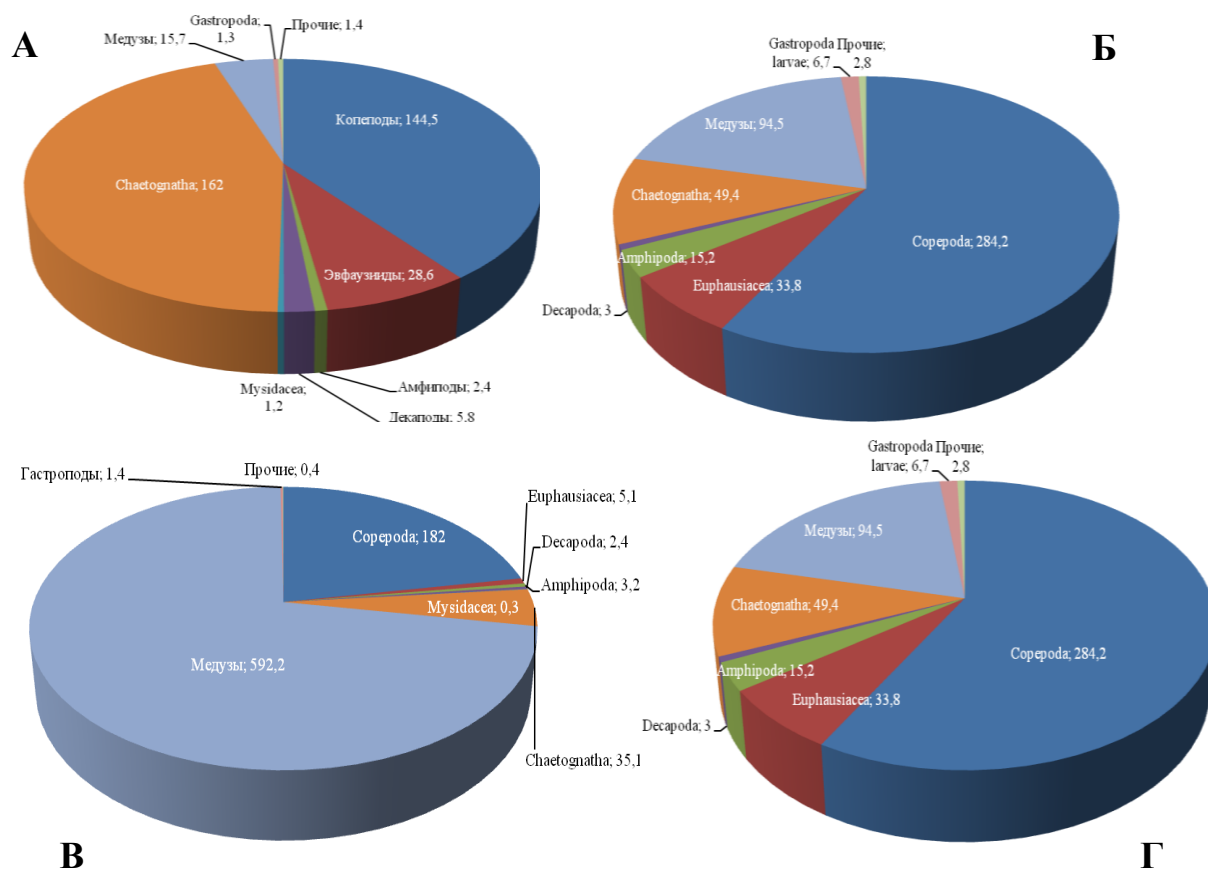


Рисунок 7.16. Видовое соотношение организмов зоопланктона на шельфе Западной Камчатки (мг/м³). А – апрель 2001 г., Б – июль-август 2009 г., В – июль-август 2002 г., Г – сентябрь 1999.

В мелкой фракции зоопланктона повсеместно основу биомассы в Охотском море составляют *P. minutus* и *Oithona similis* Claus, 1866. Максимальные скопления *P. minutus* приурочены к прибрежным районам, в то время как *O. similis* – скорее к центральным, более глубоководным районам. В водах более мелководных районов в весенний и летний периоды отмечается большое количество неритических форм. В состав этого комплекса входят *Acartia longiremis* (Lilljeborg, 1853), *A. clausi* Giesbrecht, 1889, *Limacina helicina* (Phipps, 1774), *Podon leuckartii* (G.O. Sars, 1862), *Centropages mcmurrichi* Willey, 1920, *Tortanus (Boreotortanus) discaudatus* (Thompson I.C. & Scott A.) In Herdman, Thompson & Scott, 1897), *Eurytemora pacifica*

Sato, 1913, *Epilabiobcera amphitrites* (McMurrich, 1916), а также меропланктон (Горбатенко, 2018).

В пробах было обнаружено 10 видов из крупной фракции (*N. plumchrus*, *C. glacialis*, *N. cristatus*, *G. simplex*, *M. okchotensis*, *B. curtus*, *C. columbiae*, *H. tanneri*, *P. elongate*, *E. bungii*) и 7 видов, относящихся к средней фракции (*Rhacovitzanus pacificus*, *A. pacificus*, *S. ovata*, *X. kurilensis*, *P. minutus*, *A. longiremis*). Максимальные скопления копепод были обнаружены над океаническими глубинами, где их плотность на отдельных станциях достигала более 8 тыс. экз./м³.

N. cristatus – один из наиболее массовых видов веслоногих рачков, типичным для открытых (океанических) вод. Из массовых видов копепод *N. cristatus* он самый крупный, поэтому данный вид часто присутствует в числе первых десяти видов по биомассе. Размножение *N. cristatus* начинается в феврале-марте. Эти рачки совершают относительно слабые суточные миграции при большом размахе сезонных миграций. Их ранние стадии поднимаются в эпипелагиаль только в апреле-мае (Бродский, 1950). Весной 2001 г. в восточной части Охотского моря *N. cristatus* отмечен в 90% всех проб, взятых над шельфом, и в 100 % проб в океанической зоне. Плотность в среднем составляла 3,44 экз./м³ в надшельфовой зоне и 4,5 экз./м³ в глубоководной части района (Пономарева, Седова, 2011). Средняя биомасса над шельфом составляла 90,3 мг/м³, в южной части – 116,8 мг/м³. Наибольшие скопления наблюдали над глубиной 500 м у восточного побережья Камчатки, у Западной Камчатки – над глубинами 125–220 м. Средняя численность рачков в надшельфовой зоне составила 0,3 экз./м³, средняя биомасса – 9,27 мг/м³; в океанической зоне эти показатели составляли 5,16 экз./м³ и 32,28 мг/м³, соответственно.

Второй по численности и биомассе вид – *M. okchotensis* (14,40 экз./м³ и 21,23 мг/м³ в северной части; 13,72 экз./м³ и 24,26 мг/м³ в южной части). *B. pacificus*, *R. pacificus*, *C. columbiae*, *G. simplex*, *H. tanneri*, *S. ovata*, *H. tanneri*, *P. scutullata* встречались редко и в небольшом количестве над глубинами 115 и 150 м (Седова, 2006).

Один из наиболее значимых для рыб кормовых объектов – эвфаузииды, которые в планктоне прикамчатских вод представлены небольшим количеством видов (Седова, Лосенкова, 2011, 2012). Биомасса их может достигать значительных величин. В апреле в пробах отмечены только взрослые эвфаузииды, т.к. сезон размножения еще не наступил. Наиболее массовыми были представители *Th. rashii*, которые отмечены в 60–80% всех проб. Средняя численность этого вида в 2001 г. составляла 1,7 экз./м³, в 2002 г. – 3,2 экз./м³. Максимальные скопления были обнаружены над глубинами 50–100 м в ночное время (18,5 экз./м³ в 2001 г. и 30,2 экз./м³ в 2002 г.). *Th. longipes* в апрельских пробах отмечен реже и в меньшем количестве – максимальная плотность этих рачков достигала 2,9 экз./м³, представители данного вида

присутствовали только в половине всех взятых проб. Максимальное количество *Th. longipes* (2,9 экз./м³) было поймано над глубинами более 500 м в ночное время. *Th. inermis* и *E. pacifica* встречались редко: в 2001 г. *E. pacifica* была поймана всего на трех станциях, в 2002 г. – на двух станциях над глубинами более 300 м в ночное время. Половозрелые особи *Th. inermis* весной 2001 г. в малых количествах присутствовали в 7% взятых проб, в апреле 2002 г. этот вид не был пойман ни разу (Седова, Лосенкова, 2011).

Икра эвфаузиид в море появляется в массовых количествах в мае-июне, молодь эвфаузиид перезимовывает и созревает в течение следующего лета (Афанасьев, 1985; Горбатенко, 2009). Сроки размножения всех рассматриваемых видов эвфаузиид растянуты с апреля по август, что связано и с постепенным включением в процесс размножения самок разного размера. Размножение *Th. raschii* в северной части Охотского моря происходит с апреля по июнь, а массовый нерест – в мае, а *Th. longipes* – в июне (Горбатенко, 2009).

Максимальные скопления личинок – калиптописов и фурцилий – наблюдали летом в водах охотоморского шельфа, а также на локальных участках глубоководной части моря. Осенью яйца и науплии не встречаются, а личинки образуют относительно небольшие скопления как в шельфовой, так и в глубоководной части моря. В Охотском море наиболее плотные скопления ранних стадий эвфаузиид от яиц до фурцилий обнаружены в мелководных зонах. В открытых водах ранние стадии не создавали таких плотных скоплений. В летние месяцы по численности и биомассе доминируют личинки (фурцилии), которые составляют от 98 до 100% численности и до 88% биомассы всех эвфаузиид. В среднем в прикамчатских водах Охотского моря количество фурцилий в июле-августе 1999 г. составило 82,4 экз./м³ и 30,6 мг/м³; в 2001 г. – 288,2 экз./м³ и 106,0 мг/м³; в 2002 г. – 10,0 экз./м³ и 3,6 мг/м³. Максимальные скопления личинок были обнаружены над глубинами 15–50 м в июле 2001 г., где плотность фурцилий на отдельных станциях достигала более 8 тыс. экз./м³. Летом 2002 г. максимальное количество личинок не превышало 126 тыс. экз./м³. В 1999 г. максимальная численность отмечена над глубиной 40 м и составила 1656,0 экз./м³ (Седова, 2005б).

Взрослые эвфаузииды летом встречались редко, в основном это представители *Th. rashii*, особенно над небольшими глубинами. Больше всего их было в 1999 г. (в 72% проб). Над глубинами более 100 м они составляли 0,7% общей численности и 67% биомассы. Максимальное же количество было небольшим – всего 2,7 экз./м³ и 62,3 мг/м³. В 2002 г. этот вид отмечен в 18% проб над глубинами 75–200 м, в основном рачки попадались единично – максимальная плотность составила 3,5 экз./м³. Летом 2001 г. взрослые особи *Th. rashii* были отмечены в 11% проб над глубинами 80–200 м независимо от времени суток.

В сентябре наибольшие скопления эвфаузиид отмечены над глубинами до 100 м – 13,6 экз./м³ и 26,1 мг/м³. Основу численности составляли фурцилии, количество которых в среднем

достигало 9,6 экз./м³, биомассу образовывали, в основном, взрослые *Th. rashii* – 17,2 мг/м³. Взрослые особи *Th. longipes* на этих глубинах отсутствовали. Над глубинами свыше 100 м фурцилии встречались часто (в 66% проб), но в небольшом количестве (0,7 экз./м³ в среднем), здесь преобладают взрослые *Th. longipes* (в среднем 1,0 экз./м³ и 9,5 мг/м³). Этот вид отмечен в 46% проб, взятых на больших глубинах. В сентябре *Th. longipes* обнаружены в пробах в 1,5 раза чаще, чем *Th. rashii*. Максимальное скопление взрослых особей этого вида отмечено над глубиной 56 м ночью (48,8 экз./м³ и 216,2 мг/м³). *Th. longipes* встречена над глубинами не менее 350 м даже в ночное время. *Th. inermis* и *E. pacifica* в сентябрьском рейсе пойманы не были.

Представители *Th. inermis* были обнаружены в 73% проб, взятых вблизи восточного побережья, пойманы как над шельфом, так и за его пределами, преимущественно в районе юго-востока Камчатки над глубинами от 45 м до 243 м, а в Авачинском заливе на станциях с глубинами от 29 до 590 м. Биомасса восточной части Охотского моря была выше, чем в Авачинском заливе, и в среднем составила 20 мг/м³ и 3 мг/м³, соответственно. Средняя плотность по всей акватории района – 0,5 экз./м³.

Th. inspinata в Охотском море обнаружена всего в нескольких пробах в небольшом количестве. В тихоокеанских водах плотность *Th. inspinata* составила в среднем 0,02 экз./м³ в Авачинском заливе и 0,01 экз./м³ на юге, биомасса – 0,8 и 0,9 мг/м³, соответственно. Единичные представители этого вида были обнаружены в 11% исследуемых проб, главным образом, в районе юго-востока Камчатки над глубинами от 77,5 м до 243 м, а в районе Авачинского залива – над глубинами от 123 до 152 м. (Лосенкова, Седова, 2012).

У восточного побережья *Th. longipes* встречалась единично всего в нескольких пробах. Самцы и самки этого вида обнаружены в 5% всех проб, главным образом, на станциях с глубинами до 77,5 м (южный район) и до 590 м (Авачинский залив). В Авачинском заливе плотность *Th. longipes* составила 0,01 экз./м³, а биомасса – 0,4 мг/м³. В южной части района эти показатели были выше – 0,07 экз./м³ и 2 мг/м³, соответственно (Лосенкова, Седова, 2011).

Амфиподы регулярно присутствовали в планктонных сборах (85–95% всех проб). Размерный состав массовых видов бокоплавов изменялся по сезонам. Самые мелкие экземпляры попадали в сеть летом; размеры их колебались от 2 до 11 мм (в среднем составляли 4–5 мм). Осенью гипериды были крупнее, в среднем 5–7 мм. В апреле размеры были наибольшими – до 10–25 мм (Седова, 2003).

Наиболее многочисленными в течение всего года были *Themisto japonica* (Bovallius, 1887), *Th. pacifica* (Stebbing, 1888), а в отдельные периоды еще и *Primno macropa* Guérin-Méneville, 1836. Наибольших значений численность и биомасса доминирующих видов достигала осенью. В июле-августе эти виды были представлены ранними стадиями и не

образовывали высокой биомассы. В апреле биомасса была еще ниже (несмотря на более крупные размеры гипериид) за счет выедания этой группы рыбами в зимний период.

T. japonica отмечена над различными глубинами в течение года по всей акватории восточной части Охотского моря. *T. pacifica* летом была поймана над глубинами 50–100 м, весной же представители этого вида обитали над глубинами 100–300 м. Значение *P. macropra* возрастает в более глубоководных районах, т.к. эти бокоплавцы отмечены, главным образом, над глубинами свыше 150 м.

Themisto libellula встречалась редко и не во всех рейсах, главным образом, на севере и на юге западно-камчатского района. Больше всего ее было летом 2001 г. в северной части шельфа над глубинами 80–150 м. *H. medusarum* (Müller, 1776) и *Hyperoche medusarum* (Krøyer, 1838) встречались редко, хотя их биомасса за счет более крупных размеров достигала 0,9 мг/м³. *Scina borealis* (Sars, 1882) была поймана всего несколько раз.

Распределение представителей подотряда Gammaridea дано для всей группы в целом без деления на виды (Седова, 2003). Гаммариды встречались в 22–42 % всех проб в районе Западной Камчатки. Исключение составляют сентябрьские пробы. Это связано с тем, что осенью планктон ловили только в верхнем 50-метровом слое. Биомасса их составляла от 0,2 до 0,8 мг/м³. Особенно много гаммарид было в июле-августе 1999 г. в восточной части Охотского моря и весной 2009 г. у восточных берегов Камчатки. В Охотском море были пойманы представители семейств Stenothoidae, Pleustidae, Lysianassidae, Dexaminidae, Tironidae, Atylidae и других, у юго-восточных берегов – виды семейства Gammaridae.

Мизиды (Mysidacea) – группа ракообразных, широко распространенная от литорали до мезо- и батипелагиали. Мизиды являются значительной частью пищевых цепей (между продуцентами и консументами второго порядка), связывая бенталь с пелагиалью, и играют важную роль в круговороте энергии в водных экосистемах. Питаются копеподами, диатомовыми водорослями и детритом (Петряшев, 2004). В прикамчатских водах было обнаружено более 15 видов мизид. Общими для Авачинского залива и восточной части Охотского моря являются *Amblyops abbreviata* (Sars, M., 1869), *Boreomysis arctica* (Kroyer, 1861), *Dactylamblyops solivaga* Birstein & Tchindonova, 1958, *Holmesiella anomala* (Ortmann, 1908), *Mysis oculata* (Fabricius, 1780), *Pseudomma truncatum* (Smith, 1879), *Stilomysis grandis* (Голс, 1863), *Xenacanthomysis pseudomacropsis* (Tattersall, W., 1933). Только в Охотском море встречаются *M. microphthalmus* (Tattersall, W., 1951), *Meterythrope robustus* (Smith, 1879) и *Neomysis rayii* (Murdoch, 1885), а в Авачинском заливе: *Excanthomysis borealis* (Banner, 1954, *Archaeomysis grebnitzkii* (Czerniavsky, 1882) и *Eucopia grimaldii* Nouvel, 1942. В Анадырском заливе был пойман вид, не известный ранее для данного района, — *Mysis polaris* Holmquist, 1959 (Седова и др., 2016а, 2016б).

В Авачинском заливе в течение трех лет доминировали *X. pseudomacropsis*, *A. abbreviata* и *D. solivaga*. Средняя биомасса для данного района составила $394,1 \pm 83,2$ мг/м³. В восточной части Охотского моря — *X. pseudomacropsis* и *M. microphtalma*. Средняя биомасса составила $277,9 \pm 15,4$ мг/м³. (Седова и др., 2012).

В апреле 2013 г. в акватории Авачинского залива мизиды создавали максимальные скопления с биомассой до $3101,3$ мг/м³ над глубиной 500 м в темное время суток. В светлое время суток рачки обнаружены над глубинами от 25 м до 400 м, образуя скопления биомассой $5,6$ – $409,5$ мг/м³, лишь однажды ее значение превысило 10000 мг/м³ над глубиной 25 м (Мурашева, Седова, 2013).

С мая по июнь 2014 г. на большей части акватории Авачинского залива фиксировали сравнительно невысокую биомассу мизид. На шельфе концентрация рачков в темное время суток варьировала от $0,001$ до $10,5$ мг/м³, образуя локальные пятна до $66,8$ мг/м³; в светлое время суток мизиды образовывали максимальную концентрацию до $494,5$ мг/м³. В глубоководных районах биомасса варьировала от $0,6$ до $126,4$ мг/м³ (Мурашева и др., 2013).

В августе в восточной части Охотского моря большая часть мизид была поймана в светлое время суток. Биомасса возрастала от $0,12$ до $1189,8$ мг/м³ над глубинами до 460 м, затем снижалась до 60 мг/м³ над глубинами свыше 550 м. Средняя биомасса рачков в светлое время суток составила $278,0 \pm 10,0$ мг/м³. В темное время суток мизиды концентрировались над глубиной 345 м со средней биомассой $325,2 \pm 50$ мг/м³ (Седова, Мурашева, 2014).

Щетинкочелюстные представлены в пробах несколькими видами, среди которых доминирует *Parassagitta elegans* (Verrill, 1873). Наибольшие концентрации этих организмов (более 100 мг/м³) отмечены в южной части западно-камчатского шельфа над относительно большими глубинами.

В неритической зоне, особенно весной и летом, важным компонентом планктонных сообществ является меропланктон (личинки Polychaeta, Decapoda, Bivalvia, Gastropoda, Echinodermata, Cirripedia и др.). Этот факт отмечен во многих работах по планктону Охотского моря (Горбатенко, 1997; Куликова и др., 1996; Кусморская, 1940; Лубны-Герцык, 1959; Макаров, 1966). Высокой численности меропланктон может достигать и осенью (Пономарева, 1963). В состав меропланктона входят также пелагические личинки и икринки рыб, которые в весенние и летние месяцы встречаются во многих планктонных пробах (Григорьев и др., 2012; Григорьев, Седова, 2012, 2014). В массе в этой зоне моря в теплый сезон встречается зоопланктон на ранних стадиях, при этом не только местный, но и из смежных, более удаленных от побережий участков моря (Горбатенко, 2018).

Личинки десятиногих раков в пробах присутствовали часто, но значительной биомассы не образовывали (Седова, Григорьев, 2013а; 2017а). Отмечены представители следующих

семейств: Pandalidae, Thoridae, Atelecyclidae, Majidae, Paguridae, Lithodidae (Седова, 2002, 2004а,в; Седова и др., 2017; Седова, Григорьев, 2017в). В связи с обилием бентоса в Охотском море концентрации личинок донных животных достигают здесь внушительных величин, поэтому Р.Р. Макаров (1969) предлагал внешнюю границу неритического сообщества на западнокамчатском шельфе проводить с учетом не только распространения прибрежных видов зоопланктона, но и исходя из распределения основных концентраций меропланктона.

7.2.2. Место креветок в пищевых цепях дальневосточных морей

Чтобы понять закономерности продуцирования в пелагических сообществах и динамику обилия в них массовых видов, необходимо исследовать их трофические связи и положение в пищевых цепях. Потери, взимаемые врагами, по-видимому, являются самым важным причинами отходов среди личинок (Thorson, 1946).

Наибольшую продукцию в океанических водах обеспечивает пикопланктон и фитоперифитон (0,2–2,0 мкм), в который входят наиболее мелкие одноклеточные водоросли и бактерии (Березина, 1973; Константинов, 1979). Фитопланктон вместе с микрогетеротрофам формируют в водоемах «первопищу», на которой базируются все трофические уровни, т.е. пищевые цепи делятся на 2 основных типа – пастбищные и детритные цепи.

По пастбищной пищевой цепи органическое вещество с первого трофического уровня (продуценты) переносится далее через консументов первого порядка, к которым относятся, в том числе, младшие личинки каридных креветок. Многие организмы из этой группы являются потребителями фитопланктона и кормовыми объектами для хищного планктона и нектона. К третьему трофическому уровню относится хищный зоопланктон, головоногие моллюски, рыбы и др. организмы. В состав хищного планктона входят, в числе прочих и старшие личинки и молодь креветок. Взрослые креветки входят в состав консументов второго и третьего порядка.

Детритная цепь идет от мертвого органического вещества к микроорганизмам, а затем к детритофагам (включая планктонных фильтраторов) и к хищникам. (Горбатенко, 2018). Креветки также вовлечены в детритные цепи, т.к. у младших личинок, ювенильных и многих взрослых особей детрит входит в состав рациона. Суммарно на обеспечение годового рациона первичных консументов в Охотском море уходит около 30% первичной продукции (Горбатенко, 2018). Согласно исследованиям А.Ф. Карпевича (1975), первичные консументы выедают около 60% продукции фитопланктона. Наиболее мощный трофический поток направлен от фитопланктона к самой массовой группе зоопланктона – фильтраторам (Горбатенко, 2018).

В зоопланктоне Охотского моря доминируют преимущественно 4 группы: копеподы, эвфаузииды, щетинкочелюстные и гиперииды. Эвфаузииды и копеподы представлены, в основном, фильтраторами, среди которых преобладают консументы первого порядка. Хищный

зоопланктон, т.е. к консументам второго и третьего порядков, представлен щетинкочелюстными, амфиподами, медузами, сифонофорами, птероподами, декаподами и большинством личинок и молоди nekтона. Кроме того, существует много видов животных со смешанным типом питания, которые потребляют любую доступную им пищу. Животные с тонким фильтрующим аппаратом могут включать в свой рацион детрит и бактериопланктон (Горбатенко, 2018). Максимальные концентрации хищного планктона во все сезоны отмечены в прибрежной зоне, а минимальные – в открытых водах.

Представители мелкой фракции зоопланктона используются рыбами на личиночной и мальковой стадиях. В то же время некоторые рыбы, например, личинки минтая переходят на питание крупным зоопланктоном уже при достижении длины 20–30 мм (Горбатенко и др., 2004а).

Роль креветок в питании рыб и беспозвоночных

Личинками креветок в прикамчатских водах могут питаться в различной степени пелагические донные рыбы, особенно сеголетки и годовики, а также медузы, амфиподы и головоногие моллюски. Для большей части вышеперечисленных групп животных личинки креветок являются второстепенной пищей. Как правило, личинки каридных креветок составляют незначительную часть рациона планктофагов, а процент потребления зависит от доли личинок в основной массе зоопланктона.

Избирательная активность в отношении личинок креветок отмечена только для молоди нерки *Oncorhynchus nerka* и кеты *O. keta* (Walbaum, 1792). Исследования В.И. Карпенко (2002) в прибрежных водах Камчатки показали, что годовики нерки, кормящиеся в заливах, помимо молоди песчанки и корюшки, полихет и имаго насекомых, активно потребляли личинок креветок, составившие 64% массы пищи. В открытой части Карагинского залива кета потребляла личинок креветок и крабов, составивших 42,9 и 39,0% массы пищи соответственно (Карпенко, 1979, 1982; Карпенко и др., 2002). Молодь чавычи *O. tshawytscha* (Walbaum, 1792) питается в Авачинской губе, в том числе личинками декапод (Карпенко, 1981). Декаподами в эстуариях рек питаются сеголетки кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792), звездчатая камбала *Platichthys stellatus* (Pallas, 1787), чавыча и (до 40%), лисичка (сем. Agonidae) и кета (25%) (Максименков, 2007). В надшельфовых водах восточной части Берингова моря лососи питаются молодью рыб и личинками десятиногих ракообразных (в основном, личинками настоящих крабов) (Шунтов, Свиридов, 2005). Молодь креветок присутствует в пище горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) (13,7%), кеты (0,2%) (Максименков, 2007).

Часто личинки десятиногих раков входят в рацион пелагических рыб-планктофагов, таких как сельдь *Clupea pallasii* Valenciennes, 1847, скумбрия *Pneumatophorus japonicus* (Hottuyn, 1782), дальневосточная серебрянка *Leuroglossus schmidti* Rass, 1955, мойва *Mallotus*

villosus (Müller, 1776), зубастая корюшка *Osmerus mordax dentex* Steindachner & Kner, 1870 и др. Особенно часто личинок декапод обнаруживают в желудках рыб, пойманных у берега (Андриевская, 1958; Миронова, 1956). Из донных рыб, потребляющих личинок, нужно отметить, в первую очередь, минтая *Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814 и морских лисичек (Макаров, 1966).

Личинки минтая размером 31 мм могут потреблять жертв длиной до 6 мм (Горбатенко и др., 2004в). Большинство личинок креветок, особенно младших, имеют меньшую длину. Основу рациона минтая размером свыше 50 см составляет молодь креветок (Волков и др., 1990; Кузнецова, 2004; Чучукало и др., 1996).

Мальки сельди *C. pallasii* питаются копеподами, изоподами, мизидами, личинками эвфаузиид и десятиногих раков (Карасева, 1982; Максименков, 1982, 1984; Покровская, 1957; Фридлянд, 1951; Харитоновна, 1967). В ноябре-декабре основу пищи сеголетков сельди составляют молодь эвфаузиид, крупные копеподы, личинки декапод (Кузнецова, 2004). Далее с возрастом пищевой спектр почти не изменяется (Горбатенко и др., 2004б).

В состав пищи проходной трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 в эстуарии р. Большая в августе может входить до 10% крангонид, обычно не более 2%. В Авачинской губе в летние месяцы взрослые колюшки потребляют около 1,3% крангонид (Максименков, 2007). Трехиглая колюшка в эстуарии реки Мамакинвьям до 9,4% в составе пищи содержит личинок десятиногих раков. В составе пищи корюшки из Карагинского залива также присутствуют личинки креветок (Максименков, 2007).

У малоротой корюшки *Hypomesus olidus* (Pallas, 1814) в желудках крангониды встречаются в желудках в 9,9% случаев (2,5% массы). С увеличением длины корюшки возрастает значение мизид и креветок (Максименков, 2007).

У крупных особей южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* Jordan & Metz, 1913 длиной 21–40 см в рационе доминируют креветки и рыбы (Чучукало, Шебанова, 2008). У особей северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* (Pallas, 1810) длиной 30–40 см пищу составляют эвфаузииды, креветки и молодь собственного вида.

Молодь терпуга Стеллера *Hexagrammos stelleri* Tilesius, 1810 потребляет в небольшом количестве личинок десятиногих раков, а взрослые рыбы – взрослых ракообразных (Андрияшев, 1954; Barraclough, Fulton, 1968; Clemens, Wilby, 1961).

В эстуариях рек в пище седловидного бычка *Microcottus sellaris* (Gilbert, 1896) длиной до 2,5 см отмечены, кроме прочих организмов, личинки креветок и ювенильные особи (до 21,4%). (Максименков, 2007). Шлемоносный широколобый бычок *Gymnocanthus detrisus* Gilbert & Burke, 1912 имеет очень широкий спектр питания и включает гребневиков, гидроидных медуз, офиур, гиперид, гаммарид, эвфаузиид, креветок, полихет, эхиурид и др. (Борец, 1997;

Кузнецова, 1997; Напазаков, 2003; Напазаков, Чучукало, 2003; Чучукало и др., 1999а; Токранов, 1985б). Молодь многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (Pallas, 1814) длиной 14–15 см потребляет, в основном, гаммарид и креветок (Чучукало, 2003). В пище личинок широколобки в эстуарии р. Большая появляются к концу июня крангониды длиной около 5 мм, в августе в пище заметную роль играет молодь креветок.

На креветок охотятся также звездчатая камбала (Долганова и др., 2008; Feder и Jewett, 1978), желтоперая камбала *Limanda aspera* (Pallas, 1814) (Feder и Jewett, 1981), бычки (рогатковые, сем. Cottidae) (Stevens et al. 1982). Основной объект питания сеголетков и двухлетков полярной камбалы *Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776) длиной менее 10 см – в том числе креветки – 7,6% по массе в эстуарии р. Большая

Желтоперая камбала *Limanda aspera*—массовый донный вид. Сеголетки питаются личинками креветок и крабов, эвфаузидами, гарпактицидами, щетинкочелюстными, молодью моллюсков, полихетами, гаммаридами (Скалкин, 1963; Николотова, 1977). Доля рыб и креветок в рационе крупноразмерных особей северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides robustus* Gill & Townsend, 1897 значительно выше, чем у других видов камбал и у особей длиной более 40 см достигает 90%, а у особей 30–40 см – более 50% рациона.

В восточной части Чукотского моря в составе пищи сайки личинки каридных креветок составляют от 0,9 до 8,4% массы тела. Сеголетки наваги потребляют до 13% массы тела личинок декапод, сеголетки трески – до 20% в придонных слоях (декаподитные стадии креветок и мегалопа крабов) (Кузнецова, 2018).

Из амфипод личинками креветок могут питаться половозрелые особи *T. libellula* и литоральные гаммариды. *P. macropa* днем обитает преимущественно на глубине более 200 м, и только ночью поднимается в верхний слой, поэтому она в меньшей степени выедает личинок креветок. Виды рода *Themisto* держатся преимущественно в верхнем 50-метровом слое (Виноградов и др., 1982). Двухлетние особи могут достигать размера 30 и более мм (Sheader, Evans, 1975; Auel et al., 2002).

На литорали дальневосточных морей обитают бокоплавы из подотряда Gammaridea. Эти ракообразные нередко достигают здесь массового развития и служат руководящими формами прибрежных биоценозов. Будучи по способу питания необлигатными хищниками, сапрофагами и детритофагами, гаммариды играют значительную роль в энергетическом балансе донных биоценозов и служат биологическими мелиораторами литорали и прибрежных мелководий (Цветкова, 1975; Булычева, 1957). Не все из них являются типично пелагическими формами, например *T. nanoides*. Тем не менее, они часто присутствуют в планктоне, т.к. донные бокоплавы нередко плавают довольно продолжительное время. Самцы многих донных видов

большую часть жизни проводят в придонных слоях воды. Некоторые виды ночью покидают дно и поднимаются к поверхности воды (Бирнштейн, Заренков, 1988).

Известно, что прибрежные гаммарусы могут нападать на изопод, личинок насекомых, олигохет и моллюсков (Цветкова, 1975). Известны случаи каннибализма, когда крупные рачки нападали на ослабленных и мелких особей. Культивирование бокоплавов в лабораторных условиях показало, что эти рачки могут коллективно нападать на живые организмы, намного превышающие их по размерам, например, на крупных червей и насекомых (Седова, Насонова, 2014). В планктонных пробах с большим количеством гаммарид личинки десятиногих раков встречались очень редко и в малом количестве. Очевидно, гаммарусы выедают большое количество поздних личинок, вылупившихся на относительно небольших глубинах во второй половине лета. Старшие зоеа пандалид и декаподиты большинства видов из других семейств по размерам гаммаридам уже недоступны.

Медузы потребляют зоопланктон, в том числе икру и личинок рыб и десятиногих раков. Они являются пищевыми конкурентами старших личинок креветок (Горбатенко, 2018). Основу пищи мелкой медузы *A. digitae* составляют мелкие животные, длина которых не превышает 1,5 мм. Второстепенная пища более крупных медуз – аппендикулярии, личинки копепод, декапод и усоногих раков (Прудковский, 2006; Горбатенко, 2018). Наибольшее влияние оказывают на планктонное сообщество сцифоидные медузы, которые сосредоточены в шельфовой зоне восточной части Охотского моря, где находятся основные нерестилища минтая (Горбатенко и др., 2005, 2009аб, 2012аб). Являясь консументами второго порядка, мелкие медузы потребляют преимущественно яйца и ранние стадии копепод, в меньшей степени эвфаузиид, а также мелких копепод и меропланктон. Основу питания крупных сцифомедуз составляют эвфаузииды и копеподы, щетинкочелюстные, амфиподы, личинки рыб и беспозвоночных и мелкие медузы (Горбатенко и др., 2005, 2009б). Весной медузы за сутки могут потреблять до 130 млрд. шт. личинок декапод (в основном, крабов), что соответствует 0,003% личинок декапод от общего оцененного запаса (Горбатенко и др., 2009д). В зимне-весенний период личинки декапод составляют 0,2% в составе пищи медуз, а в летне-осенний – 0,8%. Максимальные размеры у взрослых *A. digitae* (до 25 мм) позволяют им нападать на личинок декапод, особенно на младших.

Некоторые виды, включая ракообразных, болотных птиц и рыб, большинство из которых представляют коммерческий интерес, питаются преимущественно прибрежными креветками (Elliot and Taylor, 1989). *Eualus belcheri* питается остракодами, эвфаузиидами, веслоногими, моллюсками и обрастаниями. В свою очередь, *E. belcheri* составлял 20-38% от общего рациона щенков кольчатой нерпы и был основным летним кормом для пятнистых тюленей. На численность углохвостой креветки, кроме основного фактора – термического режима, –

заметное влияние оказывает выедание креветок хищными рыбами в нагульный период (Згуровский, Булатов, 1983; Букин и др., 1992).

Биоценозы содержат в каждой группе организмов значительное число потенциальных или частичных конкурентов, состоящих в динамических отношениях друг с другом. Вид может не иметь также сильных соперников, но испытывать небольшое влияние со стороны каждого из многих других, частично использующих его ресурсы. В этом случае говорят о «диффузной» конкуренции, исход которой также зависит от многих обстоятельств и может закончиться вытеснением данного вида из биоценоза. Частичная или потенциальная конкуренция позволяет видам быстро захватывать дополнительные ресурсы, освобождающиеся при ослаблении деятельности соседей, и замещать их в биоценологических связях, что сохраняет и стабилизирует биоценоз в целом (Чернова, Былова 2004).

Конкуренты в питании младших личинок креветок – большинство планктонных фильтраторов: Calanoida, Cyclopoida, Euphausiacea, Mysidacea, Hyperyidea, Cladocera, Rotatoria, Cirripedia nauplii, Anomura и Brachyura. Для старших личинок конкурентами являются личинки рыб, крылоногие и головоногие моллюски, хищные копеподы, щетинкочелюстные, гаммариды, аппендикулярии, медузы, крупные личинки крабов, полихеты.

Один и тот же вид креветок на разных стадиях развития оказывается на разных трофических уровнях. Младшие личинки практически всех видов креветок (кроме видов с сильно укороченным развитием), а также декаподитные стадии находятся на втором трофическом уровне и принадлежат к консументам первого порядка. Они питаются преимущественно фитопланктоном. Начиная с III–IV стадии зоэа личинки с неукороченным развитием, декаподитные стадии и ювенильные особи принадлежат к консументам второго порядка, т.е. находятся на третьем трофическом уровне. У некоторых крупных видов креветок старшие личинки и ювенильные особи оказываются уже на четвертом уровне, т.к. наряду с зоопланктоном они потребляют личинок рыб и икру. К консументам третьего порядка принадлежат также все взрослые креветки.

Питание каридных креветок разного возраста

Младшие личинки каридных креветок (зоэа I и II стадии) – типичные фильтраторы, поскольку питаются преимущественно фитопланктоном. Кроме того, они могут захватывать организмы микрозоопланктона и детрит. Начиная с III или IV стадии (в зависимости от типа развития), личинки начинают потреблять мелкие формы зоопланктона. В надшельфовой и неритической зоне дальневосточных морей они выедают яйца ракообразных, мелкую икру рыб, науплиусов ракообразных, личинок полихет и иглокожих. Старшие личинки (старше IV стадии)

переходят на питание почти исключительно животной пищей (Armstrong et al., 1981; Barr, 1970; Horner et al., 1973; Lebour, 1922; Niebauer, 1980; Stickney and Perkins, 1981).

Известно, что состав пищи определяется морфо-физиологическими особенностями и экологией вида, а также зависит от структуры кормовой базы (Долганова и др., 2008). Виды жертв и их размеры зависят от плавательной способности и размеров самих личинок. Зоэа III и IV стадий могут потреблять только начальные науплиальные стадии ракообразных и мелкую икру беспозвоночных. Старшие зоэа, особенно крупные личинки пандалид и некоторых торид, питаются старшими науплиусами и калиптописами ракообразных, ветвистоусыми рачками, коловратками, копеподитами мелких копепод, циклопоидами и ракушковыми рачками. Взрослые копеподы в меньшей степени будут выедаться личинками креветок, т.к. для их поимки требуется дополнительная энергия. Более доступной пищей является мелкий меропланктон, концентрация которого в неритической зоне бывает обычно высокой. Крупные личинки креветок нападают даже на мелких личинок рыб (Armstrong et al., 1981).

Лабораторные наблюдения показали, что младшие личинки могут эффективно захватывать частицы от 100 мкм до 1 мм, а каннибализм – не редкость (Pedersen et al., 2002). Концентрации пищевых частиц, либо фито-, либо зоопланктона, необходимых для удовлетворения потребностей личинок креветок, зависят от многих факторов, например, размеров личинок креветок, температуры, пищевой ценности частиц (вид, размер, энергетическое содержание и т. д.), активности хищников и жертв, турбулентности (Incze et al., 2001; MacKenzie, 2000; Rasmussen et al., 2000; Savenkoff et al., 1995; Werner et al., 2001).

Личинки ракообразных чувствительны к голоданию (Olson and Olson, 1989). Эффекты лишения пищи на личинках декапод изучены на примере ряда видов. Было показано, что недостаток подходящей пищи в раннем развитии личинок планктотрофных декапод увеличивает смертность, продлевает продолжительность развития личинок и уменьшает способность личинок успешно захватить добычу (Anger and Dawirs 1981; Anger et al., 1981; Dawirs, 1983, 1984; McConaugha, 1985; Paul and Paul 1980; Wertmann, 1991). Периоды голодания также влияют на морфогенез, толщину эпидермиса, фототаксические реакции и плавательные способности а также дыхание и биомассу личинок декапод. В то же время эти изменения вполне обратимы при восстановлении нормального питания (Anger 1984, 1986; Cronin and Forward 1980; Dawirs, 1983; McConaugha, 1985; Shirley and Shirley, 1988).

Голодание может оказать значительное влияние на показатели выживаемости, когда личинки вылупляются в прибрежных районах с неблагоприятными условиями среды (например, в отношении температурного режима и количества пищи). Требования к питанию планктотрофных пелагических личинок намного больше, чем потребности взрослых животных на дне. Плохие условия питания вызывают медленный рост, продлевают жизнь личинок и дают

врагам более длительный промежуток времени, чтобы атаковать и съесть личинку (Thorson, 1950).

Личинки некоторых крангонид показали относительно высокую выживаемость в течение первых 4–6 дней независимо от состояния питания (Wertmann, 1991). Аналогичная тенденция наблюдалась и личинок крабов и раков-отшельников (Anger and Dawirs, 1981; Harms and Seeger, 1989; Farrelly and Sulkin, 1988; Sulkin, 1975). Личинки *C. septemspinosa*, например, по мнению некоторых исследователей, имеют потенциал для начала линьки даже без внешнего источника энергии. Этот вывод сравним с результатами, полученными для личинок с голоданием *Palaemonetes pugio* (Broad, 1957) и *Pandalus borealis* (Stickney and Perkins, 1981).

Взрослые крангониды питаются бентосными диатомовыми водорослями, детритом, полихетами, мелкими ракообразными, яйцами и личинками ракообразных, брюхоногими, фораминиферами и офиуроидами (Squires, 1967; Wienberg, 1981), а также мизидами, захваченными во время суточных вертикальных миграций (Sitts and Knight, 1979). Некоторые прибрежные крангониды в большом количестве потребляют личинок усонюгих раков. Например, в Северном море личинки усонюгих составляют около 10% пищевого рациона *Crangon vulgaris* (Plagman, 1939; Полтаруха, Корн, 2008). Несколько видов *Crangon* обитают в неглубоких прибрежных водах и могут представлять собой обильную добычу для рыб, включая камбал, в период их питомника. Сами креветки охотятся на ранние стадии развития камбал.

Существуют сезонные изменения в рационе взрослых креветок. Крупные планктонные организмы в некоторых случаях могут стать их основным пищевым ресурсом, особенно вдоль склона в бентическом пограничном слое, расположенном в нескольких метрах над дном (Angel 1990; Cartes. 1993; Hargreaves 1984; Wishner 1980).

Известно, что пищевой спектр северной креветки довольно широкий (Бандурин, 2007). Основу пищевого комка, как правило, составляет детритоподобная масса с включениями различных организмов. В желудках креветок отмечали щетинки полихет, уроподы и тельсоны мизид, донные фораминиферы, радиолярии, остатки копепод, голотурций, губок, диатомовых и перидинеевых водорослей (Horsted, Smidt, 1956; Squires, 1965). Кроме того, для северной креветки характерен каннибализм и поедание мертвых животных (Белогрудов, 1971; Вагг, 1970). Для особей старших и младших размерно-возрастных групп северной креветки отмечается различие в качественном составе пищи. Крупные самки питаются преимущественно животными, находящимися у дна, в желудках же молодых особей чаще встречаются планктонные организмы. Такие различия в питании, прежде всего, связаны с суточными вертикальными миграциями (Бандурин, 2007). Ночью молодые креветки, эвфаузиевые и веслоногие рачки поднимаются в толщу воды, днем опускаются в придонные слои (Беренбойм, 1981a).

Как и у северной креветки, основу пищевого комка углохвостой креветки составляет детритоподобная масса с включениями различных организмов (Бандурин, 2007). Изучение питания углохвостой креветки Олюторского залива Берингова моря показало, что основой пищи всех размерных групп служили многощетинковые черви (в основном семейств Aphroditidae, Nephthyidae, Syllidae), которые доминировали по частоте встречаемости, а основное их потребление приходилось на вечернее время. Второстепенное значение имели гаммариды и особи собственного вида. В большинстве желудков в незначительных количествах присутствовали макрофиты, преимущественно бурые и красные водоросли. Единично, в составе пищевого комка встречались подвижные планктеры – копеподы, эвфаузииды и щетинкочелюстные, а также крылоногие моллюски (Чучукало и др., 2003).

Виды родов *Crangon* и *Sclerocrangon* являются плотоядными животными, питающимися многощетинковыми червями, двустворчатыми моллюсками, бокоплавами и иглокожими (Заренков, 1953). В свою очередь, представителями этих родов питаются рыбы-бенитофаги (Булычева, 1948; Гордеева, 1954; Логвинович, 1949; Микулич, 1949, 1954, Попова, 1954, Скалкин, 1963; Соколова, 1957; Турпаева, 1948).

Глава 8. СТРАТЕГИЯ ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ КАРИДНЫХ КРЕВЕТОК В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ

Большинство популяций животных на морском дне поддерживают качественный состав в течение длительного периода времени, хотя отдельные виды используют совершенно разные способы размножения и развития (Thorson, 1950). Избегание неблагоприятных воздействий – один из возможных путей приспособления к среде. Общий способ для всех групп организмов – выработка таких жизненных циклов, при которых наиболее уязвимые стадии развития завершаются в самые благоприятные по температурным и другим условиям периоды года.

Приспособление вида к среде осуществляется тем или иным сочетанием всех возможных путей адаптаций. Синэкологический оптимум – это такое биотическое окружение, при котором вид испытывает наименьшее давление со стороны врагов и конкурентов, что позволяет ему успешно размножаться (Чернова, Былова, 2004). Немаловажную роль играют также морфологические адаптации, т.е. такие особенности внешнего строения, которые способствуют выживанию и успешной жизнедеятельности организмов в обычных для них условиях.

8.1. Общие закономерности развития каридных креветок в раннем онтогенезе

Темпы воспроизводства популяции определяются репродуктивной стратегией вида в целом, в том числе сроками размножения и пелагического развития, длительностью инкубационного периода, параметрами яиц и величиной плодовитости, которая в этой связи является весьма важной биологической характеристикой. Для креветок инфраотряда Caridea характерна особая форма заботы о потомстве – откладка икры на плеоподы. Это повышает выживаемость икры и, в конечном счете, помогает этим креветкам освоить высокие широты, но снижает индивидуальную плодовитость (Буруковский, Дмитриева, 1977).

Американские экологи Р. Макартур и Э. Уилсон предложили различать две основные стратегии размножения организмов, обеспечивающие выживание в разных условиях, обозначив их через коэффициенты, входящие в уравнение роста популяций. При r-стратегии отбор идет на высокую плодовитость, оборачиваемость поколений, способность к быстрому расселению, что позволяет видам быстро восстанавливать численность после резкого ее снижения. При K-стратегии отбор совершенствует разные формы заботы о потомстве, что позволяет снизить плодовитость. Одновременно увеличивается продолжительность жизненных циклов и совершенствуются механизмы устойчивого поддержания численности в биоценозах. Между крайними формами имеются все промежуточные варианты (Чернова, Былова, 2004).

Все каридные креветки принадлежат к, так называемым, K-стратегам, поскольку они в той или иной форме проявляют заботу о потомстве. Все представители инфраотряда Caridea откладывают икру на плеоподы и вынашивают её в течение длительного инкубационного

периода. Из яиц выходят в планктон личинки на стадии зоэа, а не науплиуса, как у более примитивных креветок. У некоторых видов происходит значительное укорочение личиночного периода за счет более продолжительного вынашивания икры на плеоподах. В результате личинки выходят из яиц более продвинутыми в развитии, на более поздних стадиях метаморфоза.

В популяциях беспозвоночных на дне большие колебания численности из года в год указывают на виды с длинной пелагической личиночной жизнью, тогда как более или менее постоянное появление указывает на виды с очень коротким пелагическим периодом или прямым развитием (Константинов, 1986). В то же время виды с пелагическим развитием гораздо быстрее восстанавливают сильно пострадавшие или погибшие местные популяции и быстрее осваивают все свободные биотопы (Милейковский, 1977). Образование псевдопопуляций у видов с пелагическим развитием за счет выноса личинок за пределы области размножения служит дополнением к обычному расселению.

Для животных основным способом избегания пессимальных температур являются разнообразные формы поведения. Личинки креветок активно ищут лучшие кормовые участки, при помощи изменения вертикального положения в толще воды. Это может быть достигнуто за счет суточных и онтогенетических вертикальных миграций в ответ на свет, давление и гравитацию (Jacoby, 1982). Высокое сходство пищевых спектров еще не является надежным доказательством напряженности пищевых отношений. Если кормовых ресурсов достаточно, то конкуренция за пищу не достигает уровня, когда жестко лимитируется численность (Долганова и др., 2008). На ранних стадиях развития личинки обитают вблизи поверхности, а поздние стадии – вблизи дна. Стадии зоэа IV и V для личинок креветок можно считать переходными, когда они переходят от питания водорослями к потреблению зоопланктона (Wolotira *et al.*, 1984).

Вылупление большинства каридных креветок в прикамчатских водах сильно растянуто по срокам. У отдельных видов самые поздние личинки выходят в планктон на 11–17 недель позже ранних личинок того же вида. Поэтому в данной работе рассмотрены отдельно ранние личинки, (т.е. те, которые появились в самые ранние сроки), массовое развитие (основная часть личинок, появляющаяся в течение 2–3 недель) и поздние личинки (выходят в планктон намного позже основной массы и оседают последними). Такое растягивание сроков размножения носит адаптивный характер и уменьшает внутривидовую конкуренцию.

Известно, что сначала линяют впервые нерестящиеся самки, а затем — повторно линяющие. Соответственно, и откладывание яиц на плеоподы наблюдается, в первую очередь, у молодых самок, а затем – у вторично нерестящихся. Б.Г. Иванов (1969) описал последовательную откладку яиц у разноразмерных самок в Беринговом море, при этом отметил,

что более мелкие самки откладывают яйца раньше, чем впервые линяющие крупные. За счет этого размножение и вылупление личинок растянуто по срокам и по глубинам. Растянutosть сроков размножения можно рассматривать также как один из вариантов индивидуальной изменчивости.

Вылупление ранних личинок происходит в самый пик цветения фитопланктона, которым зоофа сразу же начинают питаться. Температура поверхностного слоя воды в это время не превышает 2–3°C. Этого вполне достаточно, чтобы личинки благополучно развивались. Ранние личинки у большинства видов выходят в планктон весной над глубинами свыше 400 м. Именно над этими глубинами складываются наиболее благоприятные условия. Самки креветок в это время еще не начали миграцию к берегам, поэтому выпуск личинок происходит за пределами шельфа. К тому моменту, когда личинки начинают потреблять мелкий зоопланктон, над глубинами более 200 м в массе присутствуют яйца эвфаузиид и других ракообразных, а через 3 недели, т.е. к моменту следующей линьки креветок, из этих яиц выходят науплиусы. Из хищников над большими глубинами в это время в эпипелагиали ранней весной в массе присутствует только дальневосточная серебрянка. Остальные потенциальные враги в это время обитают преимущественно над шельфом или в придонных слоях пелагиали. Таким образом, более раннее вылупление позволяет сократить количество врагов.

Массовый выход личинок происходит в наиболее благоприятных для данного вида условиях. Личинки в момент вылупления должны быть обеспечены необходимым количеством пищи и тепла, а также, по возможности, избежать выедания хищниками. Массовый выход личинок происходит в местах скопления самок данного вида. Каридные креветки совершают сезонные миграции: зимой движутся в океаническую часть, а летом возвращаются на шельф, поэтому личинки выходят в планктон ранней весной над большими глубинами, а в середине лета – во внутренней части шельфа. Оседают декаподитные стадии вблизи районов обитания основной части молоди данного вида.

Выход в планктон поздних личинок происходит во второй половине лета над небольшими глубинами. В этой зоне в июле-августе поверхностный слой прогревается до 10–15°C, что позволяет поздним личинкам развиваться в 1,5–2 раза быстрее. В результате оседание этих особей происходит задолго до наступления холодов. В некоторых случаях более позднее вылупление уменьшает пресс хищников-планктофагов.

Для морских донных беспозвоночных описано 4 типа личиночного развития: пелагическое, прямое, демерсальное и живорождение. Не менее 70–80% видов бентоса Мирового океана свойственно пелагическое развитие, при котором личинка определенное время живет в планктоне (Милейковский, 1985).

Эмбрионы с непелагическим развитием могут возникнуть либо из крупных желточных яиц, и в этом случае вся вылупляющаяся молодежь будет находиться на одной стадии развития, либо из мелких яиц, которые во время развития потребляют яйца этого же вида. В этом случае отдельные особи могут значительно варьировать по размеру на стадии вылупления (Торсон). Известны 3 типа пелагических личинок (Thorson, 1950):

а) лецитрофные (питаются за счет собственных запасов), происходящие из крупных желточных яиц. Они не зависят от планктона как источника пищи, хотя растут во время пелагической жизни. Они составляют около 1% видов. Личинки глубоководных беспозвоночных, чтобы развиваться в планктоне, должны были бы подняться с помощью своих органов через водяной столб 2000–4000 м к поверхностному слою, а потом спуститься на такую же глубину обратно. Поэтому эти виды обычно имеют либо лецитрофную личинку, либо прямое развитие.

б) планктотрофные личинки с длительным пелагическим периодом, происходящие от мелких яиц. Они питаются и растут в планктоне. В высоких полярных широтах их всего 5% и 55–65% видов в бореальных морях и 80–85% тропических видов.

в) планктотрофные личинки с коротким пелагическим периодом, имеющие тот же размер и организацию в момент вылупления, и в момент расселения. Они составляют около 5% видов во всех морях. Чтобы выжить в высокоарктических районах, планктотрофная личинка должна завершить свое развитие от вылупления до метаморфоза в течение 11 недель, т.е. периода, в течение которого происходит производство фитопланктона, при температуре ниже 2–4°C. Большинство видов (95%) не могут этого сделать.

Морфология и образ жизни животного непосредственно связаны с условиями среды. Известно, что в своей естественной среде личинки ракообразных могут проходить через различное количество стадий развития (Forster 1951; Reeve 1969). Изменения в выживаемости, количестве и продолжительности стадий и распределении личинок меропланктонных беспозвоночных часто приписывают температуре, действующей либо независимо, либо вместе с другими факторами окружающей среды (Costlow and Bookhout 1970, 1971; Kinne 1971).

Факторы укорочения свободного личиночного развития, вплоть до вынашивания потомства под абдоменом, отмечались многими исследователями (Dobkin, 1965; Gurney, 1942; Sars, 1890, 1911; Wollebaek, 1906). Укороченное постэмбриональное развитие не сводится просто к появлению из яйцевых оболочек более старшей личинки, полностью соответствующей таковой у видов с нормальным неукороченным развитием. Явление укорочения развития связано с процессом отодвигания момента вылупления личинок на более поздние сроки эмбрионального развития (Макаров, 1968).

Обычно при развитии ракообразных конечности появляются в порядке от передних к задним. У каридных креветок с неукороченным циклом уropоды в своем развитии обгоняют плеоподы, что необходимо личинкам для маневрирования при плавании (Foxon, 1934; Макаров, 1968). Поскольку у видов с укороченным развитием первые стадии проходят внутри яйцевых оболочек, последовательность развития конечностей сохраняется в первоначальном виде, и уropоды развиваются самыми последними, уже после вылупления. Обычно у форм с укороченным развитием отсутствуют экзоподиты переоподов, которые вместе с экзоподитами максиллипедов служат для плавания (Макаров, 1968).

В процессе эволюции каридных креветок происходило постепенное укорочение личиночного развития. Обычно в высоких широтах обитают виды с сильно укороченным развитием, но имеются и исключения. Известны также случаи нахождения видов с укороченным развитием в тропиках (Макаров, 1968). Как правило, это происходит, когда нежелателен разнос личинок на большие расстояния. Виды пандалид из арктических широт также не имеют укороченного развития. Укороченное развитие для этого семейства более характерно для субтропических вод (многие виды рода *Pandalopsis*). Р.Р. Макаров (1968) считал, что в этом сказывается природа всего семейства, более связанного с жизнью в пелагиали.

В районах полярных вод становятся обычными формы каридных креветок с укороченным развитием, личинки которых быстрее проходят пелагическую фазу развития, иногда даже минуя ее, оказываясь более приспособленными к изменчивым условиям среды. Правда, наряду с такими формами там же обитают виды, которые имеют нормальное личиночное развитие, протекающее в пелагиали. Очевидно, отдельные виды по-разному выходят из положения в суровых условиях полярных морей. К тому же виды с нормальной личинкой могут быстрее восстанавливаться в самых северных частях ареала, если произойдет гибель личинок и взрослых в какой-нибудь особенно суровый год (Макаров, 1968).

Параллельно с укорочением личиночного развития происходит увеличение объема яиц и уменьшение плодовитости соответствующих форм. У вида, проявляющего заботу о потомстве, число яиц может быть меньше, но число выживших потомков может быть больше. Связь этих явлений подробно изучена Н.А. Заренковым. Он показал, что в крупных яйцах эмбриональное развитие значительно удлинено (Заренков, 1965). При прямом развитии вылупившиеся эмбрионы висят на плеоподах самки и попадают в планктон только в исключительных случаях, когда ток воды отрывает их от самки. Личинки с сокращенным развитием выходят из яйца уже почти сформированными, ведут свободный образ жизни. Они обитают, скорее всего, в придонных слоях, т.е. они не вполне пелагические (Макаров, 1968). Виды с укороченным развитием, по данным Р.Р. Макарова, имеют возможность размножаться значительно раньше,

чем виды с полным развитием. Их личинки при вылуплении более продвинуты в развитии и более жизнеспособные.

В главе 6 было показано значительное влияние основных биологических и экологических факторов на раннее развитие каридных креветок основных видов. Кластерный анализ позволил выявить группировки наиболее изученных видов на основе сходства и различия морфологии, сроков развития, глубин обитания личинок, скорости роста и других признаков (Рисунок 8.1).

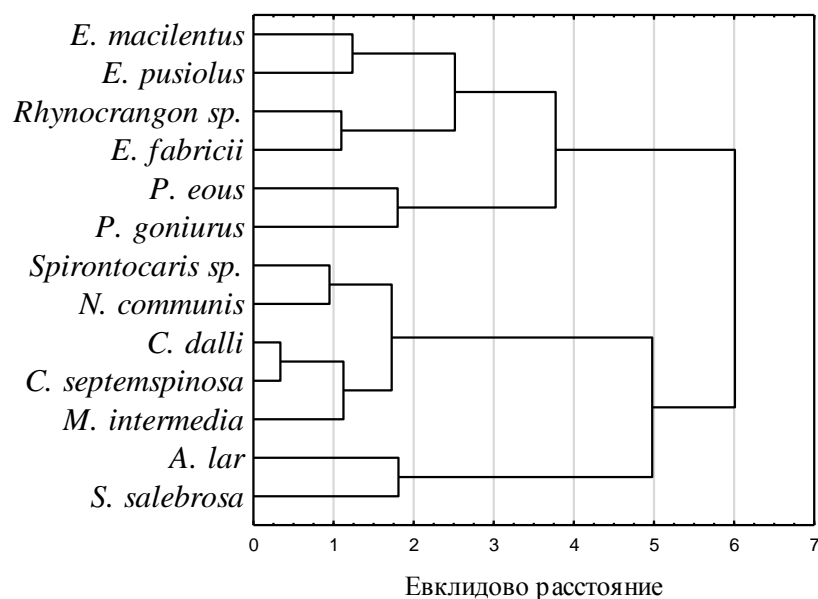


Рисунок 8.1. Дендрограмма сходства и различия массовых видов каридных креветок из прикамчатских вод по экологическим признакам (морфология при вылуплении, сроки и продолжительность развития, глубины обитания, скорость роста, количество стадий)

Если ареалы двух близкородственных видов перекрываются, у них наблюдается тенденция к дивергенции по одному или нескольким морфологическим, физиологическим или поведенческим признакам в зоне перекрывания (Одум, 1986а). Конкуренция между близкими видами и внутри вида значительно уменьшается, если разные стадии жизненного цикла занимают разные ниши (Одум, 1986б). Для каждой жизненной формы креветок характерно присущее именно ей направление г- или К-отбора. Смещение акцентов стратегий обусловлено сложным комплексом экологических факторов (Судник, 2017).

8.2. Экологическая классификация каридных креветок из прикамчатских вод по типу личиночного развития

Экологические классификации отражают сходство, возникающее у представителей самых разных групп, если они используют сходные пути адаптации. На основании собственных и литературных данных о личиночном развитии представителей каридных креветок из

прикамчатских вод были установлены некоторые закономерности развития в планктонный период. Последовательный ряд форм с различной степенью укорочения развития будет прослежен на представителях каридных личинок из прикамчатских вод. Учитывались, в первую очередь, различия в морфологии личинок при вылуплении, размеры личинок, длительность пелагического развития и количество личиночных стадий, а также сроки развития личинок в планктоне.

Виды не всегда служат лучшей экологической единицей для оценки разнообразия, т.к. различные стадии жизненного цикла или различные формы одного и того же вида часто занимают разные местообитания и экологические ниши. Действие естественного отбора на протяжении длительного времени направлено на то, чтобы исключить или предотвратить продолжительную конфронтацию видов. В стабильных условиях окружающей среды экологические системы с большим разнообразием успешно конкурируют с более простыми и замещают их (Одум, 1986б).

Отдельные группы функционально сходных видов сильно взаимодействуют друг с другом и слабо – с остальными видами сообщества. Группу видов в сообществе, обладающую сходными функциями и нишами, часто называют гильдиями. Экологическая гильдия является любой группой разновидностей, которые эксплуатируют одни и те же ресурсы, часто связанными способами. Гильдии являются ареной наиболее интенсивной межвидовой конкуренции. Количество видов в гильдии всегда ограничено. Ограничения видового объема гильдии объясняются необходимостью сохранения между видами определенного минимального уровня сходства. В соответствии с данными положениями, на основании выполненных в предлагаемой работе исследований, в личиночном сообществе каридных креветок было выделено 7 гильдий (Седова, 2019а).

Первая гильдия – виды с длительным пелагическим развитием, вылупляющиеся из мелких яиц совершенно без переоподов. К ним относятся *E. macilentus*, *E. pusiolus*, *E. suckleyi*, виды рода *Heptacarpus*.

Вторая гильдия – виды с длительным пелагическим развитием, зоза которых вылупляются из более крупных яиц с хорошо развитыми 5 парами переоподов с экзоподитами, но без плавательных щетинок. К ним в наших водах относятся *P. dispar*, *P. eous*, *P. tridens* и некоторые крупные личинки рода *Eualus*, которые в данный момент до вида определить не удастся.

Третья гильдия – личинки вылупляются из относительно мелких яиц практически без переоподов или с сильно недоразвитыми переоподами (в виде бугорка) и развиваются через 6 стадий зоза и одну декаподитную стадию. К ним относятся виды рода *Crangon*, *S. arcuata*, *S. ochotensis*, *S. murdochi* и др.

Четвертая гильдия – личинки развиваются из яиц среднего размера через 6 стадий зоза и 1–2 декаподитных стадии, но вылупляются с развитыми переоподами со всеми экзоподитами, но без щетинок. У некоторых из них уже имеются плеоподы в виде бугорков. К ним относятся *P. goniurus*, *P. hypsinotus*, *S. spinus*.

Пятая гильдия – личинки имеют 5 стадий зоза и одну декаподитную стадию. Вылупляются из относительно крупных яиц. К ним относятся *M. intermedia*, *N. communis*, *E. fabricii*, *S. phippii*, *E. belcheri*.

Шестая гильдия – виды с 2–3 стадиями зоза и 1 декаподитной стадией. Вылупляются из крупных яиц с большим количеством желтка. Младшие зоза имеют хорошо развитые переоподы, недоразвитые плеоподы. Уроподы отсутствуют. Тельсон расширяется к концу не больше обычного, количество щетинок, как правило, не превышает 12 пар. Обязательных стадий зоза две. У некоторых видов рода *Argis* имеется третья (факультативная) стадия зоза. К этой гильдии относятся все виды рода *Argis*, *Lebbeus*, *S. boreas*.

Седьмая гильдия – виды, имеющие всего одну стадию зоза. Развитие конечностей соответствует старшей зоза видов шестой гильдии. Тельсон очень сильно расширен, количество терминальных щетинок увеличено до 17 и более пар. В наших пробах этот вид отсутствует, но Р.Р. Макаров (1966) для восточной части Охотского моря описывает личинок *Sclerocrangon salebrosa*, которые соответствуют данному варианту развития.

Далее на конкретных примерах рассмотрим особенности развития видов выделенных личиночных гильдий Caridea в восточной части Охотского моря, поскольку этот район лучше изучен.

Развитие креветок первой гильдии. Самые первые зоза видов из первой гильдии при вылуплении имеют длину 2,3–4,0 мм. В планктон они выходят менее развитыми, чем остальные виды. У них отсутствует рострум, плеоподы, а главное – переоподы. У некоторых из них на месте переоподов заметен небольшой бугорок. В планктон эти виды выходят одними из первых. Массовое развитие начинается в середине или в конце апреля над глубинами 400–700 м. К середине лета личинки оказываются уже над глубинами 15–75 м, во внутренней части шельфовых вод. Данные виды питаются фитопланктоном дольше, чем виды с меньшим количеством планктонных стадий. На питание мелким зоопланктоном они переходят только через 2 месяца после вылупления. Течения переносят личинок во внутреннюю часть шельфовых вод, где кормовая база и термические условия более благоприятные. Длительность личиночного развития креветок первой гильдии, как правило, составляет не менее 120 дней. В августе первые из них переходят к придонному образу жизни (Рисунок 8.2.). Развитие в более ранние сроки характерно для *E. pusiolus* и *E. sukckleyi*. Они избегают конкуренции с другими

видами за счет более раннего развития и растянутых сроков питания фитопланктоном. За счет появления над большими глубинами они уменьшают количество потенциальных врагов.

E. macilentus – арктическо-бореальная форма. Взрослые особи живут на небольших глубинах. Летом они мигрируют к берегам, поэтому личинки их выходят в планктон в зоне внутреннего шельфа. При более высоких температурах эти личинки растут в 1,5 раза быстрее, чем зоэа других мелких видов рода *Eualus*. Переход на питание зоопланктоном в более поздние сроки по сравнению с большинством других креветок позволяет избежать конкуренции с близкими видами. Кормовая база и температурный режим в прибрежной зоне западнокамчатского шельфа позволяет этим личинкам развиваться в планктоне в течение всего сентября, или до середины октября, особенно в северной части, в которой осенью сосредоточено самое большое количество мелкого зоопланктона. Зоэа *E. macilentus* дольше питаются фитопланктоном, а поэтому обитают в самом поверхностном слое, где обычно отсутствуют половозрелые рыбы-планктофаги (дальневосточная серебрянка, мойва, зубастая корюшка). К тому же, мелкие личинки не представляют особого интереса для этой группы потребителей зоопланктона.

Развитие креветок второй гильдии. Личинки данной группы креветок выходят в планктон позже, чем у предыдущей. Наиболее изученный представитель второй гильдии – северная креветка *P. eous*. У этих крупных креветок инкубационный период продолжается несколько дольше, чем у многих других видов, в том числе у *E. macilentus*. Из яиц выходят крупные (более 6 мм) личинки с развитыми переоподами. На питание мелким зоопланктоном они переходят уже через месяц, что гораздо раньше, чем у видов из предыдущей гильдии. Вылупление растянуто в отдельные годы до 17 недель, поэтому вылупление ранних личинок происходит над океаническими глубинами, массовых – над внешним шельфом, а поздних – над внутренним шельфом.

Массовое развитие в планктоне происходит в течение 100–110 дней. За это время личинки постепенно мигрируют ближе к берегам и оседают на глубине 30–50 м, т.е. дальше от берега, чем *E. macilentus*. В зоне внешнего шельфа, где массово происходит выпуск личинок северной креветки, в это время крупный планктон выедает зубастая корюшка, личинки черного палтуса, дальневосточная серебрянка. Для личинок черного палтуса даже младшие зоэа *P. eous* слишком крупные и подвижные. Поэтому палтус в это время может потреблять только младших зоэа видов первой гильдии.

Зоэа северной креветки, благодаря хорошо развитым переоподам и раннему развитию плеоподов, начинают раньше других видов креветок активно плавать. Плавательные щетинки на переоподах у *P. eous* появляются уже на второй стадии зоэа, что не характерно для каридных креветок с длительным пелагическим развитием. Уже в начале июня зоэа *P. eous* могут

переходить на питание науплиусами копепод и эвфаузиид, а в конце июня они способны потреблять циклопов и копеподитные стадии других веслоногих рачков.

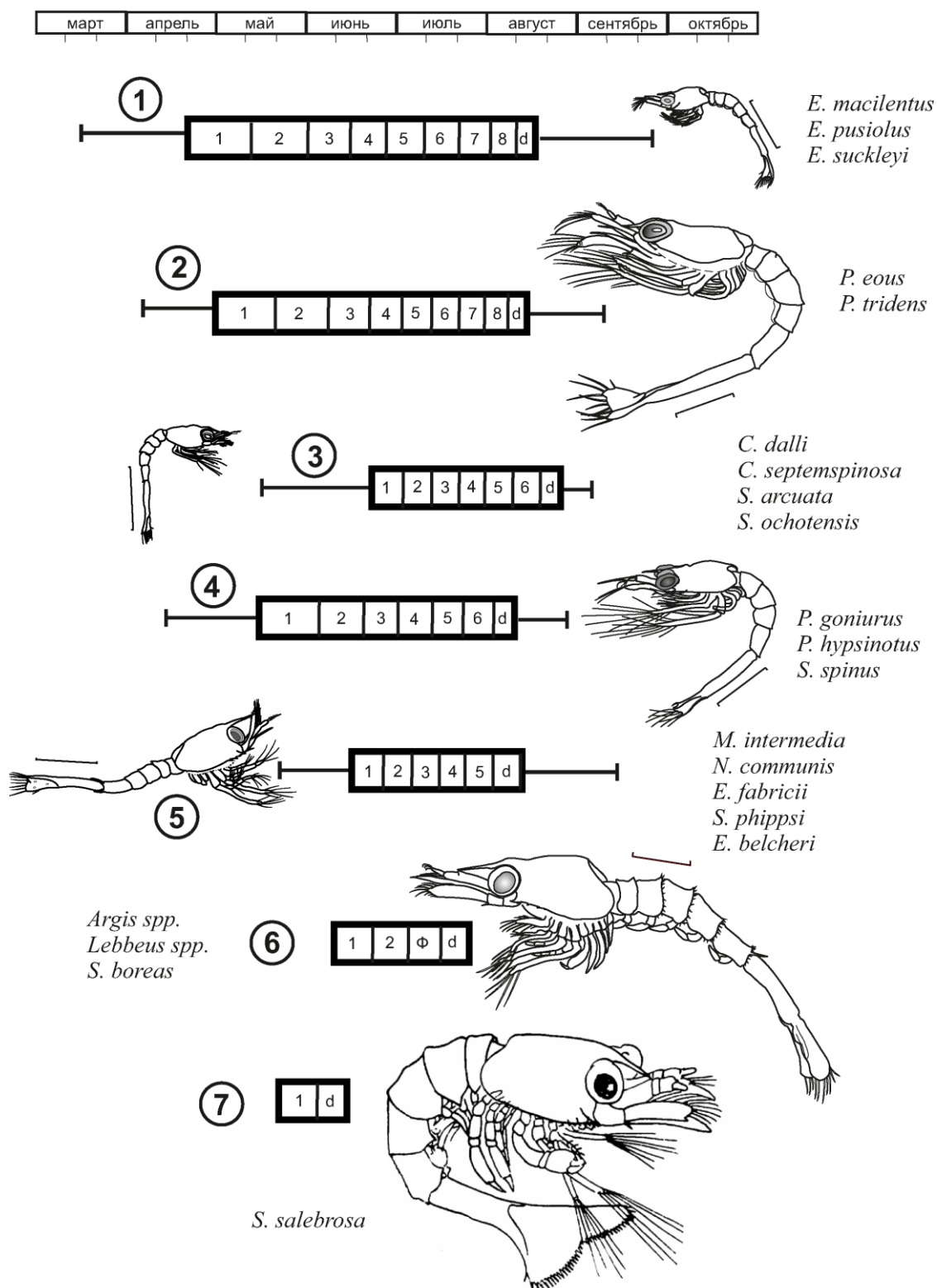


Рисунок 8.2. Сроки развития и морфология первой стадии для отдельных экологических гильдий в восточной части Охотского моря. Масштаб 1 мм. Условные обозначения: 1–8 – стадии зоэа; d – декаподитная стадия; ф – факультативная стадия.

① — ⑦ порядковый номер гильдии

В этот же период над средним шельфом происходит нерест некоторых камбал (желтоперой, сахалинской), икрой которых могут питаться крупные личинки. В начале июля зоа северной креветки четвертой-пятой стадий достигают длины 12–14 мм, что позволяет им нападать на личинок мелких камбал.

Пресс хищников в первой половине лета над глубинами более 100 м намного меньше, чем на малых глубинах. Тем не менее, личинок северной креветки могут выедать половозрелые особи дальневосточной серебрянки, сельди и зубастой корюшки, а в темное время суток – гипериида *T. libellula*. Во второй половине лета, когда старшие личинки северной креветки обитают во внутренней зоне шельфовых вод, они уже выходят из-под пресса мелких хищников и начинают перемещение в более глубокие слои ближе к берегу. В это время они активно потребляют мелких неритических копепод, икру и личинок малоротых камбал. Для *T. libellula* во второй половине лета личинки северной креветки уже недоступны по размерам.

Известно, что взрослые креветки оставляют дно в сумерках, рассредоточиваясь по толще воды и возвращаются на дно к рассвету (Вагг, 1970). Такие перемещения позволяют креветкам производить выпуск личинок не на больших глубинах в придонном слое, а в верхних слоях пелагиали. В этом случае вылупляющиеся личинки сразу же попадают в благоприятные для развития условия. Первые три стадии зоа остаются, как правило, в районе вылупления, но затем мигрируют на мелководье (46–64 м), где заканчивают метаморфоз, и проводят свое первое лето как молодь (Berkeley, 1930). После этого они двигаются в более глубокие воды, чтобы присоединиться к взрослым особям. Личинки северной креветки обладают высокой устойчивостью к голоданию. Для них известна фенотипическая пластичность в ответ на изменяющиеся условия окружающей среды, которая позволяет популяциям креветок достичь устойчивости.

Плодовитость является важным адаптивным свойством вида и одной из основных величин в определении будущего пополнения. Данное качество, вместе с другими видовыми свойствами, формируется в процессе видообразования как приспособление к новой среде, которую осваивает вид (Анохина, 1969, Никольский, 1974, Гиляров, 1990). В более суровых условиях период инкубации икры пандалид удлинен как за счет более раннего откладывания икры, так и за счет более позднего вылупления личинок (Иванов, 1969; Микулич и др., 1982). Более низкие температуры вод замедляют рост и развитие креветок, увеличивают период яйцекладки и значительно отодвигают время нереста и вылупления (Butler, 1980).

Креветки-пандалиды применяют репродуктивные стратегии для оптимизации числа потомков, которые могут эффективно использовать пищевые ресурсы. Самки этого вида уменьшают размер кладки и время инкубации в более теплой воде и увеличивает количество яиц и время инкубации в более холодной воде. Более короткий инкубационный период,

связанный с повышенной температурой, приводит к образованию мелких, менее жизнеспособных личинок. Самки более старшего возраста нерестятся значительно раньше, когда температура воды может быть низкой, у их яиц может быть меньше шансов выжить из-за повышенного воздействия холодной воды зимой. Это, однако, может быть преодолено с помощью более длительного инкубационного периода, что приводит к увеличению и жизнеспособности личинок. Стратегия, обеспечивающая максимальную выживаемость потомства, приводит к тому, что время размножения совпадает с оптимальными условиями питания для нового поколения (Nunes, 1984).

Личиночное развитие *P. eous* в восточной части Берингова моря идет через 5–6 стадий зоэа, а не через 8, как это характерно для популяции из прикамчатских и чукотских вод. Для северной креветки из залива Аляска Э. Хейнс (Haynes, 1979) описал 5 стадий зоэа, а для Британской Колумбии известно 6 стадий зоэа (Berkeley, 1930). Первые пять стадий зоэа у популяций из российских и американских вод морфологически почти не различаются. Вылупление происходит на одной и той же стадии эмбрионального развития. Сроки инкубации и массового выхода личинок в планктон примерно те же, что и в Охотском море. Поэтому нельзя говорить об укорочении развития этого вида в восточной части Берингова моря. После пятой-шестой стадии зоэа у северной креветки в американских водах развивается декаподит, т.е. переходная стадия между планктонной личинкой и донной формой. Креветки в приамериканских водах переходят к придонному образу жизни, имея всего 4–5 пар латеральных шипов на тельсоне, а не 7, как у декаподитов из прикамчатских вод. Пелагическое развитие у российской популяции северной креветки оказывается более продолжительным. Личинки задерживаются в планктоне еще на 1–2 месяца.

Таким образом, пелагический период оказывается более длинным. Вероятной причиной такого изменения может быть, во-первых, лучшие условия в планктоне для крупных личинок. В пелагиали над глубинами менее 100 м в это время зоэа *P. eous* могут потреблять личинок и икру камбал. Во-вторых, более длительное пелагическое развитие позволяет им оседать при более крупных размерах. В среднем за одну стадию *P. eous* увеличивает длину не 18–19%.

После истощения рыбным промыслом или хищниками, запасы северной креветки могут быть заменены другими конкурирующими видами рыб или креветок, например, представителями семейства Thoridae, которые являются самым большим семейством креветок по количеству видов в северной части Тихого океана (Butler, 1971). Они, как правило, представляют собой мелких и средних креветок, доминирующих на глубинах 40–80 м континентального шельфа (Иванов, 1969).

Развитие креветок третьей гильдии. Рассмотрим развитие этой группы на примере видов рода *Crangon* (*C. septemspinosa* и *C. dalli*). Оба шримса обитают в прибрежной зоне и

массово выходят в планктон в июне. Вылупление у них менее растянутое, чем у видов предыдущей гильдии (не более, чем на 10 недель). Появляются личинки при температуре воды не менее 5°C. Массовое развитие идет в течение 50–60 дней за счет более высоких летних температур. Самые поздние личинки при повышенных температурах заканчивают свое развитие через 45 дней.

Все виды рода *Crangon* обычно встречаются в областях с мягким дном, от ила до гравия (Gavio *et al.*, 2006; Hayashi and Kim, 1999; Li and Hong, 2004, 2007; Locke *et al.*, 2005; Wilcox and Jeffries, 1974; Wicksten, 2011). Крангониды используют устья рек и другие мелководные прибрежные воды в качестве питомников на ранних этапах жизни (Amara and Paul, 2003; Boddeke *et al.*, 1985; Cattrijsse *et al.*, 1997; Kuipers and Dapper, 1984). Колебания численности связаны с сезонностью его собственного жизненного цикла и моделей миграции (Campos *et al.*, 2010). Кроме того, количество креветок выше после мягкой зимы, чем после холодной (Beukema, 1992), а также в период перед засухой по сравнению с засушливыми годами (Attrill and Power, 2000).

Большинство видов *Crangon* обладают широким репродуктивным диапазоном с периодом отдыха осенью и до двух пиков в количестве яйцекладущих самок. Большинство видов рода нерестятся 1–2 раза в год, хотя *C. septemspinosa* нерестится два раза в год на севере и только один раз на юге (Locke *et al.*, 2005). Кроме того, старшие и молодые самки могут высвобождать личинок в разные сезоны, например, *C. septemspinosa*, вылупление которых происходит зимой и весной, соответственно, для самок возрастом 1–1,5 и 2–3 года (Modlin, 1980).

В течение 2–3 недель личинки этого рода питаются фитопланктоном, а потом начинают потреблять меропланктон, в изобилии имеющийся в неритической зоне, а также икру эвфаузиид, а чуть позже – икру малоротых камбал. В эстуариях они могут также питаться ветвистоусыми рачками и коловратками. На четвертой стадии зоэа шримсы переходят на питание исключительно животной пищей. Личинки крангонид в это время достигают длины 4–5 мм. Для них копеподы (даже копеподитные стадии), а тем более личинки камбал, оказываются недоступными по размерам. К тому же плавательные способности они приобретают относительно поздно, т.к. вылупление происходит практически без переоподов, плеоподы также формируются поздно. В это время зоэа могут питаться яйцами беспозвоночных и личинками иглокожих, полихет. Активно плавать представители рода *Crangon* начинают только в конце личиночного развития, главным образом в придонных слоях, т.к. экзоподиты у них развиты только на первой паре переоподов.

T. libellula, которая в отличие от других гипериид является стеногалинным видом, не может регулировать концентрацию натрия и хлора в своей гемолимфе и не выдерживает

соленость менее 30‰ (Aarset, Aunaas, 1987). Максимальные концентрации у гипериид отмечены осенью, а у медуз – летом. Основу численности и биомассы мелких копепод составляют поверхностные виды *Oithona similis* и *Pseudocalanus newmani* (Горбатенко, 2018).

C. dalli и *C. septemspinosa* обитают в распресненных участках, главным образом в заливах и эстуариях. Личинки попадают в более благоприятные температурные условия и лучше обеспечены пищей. Благодаря пониженной солености в этой части акватории отсутствуют некоторые хищные беспозвоночные, в том числе *T. libellula*, но на креветок оказывают значительный пресс молодь лососей. В прибрежной зоне в течение всего лета присутствует большое количество рыб, которые питаются зоопланктоном. К ним относятся мойва, молодь лососей, корюшка зубастая и корюшка малоротая, трехиглая колюшка, терпуг и др. Кроме того, оседающих старших личинок и декаподитные стадии может выедать молодь трески и минтая, наваги, камбал и других рыб, а также взрослые креветки.

Благодаря своим мелким размерам, личинки рода *Crangon* почти не конкурируют за пищу с пандалидами и крупными торидами, но старшие зоза развиваются одновременно с *E. macilentus* и *E. pusiolus*, которые присутствуют в этой же зоне во второй половине лета. Тем не менее, пространственно виды этой гильдии расходятся с большинством других видов креветок, которые начинают свое развитие в планктоне над большими глубинами. В то же время, они больше страдают от пресса хищников.

Развитие креветок четвертой гильдии. Углохвостая креветка *P. goniurus* изучена лучше других видов из данной гильдии, поэтому рассмотрим развитие этого вида в восточной части Охотского моря. Массовое вылупление личинок происходит в мае над внешней частью шельфа или за ее пределами. Развитие идет в течение 70–85 дней, т.е. дольше, чем у видов из третьей гильдии, хотя количество стадий такое же. Это происходит за счет более раннего выхода в планктон при низких температурах. По сравнению с предыдущей группой, вылупление сильнее растянуто (9–15 недель). Поскольку зоза углохвостой креветки появляются массово над относительно большими глубинами, то пресс со стороны хищников оказывается меньше. В этой зоне в мае-июне присутствуют личинки черного палтуса, дальневосточная серебрянка, сельдь, зубастая корюшка. Хищные бокоплавы поднимаются в верхний слой только ночью. У *P. goniurus* при вылуплении уже развиты переоподы, как у *P. eous*, но плавать активно они начинают только на третьей стадии зоза, а не на второй, как *P. eous*.

К питанию зоопланктоном зоза *P. goniurus* переходят постепенно, начиная с третьей стадии. Вначале они способны потреблять яйца эвфаузиид и икру камбал, старшие личинки могут нападать на науплиусов копепод и эвфаузиид, а потом и на циклопов, которые в массе водятся над этими глубинами в начале лета. Заканчивают свое развитие личинки углохвостой креветки в зоне внутреннего шельфа к концу лета. В это время они способны уже питаться

мелкими копеподами, личинками мелких камбал и мойвы, а также мелким меропланктоном. Кормовая база во второй половине лета полностью соответствует потребностям крупных личинок креветок.

В конце личиночного периода *P. goniurus* подвергается наибольшему прессу хищников, но, в отличие от видов рода *Crangon*, относительно крупные зоэа углохвостой креветки недоступны мелким медузам и гипериидам. В распресненных участках и эстуариях личинки этого вида обычно отсутствуют, поэтому не попадают под пресс молоди лососей. Оседают личинки четвертой гильдии примерно в те же сроки, что и виды третьей гильдии, но на других участках шельфа.

Характер распределения северной и углохвостой креветок в северной части Охотского моря, в зависимости от глубины и температуры, различии в сроках, продолжительности и интенсивности питания, процессов роста, вылупления личинок, нереста и линьки, свидетельствует об их экологической разобщенности (Бандурин, 2007). Северная креветка населяет зону с положительной температурой воды в нижних отделах шельфа и пришельфовой кромке свала, выполняя в этих горизонтах доминантную роль в сообществе креветок. Углохвостая креветка доминирует в средних горизонтах шельфа и нижних отделах литорали, при отрицательных температурах, формируя одновидовые скопления очень высокой плотности. Несмотря на различия в температурном оптимуме, максимальные по плотности скопления оба вида формируют в зонах смешения водных масс различного происхождения с повышенным температурным градиентом. Для обоих видов характерны суточные вертикальные миграции с подъемом в толщу воды в ночное время. Причем для углохвостой креветки, обитающей на меньших глубинах, такие миграции выражены существенно сильнее. Кроме того, в отличие от северной креветки, для *P. goniurus* характерны горизонтальные перемещения господствующими течениями внутри района максимальных концентраций.

Северная креветка значительно крупнее углохвостой и характеризуется большей продолжительностью жизни. У нее выше индивидуальная плодовитость, а самки дают потомство 2–3 раза в течение жизненного цикла, тогда как у углохвостой креветки – всего 1–2 раза. Развитие половых продуктов у северной креветки более растянуто по сезону в отличие от *P. goniurus*. В то же время ритмика питания этих видов практически схожа – креветки предпочитают питаться в дневное время и накормленность более мелких особей выше, чем крупных. Зараженность паразитами у обоих видов минимальна, что может косвенно свидетельствовать о благоприятном состоянии популяций. Еще одна общая черта – удлинненное пелагическое развитие в прикамчатских водах. В наших водах *P. goniurus* имеет на одну стадию больше, чем в приамериканских водах.

Развитие креветок пятой гильдии. Рассмотрим данную группу креветок на примере *N. communis* и *M. intermedia*. У этих видов на одну стадию зоэа меньше, чем у двух предыдущих гильдий, и развитие может продолжаться в течение 45–60 дней, в зависимости от сроков появления в планктоне. Выходят эти личинки из относительно крупных яиц. В момент вылупления у них имеются только зачатки переоподов. Плавательные щетинки на переоподах у *N. communis* появляются уже на третьей стадии зоэа, а у *M. intermedia* – только на четвертой, хотя этот вид крупнее. Плеоподы начинают функционировать только на последней стадии. Размеры при вылуплении 4,2–5,0 мм, т.е. такие же, как у *P. goniurus*, но уже с третьей стадии в скорости роста они сильно отстают от пандалид. Видимо, более ранний переход на питание животной пищей у пандалидных креветок способствует ускоренному росту.

Младшие зоэа обитают над средним шельфом и питаются фитопланктоном. Во второй половине лета старшие зоэа могут потреблять яйца беспозвоночных, а также мелкую икру камбал. В большом количестве им оказываются доступными науплиусы ракообразных, личинки полихет и иглокожих, в конце лета старшие личинки уже могут нападать на циклопов.

N. communis в изобилии встречается на дне смешанных илисто-песчаных грунтов на глубинах 62–95 м и при температуре 0,5–3,6°C (McLaughlin, 1963). Эти шримсы в какой-то мере должны конкурировать за пищу с видами из первой и второй гильдий, а также с личинками рыб и хищным зоопланктоном. Наибольшее количество личинок шримсов могут выедать личинки черного палтуса, дальневосточная серебрянка, сельдь, песчанка, зубастая и малоротая корюшка, а также мойва.

Развитие креветок шестой гильдии. Укорочение до 2–3 стадий зоэа рассмотрим на примере видов рода *Argis*. Эти виды имеют две обязательных стадии зоэа и одну факультативную. В один и тот же год в разных местах одни особи развиваются через 2 стадии зоэа, а другие – через 3. Это было показано на примере наиболее массового вида *A. lar* (Sedova, Grigoriev, 2018).

Выходят в планктон младшие личинки в июне с хорошо развитыми переоподами, антеннами и с нефункционирующими плеоподами, но без уropодов. Развитие в планктоне продолжается 35–45 дней над глубинами 28–101 м. Личинки выходят из крупных желтковых яиц при длине 6,5–8,3 мм. Старшие зоэа достигают длины 7,0–10,6 мм. На первой же стадии личинки могут питаться зоопланктоном, т.к. у них уже развиты все конечности переона. В начале они могут питаться мелким малоподвижным меропланктоном, яйцами эвфаузиид, на второй-третьей стадиях им становятся доступными мелкие копеподы и более крупный меропланктон. Декаподиты могут потреблять наравне с зоопланктоном и оседающую молодь иглокожих, полихет, голотурий, мелких аппендикулярий и другие организмы мелкой фракции.

Они обитают преимущественно в придонных слоях воды, особенно последние стадии, т.е. глубже, чем личинки большинства других видов креветок.

Из хищников в середине лета во внутренней части шельфовых вод присутствуют в небольшом количестве дальневосточная серебрянка и массово сельдь, мойва, зубастая корюшка, молодь песчанки. Для медуз и бокоплавов такие крупные личинки уже недоступны, но зато большой ущерб может наносить молодь донных рыб, хотя пресс хищников все же оказывается меньше, чем для видов третьей и четвертой гильдий, поскольку оседают виды рода *Argis* раньше. Меньше других крангонид они также будут страдать от молоди тихоокеанских лососей, т.к. предпочитают более высокую соленость.

Наиболее сложный пелагический период развития оказывается сильно сокращенным, поэтому из-под пресса пелагических хищников виды рода *Argis* выходят раньше. Плодовитость данной группы намного меньше за счет развития крупных яиц.

Развитие креветок седьмой гильдии. Это малочисленная группа в умеренных бореальных водах, которая лучше представлена в высоких широтах. В северной части западнокамчатского шельфа Р.Р. Макаров обнаружил личинок (зоа) *Sclerocrangon salebroso*. Длина личинок 10,3–10,5 мм. Они развиваются из очень крупных яиц. У личинок при вылуплении имеются хорошо развитые антенны с коротким жгутиком, но основание эндоподита уже отделилось. Основание антеннул уже трехсегментное. Плеоподы крупные, но без плавательных щетинок. Переоподы полностью сформированы. При этом тельсон сильно расширен, с большим количеством терминальных щетинок. Данный признак указывает на сильно укороченное развитие. По своей морфологии эти личинки более соответствуют старшим зоа видов рода *Argis*, т.е. *S. salebroso* вылупляются на более поздней стадии эмбрионального развития. Спектр питания у них должен быть примерно такой же, как у видов предыдущей гильдии. Пресс хищников на этих личинок оказывается меньше за счет более ранних сроков вылупления и краткого пребывания в планктоне.

В наши пробы личинки *S. salebroso* не попадали, поскольку в мае пробы не собирали. Личинки *S. salebroso*, по сведениям Р.Р. Макарова (1966), выходят в планктон во второй половине мая и проходят всего одну стадию зоа над глубиной 57–100 м. Держатся они, вероятно, в поверхностном слое, т.к. в это время глубже вода еще недостаточно прогревается. Как правило, в это время поверхностные воды негреваются выше 3–4°C. При относительно низких температурах продолжительность одной стадии составляет около 20 дней. Вместе с декаподитной стадией личинка должна задержаться в планктоне примерно на 5 недель. Таким образом, время пелагического развития незначительно сокращается по сравнению с видами предыдущей гильдии. Тем не менее, личинки получают определенные преимущества.

Первая и вторая гильдии личинок расходятся, главным образом, за счет размерной и морфологической дифференциации. Эти гильдии друг с другом не конкурируют. Пандалиды получают преимущество за счет более раннего перехода к питанию животной пищей. *P. eous* за счет удлиненного развития расширяет спектр питания и выходит из-под пресса некоторых хищников. Для беспозвоночных и личинок рыб в силу своих крупных размеров личинки северной креветки недоступны, в то же время они включают в свой рацион питания личинок рыб и более подвижный зоопланктон.

Четвертая гильдия пространственно расходится с третьей и седьмой, по питанию – со второй гильдией. Род *Crangon* за счет более позднего вылупления ускоряет свое развитие. По сравнению с четвертой гильдией, виды третьей гильдии меньше страдают от хищников.

Виды шестой и седьмой гильдий получают преимущество за счет сильно сокращенного пелагического периода, который, как известно, в жизненном цикле является самым сложным.

Шестая и седьмая гильдии расходятся по срокам развития и по глубинам, т.е. пространственно и по времени. Поэтому между собой они во время пелагического развития практически не конкурируют.

Разделение совместно живущими видами экологических ниш с частичным их перекрытием – один из механизмов устойчивости природных биоценозов. Совместно могут обитать по несколько видов из одной трофической группы. Мелкие и крупные особи конкурируют меньше между собой, чем представители видов, которые имеют промежуточные размеры. Соответственно, приспособленность крупных и мелких особей будет несколько выше, и две популяции почти не будут конкурировать. Происходит экологическая дивергенция. Таким образом, на примере видов из Охотского моря показано, как различные виды могут использовать ресурс одного и того же типа, если они разделены морфологически, пространственно и во времени. Все адаптации так или иначе повышают вероятность выживания близкородственных видов и увеличивают эффективность использования ресурсов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной работе подведен итог всем накопившимся сведениям по морфологии, биологии и экологии личинок из прикамчатских и чукотских вод. Исследования продолжили работу, начатую Р.Р. Макаровым (1966) в восточной части Охотского моря. Благодаря новым описаниям личинок многих видов креветок из северо-восточной части Тихого океана, сделанным Б.Г. Ивановым, Э. Хейнсом, Х. Сквайрсом и другими авторами в период с 1969 по 2007 гг., стало возможным составить таксономические ключи и выявить основные закономерности пространственного распределения личинок массовых видов креветок в прикамчатских и чукотских водах. В Беринговом море ранее личиночное развитие изучали только в приамериканских водах. К настоящему времени получены данные также и для северо-западной части Берингова моря. Получены первые сведения о развитии личинок креветок в российских водах Чукотского моря. В представленной работе обобщены данные по экологии развития личинок креветок в восточной части Охотского моря, северо-западной части Берингова и Чукотского морей и водах, омывающих юго-восток Камчатки. Получены новые данные о влиянии отдельных факторов среды на личиночное развитие креветок.

В планктонных пробах, собранных в период исследований с 1999 по 2017 гг. обнаружены личинки более 40 видов каридных креветок, из которых до вида удается идентифицировать не более 30 на ранних стадиях развития и не более 23 – на поздних стадиях. Удалось уточнить видовую принадлежность некоторых личинок, ранее ошибочно определенных Р.Р. Макаровым и Х. Сквайрсом. В данной работе подробно рассмотрены личинки 24 видов креветок. Из них 7 видов имеют укороченное до 1–3 стадий развитие. Оригинальные описания были сделаны для 12 видов: *A. crassa*, *A. dentata*, *A. lar*, *A. ochotensis kamtschatica*, *A. ochotensis ochotensis*, *A. ovifer*, *C. dalli*, *C. septemspinosa*, *M. intermedia*, *N. communis*, *P. eous*, *P. goniurus*, *P. tridens*.

Выявлены 12 основных признаков, по которым имеются различия у трех родов из семейства Crangonidae. По этим признакам личинки обыкновенного и промежуточного шримса обнаруживают большое сходство между собой и отличие от видов рода *Crangon*. Полученные данные подтвердили правомерность выделения родов *Neocrangon* и *Mesocrangon*, проведенное ранее по взрослым формам Н.А. Заренковым (1965). Изучение трех видов креветок семейства Pandalidae выявило отличия морфологии и личиночного развития видов из прикамчатских и приамериканских вод Тихого океана.

Индивидуальную морфологическую изменчивость каридных креветок в тихоокеанских водах ранее специально не изучали. В представленной работе показана значимость отдельных признаков для идентификации личинок. Наиболее изменчивые признаки – форма тельсона,

вооружение рострума, количество эстетасков на антеннулах крабонид, строение плеоподов и скафоцерита у пандалид, длина рострума, строение тергитов плеона, количество плавательных щетинок. На основании полученных данных были сделаны ключи для определения личиночных стадий, семейств и отдельных видов каридных креветок из прикамчатских и чукотских вод. Не удалось пока сделать ключ для определения видов личинок креветок из семейства Thoridae, поскольку личинки многих видов до сих пор не описаны.

Личиночное развитие креветок из восточной части Охотского моря, Авачинского залива и западной части Берингова моря несколько не совпадает только по срокам, а количество стадий и морфология не отличаются. Основные закономерности развития личинок креветок в северо-западной части Берингова моря (российские воды) и восточной части (американские воды) в целом совпадают. В то же время были выявлены морфологические и экологические отличия пандалид из российских и приамериканских вод. Пандалиды из прикамчатской популяции дольше задерживаются в планктоне по сравнению с популяциями из приамериканских вод. Развитие *P. eous* в *P. goniurus* в российских водах удлинено по сравнению с американскими популяциями этих видов. Было показано, что развитие *S. septemspinosa* в популяции креветок из Тихого океана укорочено по сравнению с креветками из Атлантического океана.

Средний прирост длины за одну стадию для личинок отдельных видов креветок составляет от 3,0 до 14,1%. Прирост за весь цикл развития – от 10 до 218% общей длины тела. Наибольший прирост и скорость роста обнаружен у рода *Pandalus*. Вероятно, это связано с ранним переходом на питание зоопланктоном. Старшие личинки, а у некоторых пандалид и младшие, являются плотоядными животными. В зависимости от количества стадий развития и факторов среды креветки проводят различное время в планктоне. Быстрее всего развиваются в наших водах виды с укороченным развитием из родов *Sclerocrangon*, *Argis* и *Lebbeus*. Дольше всего задерживаются в пелагиали виды рода *Eualus*, большинство из которых проходят 7–9 стадий зоза. Коэффициент вариации среднего значения длины в некоторых случаях может достигать 20,4%. Индивидуальная изменчивость выявлена также в соотношении длины плеона и переона. В целом морфология личинок из отдельных районов оказалась схожей практически по всем признакам. Количество стадий развития для отдельных районов было одинаковым во всех случаях.

Весной личинки присутствовали в 2–55,6% проб, в первой половине лета – в 23,5–67,2%, во второй половине лета в 17,4–100% проб, в сентябре – от 15,4 до 100% всех обработанных проб. Массовое развитие личинок происходит, как правило, с мая по август, но в отдельные годы сроки могут сдвигаться. Максимальная продолжительность развития отмечена для видов,

вылупление которых происходит весной над большими глубинами. Поздние личинки развиваются в 1,5–2 раза быстрее, чем ранние у одного и того же вида.

Развитие идет, преимущественно, над средним и внутренним шельфом. Численность личинок над различными глубинами неодинакова. У берегов юго-восточной Камчатки не выражен характерный «личиночный пояс», как это наблюдается в районе западнокамчатского шельфа. Это связано, в первую очередь с очень узким и неоднородным шельфом у восточных берегов Камчатки, а также с особенностями гидрологического режима данного района. Личинки I стадии были отмечены над всеми глубинами, по большей части – более 400 м. Младшие личинки имеют небольшие размеры (как правило, около 3–4 мм), многие из них имеют неразвитые или сильно недоразвитые органы передвижения и питаются фитопланктоном. Океанические течения выносят этих личинок на большие глубины, иногда довольно далеко от места вылупления. По мере развития личинки приобретают хорошую плавательную способность, перемещаются в районы с меньшими глубинами, где постепенно меняют свой спектр питания.

Максимальные скопления личинок креветок над шельфом Западной Камчатки и в восточной части Берингова моря были близкими в количественном отношении (примерно 500 экз./м²). Но в Охотском море в это время преобладали виды семейства Crangonidae, а в Беринговом море – Thoridae. Максимальное скопление личинок креветок обнаружено в 2015 г. в начале июля в северной части западнокамчатского района – 1410 экз./м². Средняя численность личинок на одной станции в разных районах весной изменялась в пределах 1–77,5 экз./м², в первой половине лета – 13,1–133 экз./м², в сентябре – от 1 до 27 экз./м².

Личинки каридных креветок обитают в начале своего развития в поверхностном слое пелагиали, но по мере развития начинают опускаться в более глубокие слои, постепенно привыкая к изменению температуры и солености. Тем не менее, в течение суток старшие зоза и декаподиты могут совершать вертикальные миграции вслед за кормовыми организмами.

Было установлено, что вылупление может у отдельных видов растягиваться на 3–17 недель. Поэтому в данной работе отдельно рассмотрены ранние, поздние личинки и массовое развитие. Основная масса выходит в планктон в наиболее благоприятные для данного вида сроки. Как правило, это происходит через 1–1,5 месяца после вылупления самых ранних особей данного вида. Ранние и поздние личинки составляют меньшую часть гемипопуляции. Самые ранние личинки появляются весной во время пика цветения фитопланктона, при температуре однородного поверхностного слоя не менее 2°C. Обычно это происходит над большими глубинами, в океанической части пелагиали, где в это время вода лучше прогрета. В период выпуска личинок самки креветок не образуют скоплений, поэтому вылупление происходит в различных частях района примерно в одни и те же сроки. У большинства видов креветок

массовый выход личинок происходит в середине мая – начале июля. У основной части креветок метаморфоз к концу лета заканчивается. У некоторых видов размножение сильно растянуто, поэтому в планктоне присутствуют почти все стадии одновременно.

Впервые определены сроки развития массовых видов каридных креветок в российских водах. Ранее Р.Р. Макаровым (1966) были предположительно указаны лишь сроки массового выхода личинок в восточной части Охотского моря. В представленной работе для данного района подробно рассмотрено развитие ранних и поздних личинок. Для морских вод, омывающих восточную часть Камчатки и Чукотки, сведения о сроках развития отсутствовали.

Продолжительность развития планктонных стадий зависят от экологических и биологических особенностей конкретного вида и от воздействия факторов среды. Из абиотических факторов важнейшими для личинок креветок являются температура, глубина моря и направление океанических течений; из биотических факторов – обеспеченность пищей, наличие видов-конкуентов и хищников. В данной работе показано, что сроки выхода личинок в планктон зависят от температурного типа года. В теплые годы вылупление личинок происходит на месяц раньше, чем в холодные. Выпуск личинок в планктон у юго-восточных берегов Камчатки происходит раньше на 3–4 недели, чем у западных берегов. В Авачинском заливе самые ранние личинки в отдельные годы обнаружены уже в конце февраля, в восточной части Охотского моря – не ранее середины марта, в Беринговом море – только в конце апреля.

Распределение креветочного меропланктона по акватории района исследования имеет неравномерный характер. Одна из причин – воздействие поверхностных течений и циклонических вихрей. Гидрологические фронты могут оказывать глубокое влияние на структуру распределения планктона и пополнению донной гемипопуляции креветок. Более существенный геострофический перенос личинок и перераспределение их в пространстве отмечено для юго-восточного района исследования. Другим источником неоднородности служит неравномерное распределение вдоль берега и разнонаправленность рингов Камчатского течения, осуществляющих перенос планктона по направлению к берегу или от берега. На распределение личинок влияет также и активность самих личинок, которые могут менять горизонт обитания, а также совершать горизонтальные передвижения в пределах круговоротов.

По мере развития личинки начинают постепенно мигрировать к берегу, используя компенсаторные морские течения или двигаясь вдоль крупных круговоротов. В первой половине лета основная масса креветочного меропланктона оказывается сначала во внешней зоне шельфовых вод, а к концу лета – во внутренней зоне над глубинами 50–70 м. К концу метаморфоза они, как правило, оказываются над подходящими для оседания глубинами. Оседание декаподитных стадий происходит, как правило, на глубинах не более 50 м. Часть младших личинок попадает за пределы круговоротов и образует область выселения или в

неблагоприятных условиях погибает. Некоторые прибрежные виды умеют удерживаться в пределах малых глубин, например виды из рода *Crangon*.

Длительность пелагического развития зависит, главным образом, от двух факторов – температуры и количества планктонных стадий. В свою очередь, количество стадий связано с размерами яиц и продолжительностью инкубационного периода. Личинки каридных креветок отдельных видов выходят в планктон на разных стадиях эмбрионального развития. Особи, вылупившиеся во второй половине лета, развиваются в 2 раза быстрее, чем ранние личинки того же вида.

Личинки большинства видов каридных креветок предпочитают океаническую соленость. Прибрежные крагониды, в отличие от других групп, развиваются в распреснённых участках акватории. Отрицательными факторами, влияющими на развитие личинок креветок, признано воздействие биодобавок, нефти и ее водорастворимых фракций, фенолов, продуктов переработки минерального сырья, бурового шлама.

Пелагическая экосистема Охотского моря при значительной межгодовой динамике имеет высокий запас устойчивости, что подтверждается многолетними данными изучения продукции зоопланктона, образующего основу кормовой базы nekтона. Обеспеченность пищей в течение всего срока развития в планктоне у личинок креветок достаточная. Весной в массе развивается фито- и микрозоопланктон, в летние месяцы появляется в большом количестве мелкий меропланктон, которым питаются старшие личинки. В осенние месяцы в некоторых районах может ощущаться некоторый недостаток фитопланктона, но к этому времени практически все личинки креветок уже переходят на питание зоопланктоном, а крупные виды активно потребляют мелкий ихтиопланктон. Личинки каридных креветок входят в состав средней и крупной фракций зоопланктона. Значительную биомассу они не образуют. В общей биомассе зоопланктона их доля составляет не более 3%. Конкурентами в питании личинок креветок являются многие организмы планктона, а также рыбы на ранних стадиях развития.

Личинок креветок в течение планктонного периода могут выедать медузы, амфиподы, головоногие моллюски, молодь и половозрелые особи рыб. Наибольший урон пополнению популяции креветок наносят дальневосточная серебрянка, сельдь, зубастая корюшка, мойва, в эстуариях – молодь лососей. Раннее или позднее вылупление в некоторых случаях способствует уменьшению пресса хищников.

В трофических цепях личинки креветок оказываются сначала на втором трофическом уровне, потом переходят на третий уровень, а в отдельных случаях и на четвертый, как старшие личинки северной креветки. Со многими видами рыб у креветок сложились сложные пищевые отношения. В течение жизни креветки и рыбы могут меняться местами в отношениях хищник—

жертва. Поэтому при планировании рационального промысла необходимо учитывать потенциальное воздействие на всю экосистему.

Абсолютно неукороченное развитие не характерно для инфраотряда Caridea. В умеренных широтах все виды в той или иной степени укорачивают свое развитие. Первую степень укорочения из наших креветок имеет большинство представителей семейств Pandalidae и Thoridae. Они проходят от 8 до 12 личиночных стадий. Все виды первой и второй гильдий не имеют плеоподов и уроподов при вылуплении. Они вылупляются, как правило, над большими глубинами. Оседать массово эти виды начинают примерно в одни и те же сроки через 120–130 дней. Виды, имеющие вторую степень укорочения развития, развиваются через 5–6 стадий зоза и 1–2 декаподитные стадии. Переоподы и плеоподы в момент вылупления у них отсутствуют или сильно недоразвиты. К этой группе относятся третья, четвертая и пятая гильдии. Третий этап укорочения развития – сильно укороченное развитие. Младшие зоза выходят в планктон с хорошо развитыми переоподами, антеннами и конечностями ротового комплекса. Плеоподы одноветвистые, уроподы отсутствуют. В данную группу вошли шестая и седьмая гильдии.

Показано, что каридные креветки используют различные способы выхода из конкуренции и разграничения экологических ниш и могут использовать ресурс одного и того же типа, если они разделены физически или во времени. Морфология и образ жизни, в свою очередь, непосредственно связаны с условиями среды. Виды креветок с более ранним выходом в планктон уменьшают за счет этого количество потенциальных врагов и меньше конкурируют с близкородственными видами. Виды с мелкими и крупными личинками меньше конкурируют между собой, чем представители видов, имеющих промежуточные размеры личинок. Соответственно, адаптация крупных и мелких личинок будет несколько выше, и эти популяции почти не будут конкурировать за ресурсы и пространство. Происходит экологическая дивергенция видов на личиночной стадии.

ВЫВОДЫ

1. В планктонных пробах из прикамчатских и чукотских вод были обнаружены личинки креветок более 40 видов на разных стадиях развития. До вида определены 29, остальные – до рода. Из них укороченное развитие имеют 7 видов.

2. Новые описания сделаны для 12 видов: *Argis crassa*, *A. dentata*, *A. lar*, *A. ochotensis*, *A. ovifer*, *Crangon dalli*, *C. septemspinosa*, *Mesocrangon intermedia*, *Neocrangon communis*, *Pandalus eous*, *P. goniurus*, *P. tridens*. Наиболее изменчивые признаки – общая длина, форма тельсона, длина и вооружение роострума, морфология плеоподов и скафоцерита, количество плавательных щетинок. Наименее изменчивые признаки – вооружение максиллул и максилл, морфология антеровентрального края карапакса, антеннул и переоподов. На основании полученных данных по изменчивости отдельных видов составлены ключи для определения стадии развития и семейства личинок каридных креветок из северо-восточной части Тихого океана, ключи для определения рода и вида личинок Crangonidae и Pandalidae.

3. Средняя численность личинок на одной станции в разных районах весной изменялась в пределах 1–77,5 экз./м², в первой половине лета – 13,1–133 экз./м², в сентябре – от 1 до 27 экз./м². В апреле наиболее массовыми видами были представители родов *Pandalus* и *Eualus*, летом на малых глубинах доминировали виды семейства Crangonidae, над глубинами свыше 100 м – Pandalidae. Максимальное количество личинок обнаружено в 2015 г. в начале июля в северной части западнокамчатского района – 1410 экз./м².

Большая часть личинок креветок развивается в верхнем наиболее прогревом однородном слое пелагиали. Весной личинки обнаружены над глубинами более 300–400 м, в первой половине лета основная масса сосредоточена в зоне внешнего и среднего шельфа, во второй половине лета – над внутренним шельфом. Осенью личинки, как правило, встречаются над глубинами не более 50 м. Декаподитные стадии обитают в придонном слое над глубинами не более 40 м.

4. Выпуск личинок в планктон у юго-восточных берегов Камчатки происходит раньше на 3–4 недели, чем у западных берегов. В Авачинском заливе самые ранние личинки в отдельные годы появляются уже в конце февраля, в восточной части Охотского моря – не ранее середины марта, в Беринговом море – только в конце апреля. Личиночное развитие каридных креветок семейства Thoridae запаздывает в Чукотском море на 3–4 недели по сравнению с Беринговым морем. В теплые годы вылупление личинок происходит на месяц раньше, чем в холодные.

5. На сроки вылупления личинок и продолжительность развития наибольшее влияние оказывает температура воды. На распределение личинок по акватории оказывает влияние

соленость, температура, геострофический перенос под действием течений, трофические условия и активность самих личинок. Из биотических факторов наибольшее воздействие оказывают хищники (главным образом, рыбы-планктофаги) в местах скоплений личинок, особенно во второй половине лета.

6. Выявлены некоторые особенности К-стратегии каридных креветок прикамчатских вод. Каридные креветки используют различные способы выхода из конкуренции и разграничения экологических ниш, главными из которых являются размерная, морфологическая и пространственная дифференциация, а также прямое и укороченное развитие. Предложена новая экологическая классификация каридных креветок по типу личиночного развития.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андриевская Л.Д. Питание тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана // Материалы по биологии морского периода жизни дальневосточных лососей. М. ВНИРО. 1958. С. 64–75.

Андрияшев А.П. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1954. 566 с.

Андронов П.Ю. 2003. Оценка индивидуальной и популяционной плодовитости северной креветки, *Pandalus borealis* (Decapoda, Pandalidae), в западной части Берингова моря // Зоол. журн. Т. 82. №1. С. 13–21.

Андронов П.Ю. Репродуктивная биология углохвостой креветки (*Pandalus goniurus*, Decapoda) в западной части Берингова моря // Зоологический журнал. 2004. Т. 83. № 10. С. 1216–1228.

Анохина Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб. М.: Наука. 1969. 293 с.

Афанасьев Н.Н. Макропланктон северной части Охотского моря: дис. ... канд. биол. наук. М.: ИОАН СССР. 1985. 216 с.

Балаба В.И. Обеспечение экологической безопасности строительства скважин на море // Бурение и нефть. 2004. № 1. С. 18 – 21.

Балаба В.И., Колесов А.И., Коновалов Е.А. Проблемы экологической безопасности использования веществ и материалов в бурении. М.: ИРЦ Газпром. 2001. 93 с.

Балыкин П.А. Ихтиоцены западной части Берингова моря: состав, промысловая значимость и состояние запасов. Дис. на соис. уч. ст. доктора биологических наук. Петропавловск-Камчатский. 2006. 378 с.

Бандурин К.В. Креветки (Crustacea, Decapoda, Natantia) северной части Охотского моря: распространение, биология и перспективы промыслового использования. Диссертация на соис. уч. ст. кандидата биологических наук. 2007. М. 218 с.

Бандурин К. В., Карпинский М.Г. Креветки северной части Охотского моря. 2015а. М.: Изд-во ВНИРО. 214 с

Бандурин. К.В., Карпинский М.Г. Изменения состояния северной креветки в северной части Охотского моря в ходе репродуктивного и линочного циклов // Труды ВНИРО. 2015б. Т. 154. С. 16–29.

Батищева Н.А. Состав и распределение зоопланктона у юго-восточного побережья Камчатки весной 2006 г. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части тихоого океана. 2008. Вып. 11. С. 42–46.

Безруков П.Л. Донные отложения Камчатской впадины // Тр. ИОАН СССР. 1955. Т. 12. С. 97–129.

Безруков П.Л., Мурдмаа И.О. Донные осадки северо-курильского района // Тр. ИОАН

СССР. 1959. Т. 36. С. 169–190.

Беклемишев К.В. Экология и биогеография пелагиали. М.: Изд-во «Наука». 1969. 291 с.

Белогрудов Е.А. О питании промысловых креветок дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. 1971. Т. 72. С. 117–120.

Березина Н.А. Гидробиология [Учебник для сред. спец. учеб. заведений МРХ СССР по специальности 1018 "Ихтиология и рыбоводство"]. М.: Пищевая промышленность. 1973. 496 с.

Беренбойм Б.И. 1981. О питании и вертикальных миграциях креветки *Pandalus borealis* Кгоуег в Баренцевом море // IV Съезд Всесоюзн. гидробиол. общества (Киев, 1-4 декабря 1981 г.). Тез. докл. Киев: Нау-кова думка. 4.1. С. 8–9.

Билева О.К. Основные черты сукцессии зоопланктонного сообщества по мере "старения" вод прибрежного апвеллинга в юго-восточной Атлантике. Автореф дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, ИНБИОМ АН УССР. 1979. 21 с.

Бирштейн Я.А., Виноградов Л.Г. Новые и редкие десятиногие ракообразные Охотского моря и Курильских вод // Доклады АН СССР. 1951. Т. LXXIX (2). С. 215–228.

Бирштейн Я.А., Заренков Н.А. Отояд десятиногие ракообразные (Decapoda) // Жизнь животных. Том 2. М.: "Просвещение". 1988. С. 388–412.

Битюков Э.П., Ковалев А.В., Щербатенко П.В. Сопоставление уловистости планктической сети и насоса большой производительности // Океанология. 1984. Т. 24, № 6. С. 1013–1017.

Бонк А. А. Влияние некоторых биотических и абиотических факторов на выживание корфо-карагинской сельди в период раннего онтогенеза. Дисс. на соис. уч. ст. кандидата биологических наук. Петропавловск-Камчатский. 2004. 133 с.

Борец Л.А. Донные биоценозы Российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: ТИНРО. 1997. 217 с.

Бражников В.К. Материалы по фауне русских восточных морей, собранные шхуною "Сторож" в 1899-1902 гг. : (Доложено в заседании Физ.-мат. отд-ния 15 дек. 1904 г.). Санкт-Петербург : тип. Имп. Акад. Наук. 1907. 185 с.

Бродский К.А. Веслоногие рачки Soropoda дальневосточных морей СССР и полярного бассейна. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1950. Т. 35. 441 с.

Бродский К.А. Фауна веслоногих рачков и зоогеографическое районирование северной части Тихого океана и сопредельных вод. М.-Л.: Изд. АН СССР. 1957. 220 с.

Бродский К.А., Вышкварцева Н.В. Кос М.С., Мархасева Е.Л. Веслоногие ракообразные морей СССР и сопредельных вод (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. № 135). Л.: Наука. 1983. Т. 1. 358 с.

Букин С.Д. Распределение, численность и биология северного шримса медвежонка *Sclerocrangon boreas* в северо-западной части Берингова моря // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных / Сборник научных трудов под ред. Б.Г. Иванова. М.: ВНИРО. 1992. С. 68–77.

Букин С.Д. Северная креветка *Pandalus borealis eous* сахалинских вод // Бюллетень журн. «Вопр. рыболовства». М.: ФГУП «Нацрыбресурсы». 2003. 136 с.

Булычева А. П. Материалы по питанию камбаловых рыб Восточного Мурмана // Труды Мурман. биол. станции. 1948. Т. 1. С. 261–275.

Булычева А.И. Морские блохи морей СССР и сопредельных вод (Amphipoda, Talitroidea) // Опред. по фауне СССР. Л.: Изд. ЗИН АН СССР. 1957. 186 с.

Бурков В.А. Общая циркуляция Мирового океана. Л.: Гидрометеиздат. 1980. 253 с.

Буруковский Р. Н., Дмитриева А.И. Сравнительная характеристика оогенеза у некоторых креветок // Всесоюзная научная конференция по использованию промысловых беспозвоночных на пищевые, кормовые и технические цели. М., 1977. С. 14–15.

Быкасов В. Е. Проблемы природопользования Охотского моря // Материалы региональной научно-практической конференции «Экономические, социальные, правовые и экологические проблемы Охотского моря и пути их решения» 23–25 ноября 2004 г. Петропавловск-Камчатский. 2004. С. 216–219.

Виноградов Л. Г. Десятиногие ракообразные Охотского моря // Известия ТИНРО. 1947. Т. 25. С. 67–124.

Виноградов Л. Г. Определитель креветок, раков и крабов Дальнего востока // Известия ТИНРО. 1950. Т. 33. С. 179–358.

Виноградов М.Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука. 1968. 320 с.

Виноградов М.Е., Волков А.Ф., Семенова Т.Н. Амфиподы-гиперииды (Amphipoda, Hyperiididae) мирового океана (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. № 132). Л.: Наука. 1982. 493 с.

Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Сбор мезопланктона батометрами большого объема // Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М.: Наука, 1983. С. 154–158.

Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. М.: Наука. 1987. 240 с.

Винокурова Т.Т. О распределении придонной температуры воды у западного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. 1964. Т. 55. С. 165–174.

Винокурова Т.Т. Изменчивость температурных условий вод северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. 1965. Т. 59. С. 14–26.

Винокурова Т.Т. Межгодовая изменчивость придонной температуры у западного побережья Камчатки / Исследования по биологии рыб промысловой океанографии // Сборник трудов ТИНРО. Владивосток, 1972. Выпуск 7. С. 3–11.

Волков А.Ф. Рекомендации по экспресс-обработке сетного планктона в море. Владивосток, ТИНРО. 1984. 31 с.

Волков А.Ф. Состояние кормовой базы основных кормовых объектов Охотского моря в осенний период // Тресковые дальневосточных морей. Владивосток, ТИНРО. 1986. С. 122–123.

Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Ефимкин А.Я. Стратегия питания минтая // Изв. ТИНРО. 1990. Т. 111. С. 94–102.

Галковская Г.А., Сушня Л.М. Рост водных животных при переменных температурах. Минск.: Наука и техника, 1978. 148 с.

Галковская Г.А., Сушня Л.М. Рост водных животных при переменных температурах. Киев: Наук. Думка. 1981. 232 с.

Гамутилов А.Е. Гидрологическая характеристика вод Кроноцкого залива // Тр. ИОАН СССР. 1959. Т. 36. С. 40–58.

Гиляров А. М. Популяционная экология: Учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ. 1990. 191 с.

Глебова С. Ю. Типы атмосферных процессов над дальневосточными морями, межгодовая изменчивость их повторяемости и сопряженность. Автореф. канд. дисс. Владивосток. 2002. 24 с.

Глебова С.Ю. Влияние атмосферной циркуляции над дальневосточным регионом на характер ледовитости в Охотском и Беринговом-морях // Метеорология и гидрология. 2006. № 12. С. 54–60.

Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н. Н. Биометрия, Л., 1982. 264 с.

Горбатенко К.М. Структура планктонных сообществ эпипелагиали Охотского моря в летний период // Изв. ТИНРО. 1990. Т.111. С.103–113.

Горбатенко К.М. Состав, структура и динамика планктона Охотского моря. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Владивосток, 1997. 24 с.

Горбатенко К.М. Сезонные изменения размерного состава массовых видов зоопланктона (эвфаузиид, гипериид, сагитт и крылоногих) Охотского моря и прилегающих вод // Изв. ТИНРО. 2009. Т. 156. С. 174–191.

Горбатенко К.М. Трофодинамика гидробионтов в Охотском море. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.10 – гидробиология. Владивосток. 2018. 468 с.

Горбатенко К.М., Долганова Н.Т. Сравнительная уловистость различных типов планктонных сетей в высокопродуктивных зонах Тихого океана // Океанология. 2007. Т. 47. № 2. С. 225–232.

Горбатенко К.М., Заволокин А.В., Мерзляков А.Ю., Кияшко С.И. Трофический статус медуз (Cnidaria) Охотского моря и специфика их питания весной по данным анализов одержимого желудков и соотношений стабильных изотопов // Изв. ТИНРО. 2005. Т. 143. С. 240–248.

Горбатенко К.М., Лаженцев А.Е., Кияшко С.И. и др. Исследование трофической структуры экосистемы пелагиали Охотского моря по изотопному составу азота и углерода в органическом веществе гидробионтов // Тез. докл. 17-го симпоз. по стабильным изотопам. М. : ГЕОХИ, 2004б. С. 68–69.

Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. Питание и состав стабильных изотопов углерода и азота тихоокеанских лососей *Oncorhynchus spp.* в Охотском море и сопредельных водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. 2009а. Т. 156. С. 159–173

Горбатенко К.М., Лаженцев А.Е., Лобода С.В. Распределение, питание и некоторые физиологические показатели гижигинского и охотского стада сельди северной части Охотского моря в весенний период 2003 г. // Биол. моря. 2004а. Т. 30. № 5. С. 352–358.

Горбатенко К.М., Мерзляков А.Ю., Шершенков С.Ю. Особенности питания разноразмерных личинок минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas, 1814) на западнокамчатском шельфе // Биол. моря. 2004в. Т. 30. № 2. С. 131–137.

Горбатенко К.М., Николаев А.В., Фигуркин А.Л., Ильинский Е.Н. Количественный состав, распределение и питание крупных медуз (Scyphozoa et Hydrozoa) летом на западнокамчатском шельфе // Изв. ТИНРО. 2009б. Т. 156. С. 46–64.

Горбатенко К.М., Овсянников Е.Е., Лаженцев А.Е., Шейбак А.Ю. Оценка выедания икры минтая nektonом и медузами в северной части Охотского моря в весенний период // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 169. С. 12–20.

Горбунова Н.Н. Размножение и развитие минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) // Тр. ИО АН СССР. 1954. Т.11. С. 132–195.

Горбунова Н.Н. Размножение и развитие рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ИО АН СССР. 1962. Т 59. С. 118–162.

Гордеева К.Т. О питании трески в северной части Берингова моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1954. Т. 37. С. 145–162.

Грезе В. Н. Общие методические проблемы учета морского планктона. Киев : Наукова Думка, 1980. № 3. С. 54–58.

Грезе В.Н., Баландина Э.П., Билева О.К., Макарова Н.П. Эффективность работы орудий лова планктона и оценка реальной численности элементов пелагического биоценоза // Гидробиол.журнал. 1975. Т. 11. № 4. С. 108–111.

Григорьев С.С. Летнее распределение икринок и личинок минтая на шельфе Западной Камчатки // Вопросы рыболовства. 2005. Т. 6. № 4(24). С. 653–666.

Григорьев С.С. Ранние стадии рыб северо-востока России. Атлас-определитель. Владивосток, Дальнаука. 2007. 331 с.

Григорьев С.С. Раннее развитие морских рыб северо-востока России. Морфо-биологическая характеристика, особенности распределения. LAP Lambert Academic Publishing. Saarbrücken, Germany. 2013. 348 с.

Григорьев С.С., Батанов Р.Л., Седова Н. А. Качественный и количественный состав ихтиопланктона в прибрежных водах северо-западной части Берингова моря в июле-августе 2010 г. // Вопросы рыболовства. 2012. Том 13. № 2(50). С. 239–249.

Григорьев С.С., Седова Н.А. Изучение кормового зоопланктона по результатам ловов ихтиопланктонной сети // Тезисы докладов IX Всероссийской конференции по проблемам рыбопромыслового прогнозирования, г. Мурманск, 19-21 октября 2004 г. Изд-во ПИНРО, Мурманск. 2004. С. 156–158.

Григорьев С.С., Седова Н.А. Летнее распределение икринок минтая на шельфе Западной Камчатки / Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование. Третья научно-практическая конференция. Петропавловск-Камчатский, Камчатский государственный технический университет 20-23 марта 2012 г. Петропавловск-Камчатский. С. 185–188.

Григорьев С.С., Седова Н.А. Таксономическое разнообразие морских рыб северо-востока России на основании распределения ранних стадий развития // Вестник КамчатГТУ. 2014. Петропавловск-Камчатский: изд. КамчатГТУ. Вып. 30. С. 55–63.

Григорьев С.С., Седова Н.А. Особенности морфологии личинок *Pandalus eous*, *Pandalus goniurus* и *Pandalus tridens* (Decapoda, Pandalidae) из прикамчатских вод // Вестник КамчатГТУ. 2018. № 44. С. 76–87.

Давыдов И.В. К изучению солнечно-обусловленных колебаний повторяемости типов атмосферной циркуляции // Изв. ТИНРО. 1975. Т. 96. С. 19–32.

Добровольский А. Д., Залогин Б. С. Моря СССР. М., Изд-во МГУ. 1982. 192 с.

Долганова Н.Т. Состав, сезонная и межгодовая динамика планктона северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. 2001. Т. 128. С. 810–889.

Долганова Н.Т., Колпаков Н.В., Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения молодежи рыб и креветок в эстуариях залива Петра Великого в летний и осенний период // Изв. ТИНРО. 2008. Т. 153. С. 335–343.

Дроздов В.В. Общая экология. Учебное пособие. СПб.: РГГМУ, 2011. 412 с.

Дулепов В.И. Продукционные процессы в популяциях водных животных // Владивосток: Дальнаука. 1995. 246 с.

Дулепова Е.П. Некоторые тенденции в динамике планктонного сообщества западнокамчатских вод // Изв. ТИНРО. 1997. Т. 122. С. 299–307.

Дулепова Е.П. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО-центр. 2002. 274 с.

Заренков Н.А. Ревизия родов *Crangon* Fabricius и *Sclerocrangon* G.O. Sars (Decapoda, Crustacea) // Зоологический журнал. 1965. Т. XLIV. Вып. 12. С. 1761–1775.

Заренков Н.А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных (материалы к лекциям). Членистоногие. Ракообразные. Часть II. М.: Изд-во МГУ. 1983. 198 с.

Згуровский К.А. Новые данные о глубоководных крабах и креветках у Курильских островов // XIV Тихоокеан. науч. Конгресс, СССР, Хабаровск. Тез. докл. 1979. С. 219–220.

Згуровский К.А. Оценка плотности скоплений углохвостой креветки и уловистости донного трала // Биол. моря. 1987. № 1. С. 48–51.

Згуровский К.А., Аликин И.А. Распределение и популяционная структура углохвостой креветки в дальневосточных морях // Тез. докл. 4-ой Всес. конф. по промысл. беспозвоночным. М.: ВНИРО. 1986. С. 45–46

Згуровский К.А., Булатов О.А. О потреблении углохвостой креветки (*Pandalus goniurus*) минтаем (*Theragra chalcogramma*) в северозападной части Берингова моря летом 1982 г. Владивосток: ТИНРО. 1983. Деп. В ЦНИИТЭИРХ, N 2 (148), N 532 рх-Д83. 112 с.

Згуровский К.А., Глущенко М.М. Трофические связи углохвостой креветки *Pandalus goniurus* (Crustacea, Decapoda) в западной части Берингова моря // Тезисы Всесоюзного совещания «Резервные пищевые биологические ресурсы открытого океана и морей СССР». Калининград. 1990. С.37–38.

Згуровский К.А., Иванов Б.Г. Закономерности распределения углохвостой креветки (*Pandalus goniurus*) в западной части Берингова моря // Известия ТИНРО. 1982. Т. 106. С. 34–41.

Згуровский К.А., Федина Ж.М. Трофические связи углохвостой креветки в западной части Берингова моря // Биология моря. 1991. № 5. С. 42–49.

Згуровский К.А., Хен Г.В. Распределение скоплений углохвостой креветки в зависимости от гидрологических условий в северо-западной части Берингова моря // Морские промысловые беспозвоночные / Сб. науч. тр. М.: Изд-во ВНИРО. 1988. С.98–107.

Иванов Б.Г. Описание первой личинки дальневосточной креветки *Pandalus goniurus* // Зоологический журнал. 1965. Т. 44. № 8. С. 1255–1257.

Иванов Б.Г. Личинки некоторых дальневосточных креветок семейства Crangonidae (Crustacea, Decapoda) // Зоологический журнал. 1968. Т. 47. № 4. С. 534–540.

Иванов Б.Г. Биология северного шримса (*Pandalus borealis* Кг.) в Беринговом море и зал. Аляска // Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1969. Т. 65. С. 392–416.

Иванов Б.Г. Закономерности распределения северного шримса (*Pandalus borealis*) в Беринговом море и заливе Аляска // Океанология. 1967. Т. 7. Вып. 5. С. 920–926.

Иванов Б.Г. Личинки некоторых дальневосточных креветок в связи с их систематическим положением // Зоологический журнал. 1971. Т. L. Вып. 5. С. 657–665.

Иванов Б.Г. Географическое распространение северного шримса *Pandalus borealis* Кг. (Crustacea, Decapoda) // Тр. ВНИРО. 1972. Т. 77. С. 93–109.

Иванов Б.Г. Советские исследования по креветкам в 1958-1978 гг. в Северной Пацифике // Тез. докл. XIV Тихоокеанского науч. Конгресса, СССР, Ком. Ф. Секц. F III / Хабаровск. 1979. С. 221–223.

Иванов Б.Г. Международный симпозиум по креветкам-пандалидам // Зоологический журнал. 2001. Т. 80. № 1. С. 125–128.

Иванов Б.Г. Научное обеспечение российского промысла креветок на севере Тихого океана (история поисковых креветочных работ) // Тр. ВНИРО. 2005. Т. 144. С. 24–54.

Иванов Б.Г., Столяренко Д.А. Мониторинг запаса углохвостой креветки (*Pandalus goniurus*) в Беринговом море // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. М.: ВНИРО. 1992. С. 38–56.

Иванова Б.С., Витер И.В. Изучение и освоение Камчатки в XX веке (К 75-летию Акционерного Камчатского общества) : материалы XIX Крашенинник. чтений / Упр. культуры администрации Камч. обл., Камч. обл. науч. б-ка им. С. П. Крашенинникова. Петропавловск-Камчатский: КОНБ. 2002. 168 с.

Инструкция по количественной обработке морского сетного планктона. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 1982. 32 с.

Ильин А.В. Рельеф дна Камчатского залива // Тр. ИОАН СССР. 1961. Т. 50. С. 21–28.

Исупов В.В. Особенности распределения и некоторые черты биологии креветок Анадырского залива Берингова моря // Изв. ТИНРО. 1999. Т. 126. С. 120–129.

Калашников Б.К. Изучение биологии и запасов креветок северной части Охотского моря // Сб. отчетов лаборатории морских объектов. Охотскрыбвод. СВЦИЛ. 1984 (MS). 13 с.

Канаев В.Ф. Рельеф дна Кроноцкого залива // Тр. ИОАН СССР. 1959. Т. 36. С. 5-20.

Канаев В.Ф., Ларина Н.И. Подводный рельеф северо-курильского района // Тр. ИОАН

СССР. 1959. Т. 36. С. 158–168.

Карасева Е.М. Питание личинок североморской сельди и показатели его элективности // Питание и пищевые отношения рыб и беспозвоночных Атлантического океана. 1982. С. 9–14.

Карманов Г.Е. Некоторые особенности динамики западнокамчатских вод в период воспроизводства минтая // Экология и условия воспроизводства рыб и беспозвоночных дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана. Владивосток : ТИНРО. 1982. С. 3–10.

Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов : моногр. М.: Пищ. пром-сть, 1975. 432 с.

Карпенко В.И. О питании молоди тихоокеанских лососей в прибрежных водах Камчатки // Биология моря. 1979. № 5. С. 30–38.

Карпенко В.И. Кормовая база и питание молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) и кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в прибрежных водах Карагинского залива Берингова моря // Вопр. ихтиологии. 1981. Т.21. Вып.4. С.675–686.

Карпенко В.И. Морской период жизни тихоокеанского лосося // Рыбное хозяйство. 1982. № 4. С. 41–42.

Карпенко, В.И.; Максименко, В.В.; Пискунова, Л.В.; Шершнева, В.И. Роль молоди лососей в прибрежных экосистемах северо-востока Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана / Сб. научных трудов КамчатНИРО. 2002. С. 135–148.

Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л.: Наука. 1969. Т. 1. 657 с.

Кобликов В.Н., Долженков В.Н., Родин В.Е., Болдырев В.З., Солодовников С.А., Современное состояние ресурсов промысловых ракообразных (Decapoda) Дальневосточного бассейна России // Тезисы докладов VI Всероссийской конференции по промысловым беспозвоночным М.: Изд-во ВНИРО. 2002. С. 20–22.

Кобякова З.И. Зоогеографический обзор фауны Decapoda Охотского и Японского моря // Тр. Лен. общ-ва естествоиспытателей. 1936. Т. 65. Вып. 2. С. 185–228.

Ковалев А.В. Орудия и метод суммарного учета морского микро- и мезопланктона // Экология моря. 1980. Вып. 3. С. 61–64.

Ковалев А.В., Билева О.К., Морякова В.К. Комбинированный метод сбора и учета зоопланктона // Биология моря. 1977. №4. С. 78–82.

Коваль М.В. К вопросу о распространении длинноклювого шримса (*Paracrangon echinata* Dana) в прикамчатских водах на основании встречаемости его личинок // Тезисы докладов VIII международной конференции по раннему онтогенезу рыб и промысловых

беспозвоночных 19-23 апреля 2010 г. г. Светлогорск (Калининградская обл). Калининград. 2010. С. 51–52.

Кокорин А.О. Изменение климата: обзор Пятого оценочного доклада МГЭИК. М.: Всемирный фонд дикой природы (WWF). 2014. 80 с.

Колосова Е.Г., Куликов А.С., Угер Е.Г. О сопоставлении количественных данных различных размерных групп мезозoopланктона при параллельном отборе проб батометром и планктонной сетью // Биологические науки. 1987. №8. С. 92–98.

Константинов А.С. Общая гидробиология. Учебник для вузов. М.: Высшая школа. 1986. 472 с.

Константинов А.С., Пушкарь В.Я., Аверьянова О.В. Влияние колебаний абиотических факторов на метаболизм некоторых гидробионтов // Изв. РАН. Сер. биол. 2003. № 6. С. 728–734.

Краткое руководство по определению планктона северо-западной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 1990. 78 с.

Кузнецова Н.А. Питание некоторых планктоноядных рыб в Охотском море в летний период // Изв. ТИНРО. 1997. Т. 122. С. 255–275.

Кузнецова Н. А. Питание и пищевые отношения нектона в эпипелагиали Северной части Охотского моря. Диссертация на соиск. уч.ст. кандидата биологических наук. Владивосток, 2004. 316 с.

Кузнецова Н.А. Новые данные о питании молоди рыб в восточной части Чукотского моря // Известия ТИНРО. Т. 194. 2018. С. 139–152.

Кукса В.И. Гидрологическая характеристика вод северо-курильского района // Тр. ИОАН СССР. 1959. Т. 36. С. 191–214.

Куликова В. А., Корн О. М., Волвенко И. В., Калягина Е. Е., Колотухина Н. К. Меропланктон прибрежной зоны восточной Камчатки и Чукотки в летний период 1992 г. // Биология моря. 1996. Т. 22. № 6. С. 346–351.

Куликова В. А., Солохина Е. В., Саматов А. Д. Меропланктон Авачинской губы (Камчатка) // Биология моря. 2000. Т. 26. № 1. С. 3–10.

Кусморская А.П. Сезонные изменения планктона Охотского моря // Бюл. МОИП. 1940. Т. 49, вып. 3–4. С. 155–172.

Куцак О.С., Четвергов А.В., Лысенко В.Н., Фигуркин А.Л. 2001. Особенности распределения северной креветки *Pandalus borealis* у Западной Камчатки летом 1999-2000 гг. // Тез. докл. VIII съезда Гидробиол. о-ва РАН (Калининград, 16-23 сент. 2001 г.). Калининград. 2001. С. 51–52.

Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: «Высшая школа». 1980. 296 с.

Лаптиховский В. В. Правило Торсона-Расса: единый феномен или два независимых явления? // Биология моря. 2006. Том 32. № 3. С. 232–234.

Логвинович Д.Н. 1949. Питание трески в Охотском море у западных берегов Камчатки // Изв. Тихоокеан. НИИ рыбн. хоз-ва и океанографии. Т. 29. С. 139–158.

Лосенкова К.В., Седова Н.А. Весеннее распределение эвфаузиид (Crustacea: Euphausiacea) вблизи побережья Камчатки // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование. II Всероссийская научно-практическая конференция (15–18 марта 2011 г.) / Отв. за вып. Н.Г. Ключкова. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2011. С. 193–194.

Лоция Берингова моря. Часть I. Восточный берег Камчатки. 1959. 245 с.

Лубны-Герцык Е.А. Весовая характеристика основных представителей планктона Охотского и Берингова морей // ДАН СССР. 1953. Т. 91, № 4. С. 949–951.

Лубны-Герцык Е.А. Состав и распределение зоопланктона Охотского моря // Тр. ИОАН СССР. 1959. Т. 30. С. 68–99.

Лучин В.А. Диагностический расчет циркуляции вод Охотского моря в летний период // Тр. ДВНИГМИ. 1982. Вып. 96. С. 69–76.

Лучин В.А. Циркуляция вод Охотского моря и особенности ее внутригодовой изменчивости по результатам диагностических расчетов // Тр. ДВНИГМИ. 1987. Вып. 36. С. 3–13.

Лучин В.А., Лаврентьев В.М., Яричин В.Г. Гидрологический режим // Гидрометеорология и гидрохимия морей. СПб. : Гидрометеиздат. 1998. Т. 9: Охотское море. Вып. 1: Гидрометеорологические условия. С. 92–175.

Лучин В.А., Матвеев В.И. Межгодовая изменчивость термического состояния холодного подповерхностного слоя Охотского моря // Изв. ТИНРО. 2016. Т. 187. С. 205–216.

Лысенко В.Н. Биология северной креветки *Pandalus borealis* у побережья юго-западной Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. 2000. Вып 5. С. 126–133.

Макаров В.В. Фауна Decapoda Берингова и Чукотского морей // Исследования дальневосточных морей СССР. 1941. Т. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 111–163.

Макаров Р. Р. Личинки креветок, раков-отшельников и крабов западнокамчатского шельфа и их распределение. М.: Изд-во «Наука». 1966. 164 с.

Макаров Р. Р. Об укорочении личиночного развития у десятиногих ракообразных (Crustacea, Decapoda) // Зоологический журнал. 1968. Т. 47. Вып. 3. С. 348–359.

Макаров Р.Р. Разнос и распределение личинок десятиногих раков в планктоне западнокамчатского шельфа // Океанология. 1969. Т. IX. Вып. 24, С. 306–317.

Максименков В.В. Обеспеченность личинок пищей важный фактор мощности у корфокарагинской сельди // Тез. докл. по теории формирования численности пром. рыб. 1982. М. С. 211.

Максименков В.В. Питание и пищевые отношения молоди рыб, обитающих в эстуариях рек и побережье Камчатки: [науч. изд.] / В. В. Максименков. Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2007. 278 с.

Максименков В.В. Пищевые отношения личинок некоторых рыб в зал. Корфа // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24. Вып. 6. С. 972–978.

Марин И.Н. Малый атлас десятиногих ракообразных России. М.: Тов. науч. изд. КМК. 2013. 145 с.

Меновщиков В.А., Пятин О.Г. Тепловой баланс поверхности моря // Гидрометеорология и гидрохимия морей. СПб. : Гидрометеоиздат. 1998. Т. 9: Охотское море. Вып. 1: Гидрометеорологические условия. С. 76–91.

Микулич Л.В. Некоторые данные по питанию минтая // Изв. ТИНРО. 1949. Т. 29. С. 51–56.

Микулич Л.В. Питание камбал у берегов южного Сахалина и южных Курильских островов // Изв. ТИНРО. 1954. Т. 39. С. 136–235.

Микулич Л.В., Родионов Н.А. Весовая характеристика некоторых зоопланктеров Японского моря // Тр. ТОИ ДВНЦ АН СССР. 1975. № 9. С. 75–83.

Милейковский С.А. Типы личиночного развития морских донных беспозвоночных. Распределение, численность и экологическая роль их личинок в планктоне. Автореф. дисс. док. биол. наук. М. 1973. 41 с.

Милейковский С.А. Личинки донных беспозвоночных // Биология океана. 1977. Т. 1. М: Издательство «Наука». С. 96–106.

Милейковский С.А. Личинки морских донных беспозвоночных и их роль в биологии моря. М: Наука, 1985. 119 с.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Краткий курс общей экологии. Часть I: Экология видов и популяций. Учебник. Уфа: Изд-во БГПУ. 2011. 206 с.

Миронова Н.В. Питание и рост молоди тресковых рыб в прибрежной зоне Восточного Мурмана. Изд-во АН СССР. 1956. 99 с.

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

Михайлова О.Г. Распределение и динамика уловов северной креветки *Pandalus borealis* в зимне-весенний период у юго-западного побережья Камчатки // Исследования водных

биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2014. Вып. 34. С. 22–28.

Михайлова О.Г. Биология северной креветки *Pandalus eous* Makarov, 1935, обитающей у берегов Западной Камчатки. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Петропавловск-Камчатский. 2017. 138 с.

Моисеев П.А. Биологические ресурсы Мирового океана: моногр. М. : Пищ. пром-сть, 1969. 337 с.

Морошкин К.В. Водные массы Охотского моря : монография. М. : Наука 1966. 68 с.

Моря России. Чукотское море. <https://geographyofrussia.com/morya-rossii-chukotskoe-more/>

Мурашева М.Ю., Седова Н.А. Распределение мизид в северо-западной части Тихого океана // Актуальные проблемы биологических наук / Материалы I межрегиональной молодежной школы-конференции. Владивосток: «Русский остров». 2013. С. 192–195.

Мурашева М.Ю., Седова Н.А. Определитель мизид (Crustacea: Mysida) сублиторали и эпипелагиали прикамчатских и сопредельных вод // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2016. № 4. С. 62–71.

Мурашева М.Ю., Седова Н.А., Фролова Е.О. Распределение мизид над шельфом западной Камчатки // Наука и образование – 2013 / Материалы открытой научно-теоретической конференции (20–22 февраля 2013 г.)ю Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. 2013. С. 33–35.

Мясников В. Г. Состав декапод в Олюторо-Наваринском районе Берингова моря и закономерности его пространственной изменчивости // Материалы всероссийской конференции «Наука Северо-Востока России – начало века». Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 2005. С.303–305.

Напазаков В.В. Питание и пищевые отношения рыб донных ихтиоценозов западной части Берингова моря: Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИПРО-центр. 2003. 184 с.

Напазаков В.В., Чучукало В.И. Пищевые отношения и трофический статус массовых видов рогатковых (Cottidae) в западной части Берингова моря в осенний период // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 43. № 2. С. 200–208.

Незлин Н.П., Мусаева Э.И., Дьяконов В.Ю. Оценка запасов планктона в западной части Берингова и Охотском морях // Океанология. 1997. Т. 37, № 3. С. 408–413.

Никифоров Е.Г., Шпайхер А.О. Закономерности формирования крупномасштабных колебаний гидрологического режима Северного Ледовитого океана. Гидрометеиздат. Ленинград. 1980 г. 268 с.

Николотова Л.А. Питание и пищевые взаимоотношения донных рыб западно-камчатского шельфа: Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 1977. 259 с.

- Никольский Г.В. Вид и видообразование. М.: Знание. 1962. 48 с.
- Никольский, Г.В. Теория динамики стада рыб. Изд-во "Пищевая промышленность", 1974. 447 с.
- Одум Ю. Экология: В 2-х томах. Т. 1. Пер. с англ. М.: Мир, 1986а. 376 с.
- Одум Ю. Экология В 2-х томах. Т. 2. Пер. с англ. М.: Мир, 1986б. 325 с.
- Перцева-Остроумова Т.А. Размножение и развитие дальневосточных камбал. М.: Изд-во АН СССР. 1961. 484 с.
- Петряшев В.В. Отряд Мизиды – Mysidacea В кн.: Биота российских вод Японского моря Т. 1. Ч. 1. Ракообразные (ветвистоусые, тонкопанцирные, мизиды, эвфаузиды и морские пауки). Под ред. О.Г. Кусакина. Владивосток: Дальнаука. 2004. С. 107–128.
- Петряшев В.В., Погодин А.Г. Отряд Эвфаузииды – Euphausiacea. В кн.: Биота российских вод Японского моря (под ред. акад. О.Г. Кусакина). Владивосток, Дальнаука. 2004. С. 97–107.
- Пискунова Л.В. 1982. Межгодовая изменчивость численности гипериид и эвфаузиид в прикамчатских водах Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 106. С. 97–101.
- Пищальник В.М., Архипкин В.С. Сезонные вариации циркуляции вод на охотоморском шельфе острова Сахалин // Гидрометеорологические и экологические условия дальневосточных морей: оценка воздействия на морскую среду : Тр. ДВНИГМИ. 1999. Темат. вып. № 2. С. 84–95.
- Погодин А.Г. Сравнение уловистости эвфаузиид двумя планктонными сетями // Экология моря. 1980. № 3. С. 69–73.
- Покровская И.С. Питание личинок сахалинской сельди // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1957. Т. 44. С. 39-56.
- Полтаруха О.П., Корн О.М. Атлас-определитель личинок усоногих раков (Cirripedia: Thoracica) прибрежных вод России. Товарищество научных изданий КМК. 2008. 152 с.
- Пономарева Л. А. К вопросу о доступности кормовых организмов для рыб // Тр. ИОАН СССР. 1963. Т. 71. С. 72–80.
- Пономарева Л.А. Зоопланктон залива Анива // Тр. ИОАН СССР. 1961. Т. 51. С. 103–111.
- Пономарева Л.А. О сезонных изменениях зоопланктона пролива Лаперуза // Тр. ИОАН СССР. 1954. Т. 11. С. 258–263.
- Пономарева К. А, Седова Н. А. Численность и распределение *Neocalanus cristatus* (Copepoda, Calanoida) в прикамчатских водах весной 2001, 2002 гг. // «X региональная конференция по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии студентов, аспирантов ВУЗов и научных организаций дальнего Востока России» (Владивосток, 15-18 марта 2011 г). 2011. С. 202.
- Попова В.П. О распределении камбалы-калкан в Черном море // Тр. ВНИРО. 1954. Т. 28.

С. 151–159.

Прудковский А.А. Избирательность питания гидромедузы *Aglantha digitale* (Hydrozoa, Trachymedusae) в Белом море // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 11. С. 1294–1302.

Путов В.Ф., Шевченко Г.В. Анализ инструментальных наблюдений на шельфе северо-западной части Охотского моря // Динамические процессы на шельфе Сахалина и Курильских островов. Южно-Сахалинск. 2001. С. 36–47.

Пущина О.И., Соломатов С.Ф., Борисов Б.М. Особенности питания тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*, минтая *Theragra chalcogramma* и южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в зал. Петра Великого (Японское море) в летний период // Известия ТИНРО. 2014. Т. 176. С. 189–200.

Рекомендации по экспресс-обработке сетного планктона в море. А.Ф. Волков. – Владивосток, ТИНРО. 1984. 31 с.

Ростов И.Д., Дмитриева. Е.В., Воронцов А.А. Тенденции климатических изменений термических условий в прибрежных акваториях западной части берингова моря и в прилегающих районах за последние десятилетия // Изв. ТИНРО. 2018. Т. 193. С. 167–182.

Самко Е.В., Глебова С.Ю., Петрук В.М. Межгодовая изменчивость циркуляции вод Охотского моря у западного побережья Камчатки в весенний период // Метеорология и гидрология. 2004. № 12. С. 63–70.

Седова Н.А. Распределение личинок креветок на шельфе Западной Камчатки летом 1999 г. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей / Материалы III научной конференции 27-28 ноября 2002 г. Петропавловск-Камчатский. 2002. – С. 229–231.

Седова Н.А. Распределение амфипод (Crustacea: Amphipoda) в пелагиали Западной Камчатки в 1999 и 2001 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей / Материалы IV научной конференции 18-19 ноября 2003 г. г. Петропавловск-Камчатский. 2003. С. 204–208.

Седова Н.А. Распределение личинок креветок в районе западнокамчатского шельфа в 1999 и 2001 гг. // Вопросы рыболовства. 2004а. Т. 5. №2(18). С. 193–205.

Седова Н.А. Распределение веслоногих рачков из семейства Aetideidae (Copepoda, Calanoida) в прикамчатских водах в апреле 2001, 2002 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей / Материалы V научной конференции 22-24 ноября 2004 г., г. Петропавловск-Камчатский. 2004б. С. 241–243.

Седова Н.А. Личинки промысловых ракообразных в районе шельфа Западной Камчатки. Тезисы докладов IX Всероссийской конференции по проблемам рыбопромыслового прогнозирования, г. Мурманск, 19-21 октября 2004 г. Изд-во ПИНРО, г. Мурманск. 2004в. С. 177–179.

Седова Н.А. Весеннее распределение малочисленных батипелагических видов копепод подотряда Calanoida (Crustacea: Copepoda) в прикамчатских водах. Материалы всероссийской конференции «Наука Северо-Востока России – начало века». Магадан, 26-28 апреля 2005 г. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 2005а. С. 353–356.

Седова Н.А. Распределение эвфаузиид (Crustacea: Euphausiacea) в восточной части Охотского моря в 1999-2002 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей / Материалы VIII научной конференции 29-30 ноября 2005 г., г. Петропавловск-Камчатский. 2005б. С. 174–177.

Седова Н.А. Особенности морфологии и весеннего распределения *Pleuromamma scutullata* Brodsky 1950 и *P. abdominalis* (Lubbock 1856) (Copepoda, Calanoida, Metridinidae) в прикамчатских водах // Зоол. ж. 2006. Т. 85. № 6. С. 682–690.

Седова Н.А. 2007. Морфологическая изменчивость некоторых видов батипелагических копепод (Copepoda: Calanoida) в прикамчатских водах. / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы VIII международной научной конференции 27-28 ноября 2007 г., г. Петропавловск-Камчатский. 2007. С.270–273.

Седова Н.А. Морфологическая изменчивость *Bradyidius pacificus* (Copepoda, Aetideidae) из восточной части Охотского моря // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей / Материалы IX научной конференции 25-26 ноября 2008 г., г. Петропавловск-Камчатский. 2008. С. 234–237.

Седова Н.А. Морфологическая изменчивость *Racovitzanus antarcticus* (Copepoda: Scolecithricidae) из прикамчатских вод // Чтения памяти академика К.В.Симакова / Тезисы докл. Всеросс. науч. конференции. 25-27 ноября 2009 г. Магадан. 2009а. С. 201–202.

Седова Н.А. Морфологическая изменчивость конечностей *Heterorhabdus tanneri* (Copepoda, Heterorhabdidae) из северо-восточной части Тихого океана // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей / Материалы X научной конференции 17-18 ноября 2009 г., г. Петропавловск-Камчатский. 2009б. С. 247–250.

Седова Н.А. Морфологическая изменчивость батипелагических копепод из семейства Heterorhabdidae из прикамчатских вод / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы XIII международной научной конференции, посвященной 75-летию со дня рождения известного отечественного специалиста в области лесоведения, ботаники и экологии д.б.н. С. А. Дыренкова. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2012. С. 202–206.

Седова Н.А. Морфологическая характеристика *Neocrangon communis* и *Mesocrangon intermedia* (Decapoda, Crangonidae) из северо-западной части Тихого океана // Чтения памяти академика К. В. Симакова / Материалы докладов Всероссийской научной конференции

(Магадан, 26-28 ноября 2013 г.); (отв. ред. И.А. Черешнев); редкол. Н.А. Горячев и др. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 2013а. С. 169–170.

Седова Н.А. Систематическое положение обыкновенного шримса на основании особенностей морфологии личинок // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей / Тезисы докладов XIV международной научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения известного дальневосточного ученого, д.б.н., профессора В.Я. Леванидова. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2013б. С. 281–284.

Седова Н.А. Экологическая классификация каридных креветок (Decapoda, Caridea) из прикамчатских вод по типу личиночного развития // Вестник Камчатского государственного технического университета [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. 2019а. № 48. С. 104–114.

Седова Н.А. Морфология и экология личинок каридных креветок морских вод Камчатки и Чукотки – Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2019б. – 180 с.

Седова Н.А., Андронов П.Ю. Качественный состав и горизонтальное распределение личинок креветок в северо-западной части Берингова моря летом 2010 г. // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2013. №1. С. 30–38.

Седова Н.А., Григорьев С.С. Изучение кормового зоопланктона в Охотском море // Рыбохозяйственные исследования Мирового океана / Материалы III Международной научной конференции. Владивосток, 18-20 мая 2005 г. Часть I. Владивосток, Дальрыбвтуз. 2005. С. 162–164.

Седова Н.А., Григорьев С.С. Сравнение результатов ловов зоопланктона большой сетью Джели и ихтиопланктонной сетью ИКС-80 // Труды Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН. Вып. IV. Петропавловск-Камчатский. Камчатский печатный двор. Книжное издательство. 2006. С. 85–94.

Седова Н.А., Григорьев С.С. Морфология и весеннее распределение *Candacia columbiae* (Copepoda, Candaciidae) из прикамчатских вод // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 11. С. 1303–1312.

Седова Н.А., Григорьев С.С. Морфологическая изменчивость *Pleuromamma scutullata* (Copepoda, Metridinidae) из прикамчатских вод // Зоологический журнал. 2010. Т. 89. № 6. С. 663–674.

Седова Н.А., Григорьев С.С. Морфологическая изменчивость *Racovitzanus antarcticus* (Copepoda: Scolecithricidae) из прикамчатских вод // Зоологический журнал. 2011. Т. 90. № 5. С. 532–542.

Седова Н.А., Григорьев С.С. Распределение личинок креветок в районе юго-восточного побережья Камчатки весной 2009 года // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2013а. № 3. С. 77–86.

Седова Н.А., Григорьев А.С. Особенности морфологии и изменчивость *Heterorhabdus tanneri* (Copepoda, Heterorhabdidae) из прикамчатских вод // Зоологический журнал. 2013б. Т. 92. № 1. С. 11–23.

Седова Н.А., Григорьев С.С. Особенности морфологии личинок *Mesocrangon intermedia* и *Neocrangon communis* (Decapoda: Crangonidae) из северо-западной части Тихого океана // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 4. С. 414–428.

Седова Н.А., Григорьев С.С. Ключ для идентификации семейств и стадий развития личинок креветок (Decapoda, Caridea) из прикамчатских и сопредельных вод // Вестник КамчатГТУ. 2016. № 37. С. 77–84.

Седова Н.А., Григорьев С.С. Определитель личинок креветок семейства Crangonidae (Decapoda, Caridea), проходящих неукороченное развитие в прикамчатских водах // Вестник КамчатГТУ. 2017а. № 39. С. 65–73.

Седова Н.А., Григорьев С.С. Ключ к определению личинок креветок семейства Pandalidae (Decapoda, Caridea) из планктона прикамчатских вод // Вестник СВНЦ. 2017б. № 4. С.111–120.

Седова Н.А., Григорьев С.С. Распределение и численность личинок креветок у юго-восточного побережья Камчатки // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование / Материалы VIII Всероссийской научно-практической конференции, посвящённой 75-летию рыбохозяйственного образования на Камчатке (12–14 апреля 2017 г.). Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. 2017в. С. 169–172.

Седова Н.А., Григорьев С.С. Андронов П.Ю. Распределение личинок креветок в северо-западной части Берингова моря в 2010 г. // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование / Материалы VII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием (22–24 марта 2016 г.): в 2 ч. (отв. за Вып. В.И. Карпенко). Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. 2016. С. 130–134.

Седова Н.А., Мурашева М.Ю. Новые данные по фауне мизид (Crustacea, Mysidacea) прикамчатских вод // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Сборник научных трудов. 2014. Выпуск 35. г. Петропавловск-Камчатский, КамчатНИРО. С. 107–112.

Седова Н.А., Мурашева М.Ю., Григорьев С.С. Характеристика многочисленных видов мизид (Crustacea, Mysidacea) из прикамчатских и смежных вод // Вестник КамчатГТУ. 2016а. № 35. С. 65–73.

Седова Н.А., Мурашева М.Ю., Григорьев С.С. Характеристика некоторых малочисленных и редко встречаемых видов мизид (Crustacea, Mysidacea) из прикамчатских и смежных вод // Вестник КамчатГТУ. 2016б. № 36. С. 79–87.

Седова Н.А., Мурашева М.Ю., Фролова Е.А. Видовой состав мизид (Crustacea, Mysidacea) в прикамчатских водах // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей / Материалы XIII международной научной конференции, посвященной 75-летию со дня рождения известного отечественного специалиста в области лесоведения, ботаники и экологии д.б.н. С.А. Дыренкова. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2012. С. 206–208.

Седова Н.А., Лосенкова К.В. Особенности морфологии *Thysanoessa inermis* (Crustacea, Euphausiacea) из северо-западной части Тихого океана // Материалы Дальневосточной региональной конференции, посвященной памяти А.П. Васьковского и в честь его 100-летия (Магадан, 22-24 ноября 2011 г.) «Геология, география, биологическое разнообразие и ресурсы Северо-Востока России». Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 2011. С. 159–160.

Седова Н.А., Лосенкова К.В. Морфологическая изменчивость четырех видов эвфаузиид рода *Thysanoessa* Brandt, 1851 из прикамчатских вод // Биология моря. 2012. Том 38. № 6. С. 462–470.

Седова Н.А., Насонова Н.Е. Культивирование бокоплава *Locustogammarus locustoides* (Brandt, 1851) в непроточной морской воде // Вестник КамчатГТУ. Петропавловск-Камчатский: изд. КамчатГТУ. 2014. Вып. 29. С. 75–89.

Седова Н.А., Пташкина Е.М. Распределение личинок креветок в восточной части Охотского моря в июне-июле 2015 г // Вестник камчатского государственного технического университета. [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. 2018. № 46. С. 101–113.

Седова Н.А., Тепнин О.Б. Экология и распределение личинок каридных креветок у юго-восточных берегов Камчатки // Вестник Камчатского государственного технического университета [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. 2019. Вып. 47. С. 96–108.

Скалкин В. А. Питание камбал в юго-восточной части Берингова моря // Советские рыбохозяйственные исследования в северо-восточной части Тихого океана. Владивосток, 1963. Вып. 1. С. 223–238.

Скалкин В.А. Бентос зал. Терпения, его значение в питании и распределении желтоперой камбалы // Изв. ТИНРО. 1960. Т. 56. С. 145–187.

Слизкин А.Г. Атлас-определитель крабов и креветок дальневосточных морей России. Владивосток: ТИНРО-центр, 2006. 216 с.

Слизкин А. Г., Букин С. Д., Слизкин А. А. Четырехугольный волосатый краб (*Erimacrus isenbeckii*) северокурильского шельфа: биология, распределение, численность // Известия Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра. Владивосток, 2001. Т. 128. Ч. 2. / Биология, состояние запасов и условия обитания промысловых гидробионтов ДВ морей. С. 554–570.

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. Замечания о распространении и морфологической изменчивости пяти видов рода *Argis* (Crustacea, Decapoda, Crangonidae) в Охотском и Японском морях // Зоол. журн. 2001а. Т. 80. №9. С. 1050–1065.

Соколов В.И. Особенности биологии полосатой креветки (*Pandalus dispar*) в западной части Берингова моря // Зоологический журнал. 2001б. Том 78. № 6. С. 656–664.

Соколова М.Н. Питание некоторых видов дальневосточных Crangonidae // Тр. ИОАН СССР. 1957. Т. 23. С. 270–285.

Степановских А.С. Экология. 2003. <http://bugabooks.com/book/301-yekologiya>

Судник С.А. Экологические аспекты репродуктивных стратегий креветок. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Калининград, 2008. 25 с.

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.

Тимонин А.Г. Замыкающиеся планктонные сети для вертикальных ловов зоопланктона // Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М.: Наука. 1983. С.158–172;

Тихий океан. Метеорологические условия над Тихим океаном. М.: Наука, 1966. 398 с.

Токранов А.М. Питание рогатковых рыб рода *Gymnacanthus* Swainson (Cottidae) прикамчатских вод // Вопросы ихтиологии. 1985. Т. 25. № 3. С. 433–437.

Турпаева Е.П. Питание некоторых донных беспозвоночных Баренцова моря // Зоол. журн. 1948. Т. 27. №. 8. С. 503–512.

Тутубалин В.Н., Угер Е.Г., Виноградов М.Е., Флинт М.В., Шушкина Э.А. Некоторые статистические модели сравнения уловистости батометров и планктонных сетей // Океанология. 1987. Т. 27. Вып. 3. С. 507–513.

Удинцев Г.Б. Происхождение рельефа дна Охотского моря // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1955. Т. 13. С. 3–76.

Удинцев Г.Б. Тихий океан. Геоморфология и тектоника дна Тихого океана. М.: Наука, 1972. 396 с.

Урбах В.Ю. Биометрические методы. М., «Высшая школа». 1964. 416 с.

Ушаков П.В. Фауна Охотского моря и условия её существования. М.: Издательство АН СССР, 1953. 461 с.

Фигуркин А.Л. Ледовитость как индикатор термического состояния придонных вод северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 2006. Т. 145. С. 259–270.

Фигуркин А.Л. Океанологические условия шельфа и склона Охотского моря в холодную

половину года и их влияние на нерест минтая : дис. ... канд. геогр. наук. Владивосток, 2004. 157 с.

Фигуркин А.Л., Жигалов И.А., Ванин Н.С. Океанологические условия в Охотском море в начале 2000-х гг. // Изв. ТИНРО. 2008. Т. 152. С. 240–252.

Фигуркин А.Л., Жигалов И.А., Лобода С. В. Особенности гидрометеорологических условий Охотского моря в 2004 г. <http://dspace.vniro.ru/bitstream/handle/123456789/50931>

Фридлянд И.Г. Размножение сельди у юго-западного берега Сахалина // Изв. ТИНРО. 1951. Т. 35. С. 105–145.

Харитонов О.И. О поведении и распределении охотской нагульной сельди в 1961–1962 гг. // Изв. ТИНРО. 1967. Т. 61. С. 205–210.

Хен Г.В., Ванин Н.С., Фигуркин А.Л. Особенности гидрологических условий в северной части Охотского моря во второй половине 90-х гг. // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 130. С. 24–43.

Цветкова Н.Л. Прибрежные гаммариды северных и дальневосточных морей СССР и сопредельных вод. Изд-во «Наука». Ленингр. отд. 1975. 257 с.

Чернова Н.М., Былова А.М. Общая экология. Учебник. М.: Дрофа, 2004. 448 с.

Чернышева Э.Р. Материалы по сырому весу массовых форм зоопланктона прибрежных вод Сахалина // Изв. ТИНРО. 1973. Т. 91. С. 106–109.

Чернявский В.И. Циркуляционные системы Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1981. Т. 105. С. 13–19.

Чернявский В.И., Бобров В.И., Афанасьев Н.Н. Основные продуктивные зоны Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1981. Т. 105. С. 20–25.

Чернявский В.И., Жигалов И.А., Матвеев В.И. Океанологические основы формирования зон высокой биологической продуктивности Охотского моря // Охотское море / Гидрометеорология и гидрохимия. Проект “Моря”. Т. 9. Вып. 2. Л. : Гидрометеоиздат, 1993. С. 157–160.

Численко Л.Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела (морской мезобентос и планктон). Изд-во «Наука». Ленинград. 1968. 109 с.

Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях. Монография. Владивосток: ТИНРО-Центр. 2006. 484 с.

Чучукало В.И., Лапко В.В., Кузнецова Н.А. Питание донных рыб на шельфе и материковом склоне северной части Охотского моря летом 1997 года // Изв. ТИНРО. 1999б. Т. 126. С. 24–27.

Чучукало В.И., Надточий В.А., Шебанова М.А. Заспределение и питание углохвостого чилима в Олюторском заливе в сентябре 2001 г. // Вопросы рыболовства. 2003. Т. 4. № 1(3). С. 64–73.

Чучукало В.И., Напазаков В.В., Борисов Б.М., Самко Е.В. Сезонное распределение и некоторые черты биологии массовых видов гипериид пелагиали Охотского моря и прилежащих вод Тихого океана // Изв. ТИНРО. 1999а. Т. 126. С.529–551.

Чучукало В.И., Шебанова М.А. Характеристика питания некоторых массовых видов креветок в Охотском море весной 2002 г. // Изв. ТИНРО. 2003. Т. 133. С. 190–196.

Чучукало В.И., Шебанова М.А. Питание некоторых массовых видов креветок в Охотском море // Известия ТИНРО. 2008. Т. 153. С. 312–316.

Шагинян Э.Р., Иванов П.Ю., Михайлова О.Г. Состояние и перспективы освоения запасов промысловых ракообразных в прикамчатских водах. Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2012. Вып. 25. С. 123–144.

Шадрин А.М. Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых (Osmeridae) Дальнего Востока. I. Зубастая корюшка *Osmerus mordax dentex* // Вопр. ихтиол. 1988. Т. 28(1). С. 76–87.

Шунтов В.П. Биологические ресурсы Охотского моря: моногр. М. : Агропромиздат, 1985. 224 с.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО–центр. Т. 1. 2001. 580 с.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. Т. 2 : моногр. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2016. 604 с.

Шунтов В.П. Управление биологическими ресурсами– это пока все еще мечта, а не реальность// Изв. ТИНРО. 2004. Т. 137. С. 232–240.

Шунтов В.П., Борец Л.А., Дулепова Е.П. Некоторые результаты экосистемных исследований биологических ресурсов дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. 1990а. Т. 111. С. 3–26.

Шунтов В.П., Бочаров Л.Н., Дулепова Е.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Волвенко И.В., Мельников Е.В., Надточий В.А. Результаты мониторинга экосистемного изучения биологических ресурсов дальневосточных морей России (1998-2002 гг.) // Известия ТИНРО. 2003. Том 132. С. 3–26.

Шунтов В.П., Волвенко И.В., Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Шершенков С.Ю., Старовойтов А.Н. Новые данные о состоянии пелагических экосистем Охотского и Японского морей // Изв. ТИНРО. 1998а. Т. 124. С. 139–177.

Шунтов В.П., Горбатенко К.М., Надточий В.В., Кузнецова Н.А., Самко Е.В., Зяблицкая Т.А. Современное состояние эпипелагических сообществ северо-восточной части Охотского моря // Биология моря. 1998б. Т. 24. № 2. С. 96–102.

Шунтов В.П., Свиридов В.В. Экосистемы Берингова моря на рубеже 20 и 21-го веков // Известия ТИНРО. 2005. Том 142. С. 3–29.

Энциклопедия. <http://knowledge.su/b/beringovo-more>

Юрьев Д.Н. Углохвостая креветка *Pandalus goniurus* (Stimpson, 1860) и шримс-медвежонок шипастый *Sclerocrangon salebrosa* (Owen, 1839) — перспективные объекты промысла в северо-западной части Татарского пролива // Отчетная сессия ХфТИНРО по результатам научных исследований 2010 года / Материалы докладов. Хабаровск, 2011. С. 85–93.

Юрьев Д.Н., Поваров А.Ю., Лукьянов В.С. Распределение, запасы, особенности биологии углохвостой креветки *Pandalus goniurus* и первые результаты ее специализированного промысла в Татарском проливе // Известия ТИНРО. 2016. Т. 184. С. 105–119.

Aarset A.V., Aunaas T. Osmotic responses to hyposmotic stress in the amphipods *Gummarus wilkitzkii*, *Onisimus glacialis* and *Parathemisto libellula* from Arctic Waters // Polar Biol. 1987. Vol. 7. P. 189–193.

Ahlstrom E.H. Remarkable movement of oil globules in eggs of bathylagid smelts during embryonic development // J. Mar. Biol. Assoc. India. 1969. Vol. 11. P. 206–217.

Allen J.A. On the biology of *Pandalus borealis* (Kroyer) with reference to a population of the Northumberland coast // Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom. 1959. Vol. 38. P. 189–220.

Allen J. A. On the biology of *Crangon allmanni* Kinahan in Northumberland waters // Journal of Marine Biological Association of the UK. 1960. Vol. 39. P. 481–508.

Amara R., Paul C. Seasonal patterns in the fish and epibenthic crustaceans community of an intertidal zone with particular reference to the population dynamics of plaice and brown shrimp // Estuarine and Coastal Shellfish Science. 2003. Vol. 56. P. 807–818.

An Illustrated Guide to Marine Plankton in Japan. Ed. by M. Chihara & M. Maurano. Tokai University Press. 1997. Tokyo, Japan. 1574 p.

Anderson P.J. Pandalid Shrimp as Indicators of Ecosystem Regime Shift // J. North. Atl. Fish. Sci., 2000. Vol. 27. P. 1–10.

Angel M.P. Life in the benthic boundary layer: connections to the mid-water and sea floor // Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. A. 1990. Vol. 331. P. 15–28.

Anger K. Influence of starvation on moult cycle and morphogenesis of *Hyas araneus* larvae (Decapoda: Majidae) // Helgolander Meeresunters. 1984. Vol. 38. P. 21–33.

Anger K. Changes of respiration and biomass of spider crab (*Hyas araneus*) larvae during starvation // Mar. Biol. 1986. Vol. 90. P. 261–269.

Anger K. The Biology of Decapod Crustacean Larvae // Biologische Anstalt Helgoland, Stiftung Alfred Wegener Institut für Polar und Meeresforschung, 27498. Helgoland, Germany. 2001. 417 p.

Anger K., Dawirs R.R. Influence of starvation on the larval development of *Hyas araneus* (Decapoda, Majidae) // Helgoländer Meeresuntersuchungen. September 1981, Volume 34, Issue 3, pp 287–311.

Anger K., Dawirs R.R., Anger V., Costlow J.D. Effects of early starvation periods on zoeal development of brachyuran crabs // Biol. Bull. mar biol. Lab., Woods Hole. 1981. Vol. 161. 199–212.

Anger K., Schultze K. Larval Growth Patterns in the Aesop Shrimp *Pandalus Montagu* // Journal of Crustacean Biology. Volume 17, Issue 3, 1. July 1997. P. 472–479.

Apollino S., Dunton E.E., Jr. The northern shrimp, *Pandalus borealis*, in the Gulf of Maine // Completion Rept., 1969. ME Dept. Sea and Shore Fisheries, Proj. 3-12-R. 81 p.

AquaMaps Data sources. <https://www.aquamaps.org/>

Armstrong D.A., Incze L.S., Wencker D.L., Armstrong J.L. Distribution and abundance of Decapod Crustacean larvae in the southeastern Bering Sea with emphasis on commercial species // Final Report Outer Continental Shelf Environmental Assessment Program Research Unit. 1981. Vol. 609. P. 479–878.

Aschan M. Spatial variability in length frequency and growth of shrimp (*Pandalus borealis* Kroyer 1838) in the Barents Sea // Journal of Northwest Atlantic Fishery Science. 2000. Vol. 27. P. 93–105.

Aschan M., Godo O.R. Evaluation of the shrimp (*Pandalus borealis*) stock at Flamish Cap (NAFO Div. 3M) based on an area comparison // Northwest Atlantic Fisheries Organization Scientific Counsel Studies. 1997. Vol. 32. P. 37–43.

Attrill M.J., Power M. Effects on invertebrate populations of drought-induced changes in estuarine water quality // Marine Ecology Progress Series. 2000. Vol. 203. P. 133–143.

Auel H., Harjes M., Rocha R., Stubing D. Lipid biomarkers indicate different ecological niches and trophic relationships of the Arctic hyperiid amphipods *Themisto abyssorum* and *T. libellula* // Polar Biol. 2002. Vol. 25. P. 374–383.

Bailey K.M., Houde E. Predation on Eggs and Larvae of Marine Fishes and the Recruitment Problem // Advances in Marine Biology. 1989. Vol. 25. P. 1–83.

Barr L. Alaska's fishery resources: the shrimp // U.S. Department of the Interior Fish and Wildlife Service / Fishery Leaflet. 1970. No. 631. 10 p.

Barracough W.E., Fulton J.D. Data record: Food of larval and juvenile fish caught with a surface trawl in Saanich Inlet during June and July 1966 // Fish. Res. Board Can. MS Rep. Ser. 1968. No 1003. 78 p.

Baxter R., Hieb K., DeLeón S., Fleming K., Orsi J. Report on the 1980-1995 fish, shrimp, and crab sampling in the San Francisco Estuary, California // Interagency Ecological Program Technical Report. 1999. No 63. Sacramento (CA): California Department of Water Resources. P. 1–490.

Bechmann R.K., Lyng, E., Westerlund S., Bamber S., Berry M., Arnberg M., Kringstad A., Calosi P., Seear P.J. Early life stages of Northern shrimp (*Pandalus borealis*) are sensitive to fish feed containing the anti-parasitic drug diflubenzuron // *Aquatic Toxicology*. 2018. Volume 198, May 2018. P. 82–91.

Bergström B. I. The biology of *Pandalus* // *Adv. Mar. Biol.* 2000. No 38. P. 55–245.

Berkeley A.A. Mating and oviposition in *Pandalus danae* // *The Can. Field-Nat.* 1931. No 45(5). P. 107–108.

Berkeley A.A. The post-embryonic development of the common Pandalids of British Columbia // *Contrib. Can. Biol. Fish.* 1930. V. 6. P. 79–163.

Beukema J.J. Long-term and recent changes in the benthic macrofauna living on tidal flats in the western part of the Wadden Sea // *Ophelia*. 1992. No 26. P. 55–64.

Beverton R.J.H. Long-term dynamics of certain North Sea fish populations. In: *The exploitation of natural animal populations*, ed. E.D. LeCren and M.W. Holdgate. 1962. Oxford: Blackwell. P. 249–252.

Bigford T.E. Effect of several diets on survival, development time, and growth of laboratory reared spider crab, *Libinia emarginata* larvae // *U.S. National Marine Fisheries Service / Fishery Bulletin*. 1978. No 76. P. 59–64.

Birstein J. A., Winogradow. New data on the fauna of decapods Crustacea of the Bering Sea. *Zool. Journal*, 1953. V. 32 (3). H. 205–228.

Blahudka S., Turkay M.A. population study of the shrimp *Crangon allmanni* in the German Bight // *Helgoland Marine Research*. September 2002. Volume 56. Issue 3. P 190–197.

Boddeke R., Driessen G., Doesburg W., Ramaekers G. Settlement and growth of brown shrimp (*Crangon crangon*) in a coastal area // *ICES CM 1985/K 16*. 1985. 8 p.

Boden B.P. The post-naupliar stages of the crustacean, *Euphausia pacifica* // *Trans. Am. Microsc. Soc.* 1950. No 69. P. 373–386.

Boden, B.P. The egg and larval stages of *Nyctiphanes simplex*, a euphausiid crustacean from California // *Proc. Zool. Soc. London*. 1951. 515–527.

Boehm P.D., Fiest D.L. Hydrocarbon Biogeochemistry – Biological and Chemical Survey of Texoma and Capline Sector Salt Dome Brine Disposal Sites off Louisiana // *Final Report, National Oceanic and Atmospheric Administration* // Contract No 03-78-D08-022. National Marine Fishery Servis. 1980. Galveston, Texas. P. 1–326.

Bookhout C.G. Salinity effects on the larval development of *Pagurus bemhardus* (L.) reared in the laboratory // *Ophelia*. 1964. No 1. P. 275–284.

Bookhout C.G., Costlow J.D., Jr. Nutritional effects of *Artemia* from different locations on larval development of crabs // *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 1970. No 20. P. 435–442

Bracken H.D., De Grave S., Felder D.L. Phylogeny of the infraorder Caridea based on nuclear and mitochondrial genes (Crustacea: Decapoda). In J.W. Martin, K.A.Crandall, D.L. Felder, eds. Decapod Crustacean phylogenetics (Crustacean issues 18). 2009. CRC Press, Boca Raton. P. 274–300.

Brick R.W. Effect of water quality, antibiotics, phytoplankton and food on survival and development of larvae of *Scylla serrata* (Crustacea: Portunidae) // Aquaculture. 1974. No 3. P. 231–244.

Broad A.C. The relationship between diet and larval development of *Palaemonetes* // Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory, Woods Hole, Mass. 1957. No 112. P. 162–170.

Broad A.C., Hubschman J.H. A comparizon of larvae and larval development of species of Eastern US *Palaemonetes* with special reference to the development of *Palaemonetes intermedius* Houlthuis // Am. Zool. 1962. No 2. P. 394–395.

Broad A.C., Hubschman J.H. The larval devepoment of *Palaemonetes kadiarensis* M.J. Rathbun in the laboratory // Trans. Am. microsc. Soc. 1963. No 82. P. 185–197.

Butler T.N. A review of the biology of the pink shrimp, *Pandalus borealis* Krgyer 1838 // Can. Fish. Rep. 1971. No 17. P. 17–24.

Butler T.H. Shrimps of the pacific coast of Canada // Can. Bull. Fish. Aquat Sci. 1980. No 202. P. 1–280.

Caddy J.F. (ed.). Marine invertebrate fisheries: Their assessment and Management. 1989. New York: Wiley. 768 p.

Campos J., Bio A., Cardoso J.F.M.F., Witte J.I.J., Van der Veer H.W. Fluctuation of the brown shrimp *Crangon crangon* (Crustacea: Caridea) abundance in the western Dutch Wadden Sea // The Netherlands. Marine Ecology Progress Series. 2010. No 405. P. 203–219.

Campos J., Moreira C., Freitas F., Henk W. Short review of the eco-geography of *Crangon* // Journal of Crustacean Biology. 2012. V. 32(2). P. 159–169.

Campos J., Van der Veer H.W. Autecology of *Crangon crangon* (L.) with an emphasis on latitudinal trends // Oceanography and Marine Biology. 2008. An Annual Review No 46. P. 65–104.

Canadian Register of Marine Species. <http://www.marinespecies.org/carms/>

Cardoso I.A., P.S. Young. Deep-sea Oplophoridae (Crustacea Caridea) from the southwestern Brazil // Zootaxa. 2005. No 1031. P. 1–76.

Cartes J.E. Diets of deep-water pandalid shrimps on the Western Mediterranean slope // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1993. Vol. 96. P. 49–61.

Cattrijsse A., Dankwa H.R., Mees J. Nursery function of an estuarine tidal marsh for the brown shrimp *Crangon crangon* // Journal of Sea Research. 1997. No 38. P. 109–121.

Chabot D., Ouellet, P. Rearing *Pandalus borealis* (Krøyer) larvae in the laboratory: II - routine oxygen consumption, maximum oxygen consumption and metabolic scope at three temperatures // Marine Biology. 2005. No 147. P. 881–894.

Clarke A. Lipid content and composition of the pink shrimp *Pandalus montagui* (Leach) (Crustacea: Decapoda) at South Georgia // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1979. No 38. P. 1–17.

Clark P.F., De Calazans D.K., Pohle G.W. Accuracy and standardisation of brachyuran larval descriptions // Invertebrate Reproduction and Development. 1998. No 33(2-3). P. 127–144.

Clemens W.A., Wilby G.V. Fishes of the Pacific coast of Canada. 2nd ed. // Fish. Res. Bd. Canada Bull. 1961. No 68. 443 p.

Copernicus Marine environment monitoring service. <http://marine.copernicus.eu/>

Costa F.O., De Waard J.R., Boutillier J., Ratnasingham S., Dooh R., Hajibabaei M., Hebert P.D.N. Biological identifications through DNA barcodes: the case of the Crustacea // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science. 2007. No 64. P. 272–295.

Costlow, J.D. Temperature and meroplankton. Chesapeake Science. 1970. No. 10. P. 253–255.

Costlow J.D. The effect of cyclic temperatures on larval development in the mud crab *Rhithropanopeus harrisi* // Proceedings of the Fourth European Symposium on Marine Biology. 1971. P. 211–220.

Costlow J.D., Jr., Bookhout C.G. The effect of cyclic temperatures on larval development in the mud-crab *Rhithropanopeus harrisi*. In: Fourth European Marine Biology Symposium. Ed. by D.J. Crisp. Cambridge University Press. 1971. P. 211–220.

Criales M.M., Anger K. Experimental studies on the larval development of the shrimps *Crangon crangon* and *Crangon allmanni* // Helgol Meeresunters. 1986. No 40. P. 241–265.

Criales M.M., McGowan M.F. Horizontal and vertical distribution of Peneidean larvae and micronektonic shrimps in the Florida Keys // Bulletin of Marine Science. 1994. No 54 (3). P. 843–856.

Cronin, T.W., Forward, R.B., Jr. The effects of starvation on phototaxis and swimming of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi* // Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole. 1980. No 158. P. 283–294.

Cuesta J.A. Caridea. In book: Atlas of Crustacean Larvae. Chapter: 48. 2014. Publisher: Johns Hopkins University Press, Editors: J.W. Martin, J. Olesen, J.T. Hoeg. P. 250–255.

Dawirs R.R. Respiration energy balance and development during growth and starvation of *Carcinus maenas* L. larvae (Decapoda: Portunidae) // J. exp. mar. Biol. Ecol. 1983. No 69. P. 105–128.

Dawirs R.R. Influence of starvation on larval development of *Carcinus maenas* L. (Decapoda: Portunidae) // J. exp. mar. Biol. Ecol. 1984. No 80. P. 47–66.

De Grave S., Chan T.-Y., Chu K.H., Yang C.-H., Landeira J.M. Phylogenetics reveals the crustacean order Amphionidacea to be larval shrimps (Decapoda: Caridea) // *Scientific Reports*. 2015. Volume 5. Article number: 17464. <http://dx.doi.org/10.1038/srep17464>

De Grave S., Li C.P., Tsang, L.M., Chu, K.H., Chan, T.-Y. Unveiling hippolytoid systematics (rustacea, Decapoda, Hippolytidae): resurrection of several families // *Zoologica Scripta*. 2014. No 43. P. 496–507.

De Grave S., Pentcheff N.D., Ahyong S.T., Chan T.-Y., Crandall K.A., Dworschak P.C., Felder D.L., Feldmann R.M., Fransen C.H.J.M., Goulding L.Y.D., Lemaitre, R., Low, M.E.Y., Martin, J.W., Ng P.K.L., Schweitzer C.E., Tan S.H., Tshudy D., Wetzer, R. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans // *The Raffles Bulletin of Zoology*. 2009. No 21. P. 1–109.

Dobkin S. The larval development *Palaemonetes paludosus* (Decapoda, Palaemonidae), reared in laboratory // *Crustaceana*. 1963. No 6. P. 41–64.

Dobkin S. The first post-embryonic stage of *Synalpheus brooksi* Coutiere // *Bulletin of Marine Science*. 1965. No 15. P. 450–462.

Dow R.L. Effects of climatic cycles on the relative abundance and availability of commercial marine and estuarine species // *J. Cons., Cons. Int. Explor. Mer.* 1976. No 37. P. 274–380.

Dow R.L. Effects of Sea-surface temperature Cycle on Landings of American, European, and Norway Lobsters // *J. Cons., Cons. Int. Explor. Mer.* 1979. No 37. P. 186–191.

Dunn J.R. Development and distribution of yong of northern smoothtongue *Leuroglossus schmidtii* (Bathylagidae) in the Northeast Pacific, with comments on the systematics of the genus *Leuroglossus* Gilbert // *Fish. Bull. U.S.* 1983. No 81. P. 23–40.

Dunn J.R., Vinter B.M. Development of larvae of saffron cod, *Eleginus gracilis*, with criteria for identification of gadid larvae in Pacific and Arctic waters contiguous to Canada and Alaska // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1984. No 41. P. 304–318.

Elliott M., Taylor C.J.L. The structure and functioning of an estuarine/marine fish community in the Forth Estuary, Scotland. Proceedings of the 21st. European Marine Biology Symposium, Gdansk, September, 1986. Polish Academy of Sciences – Institute of Oceanology, 1989. P. 227–240.

Edwards, R., Steele J. H.. The ecology of 0-group plaice and common dabs at Loch Ewe. I. Population and food. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1968. No. 2. P. 215–238.

Evans, S. Energy budgets and predation impact of dominant epibenthic carnivores on a shallow soft bottom community at the Swedish west coast. *Estuarine and Coastal Shellfish Science*. 1984. No. 18. P. 651–672.

Evans S., Tallmark B. Niche separation within the mobile predator guild on marine shallow soft bottoms. *Marine Ecology Progress Series*. 1985. No. 23. P. 279–286.

Farrelly C., Sulkn, S.D. Effects of starvation in megalopal development in the brachyuran crab *Hernigrapsus oregonensis*. // J. Crust. Biol. 1988. No 8 (4). P. 614–617.

Feder H.M., Jewett, S.C. Distribution and abundance of some epibenthic invertebrates of the northeastern Gulf of Alaska with notes of the feeding biology of selected species. 1978. Final Report. 70 p.

Feder H.M., Jewett S.C. Feeding interactions in the eastern Bering Sea with emphasis on the benthos. In: Hood DW, Calder J.A. (eds) The Eastern Bering Sea Shelf: Oceanography and Resources. 1981. Vol 2. US Department Commerce, USA. P. 1229–1261.

Fincham A.A. Larval development of British prawns and shrimps (Crustacea: Decapoda: Natantia). 3. *Palaemon (Palaemon) longirostris* H. Milne Edwards 1837 and the effect of antibiotics on morphogenesis // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool. 1979. No 37. P. 17–46.

FishBase. <https://www.fishbase.de/>

Forster G.R. Notes of *Leander squilla* L. // Journal of the Marine Association of the United Kingdom. 1951. Vol. 30. No 2. P. 361–367.

Foxon G E.H. Notes on the Swimming Methods and Habits of certain Crustacean Larvae // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1934. No xix. P. 829–850.

Fraday T. (editor). Proceedings of the International Pandalid Shrimp Symposium, February 13–15. 1979. Kodiak, Alaska. P. 331–342.

Franks P.J.S. Sink or swim: accumulation of biomass at fronts // Mar Ecol Prog Ser 1992. No 82. P. 1–12.

Fraser L.C. On the development and distribution of the young stages of the krill (*Euphausia superba*) // Discovery Repts. 1936. No 14. P. 1–192.

Gamble J.C., McLachlan P., Nicoll N.T., Baxter I.G. Growth and feeding of Atlantic herring larvae reared in large plastic enclosures // Rapp. P.-V. Reun. Cons. Expl. Mer. 1981. Vol. 178. P. 121–134.

Garm A. Revising the Definition of the Crustacean Seta and Setal Classification Systems Based on Examinations of the Mouthpart Setae of Seven Species of Decapods // Zoological Journal of the Linnean Society. 2004. No 142. P. 233–252 .

Gavio A.M., Orensanz J.M.L., Armstrong D. Evaluation of alternative life history hypotheses for the sand shrimp *Crangon franciscorum* (Decapoda: Caridea) // Journal of Crustacean Biology. 2006. No 26. P. 295–307.

Gibson, R.N., Yin M.C., Robb L. The behavioural basis of predator-prey size relationships between shrimp (*Crangon crangon*) and juvenile plaice (*Pleuronectes platessa*). Journal of Marine Biological Association of the UK. 1985. No. 75. P. 337–349.

Giese A.C. Comparative physiology: Animal reproductive cycles of marine invertebrates // *Animal Rev. Physiol.* 1959. V. 21. P. 547–576.

Gordon, R. E., Haynes, W. C., Pang, C. Hor-Nay. The Genus *Bacillus* // *Agriculture Handbook*. 1973. No. 427. Washington, D.C.: United States Department of Agriculture. P. 1–283.

Gore R.H. Molting and growth in decapod larvae. In: A. M. Wenner, ed., *Larval growth*. A.A. Balkema, Rotterdam/Boston. 1985. P. 1–65.

Griffiths F.B., Brandt S.B. Distribution of mesopelagic decapod Crustacea in and around a warm-core eddy in the Tasman Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1983. Vol. 12. P. 175–184.

Grigorev S.S., Sedova N.A. Variability in larvae of sandlance (*Ammodytes hexapterus*) from the Northwest Pacific // *Proceedings of the International Symposium on forage fishes in marine ecosystems / Alaska Sea Grant College Program*, November 1996. Rep. No 97. Anchorage, Alaska, USA. 1997. P. 427–430.

Grigorev S.S., Sedova N.A. An experience of ichthyoplankton samples for estimation of forage zooplankton production in the Eastern Sea of Okhotsk, Northwestern Pacific // *The role of Zooplankton in global ecosystem dynamics: comparative studies from the world oceans / Third International Zooplankton Production Symposium*, May 20–23, 2003. Gijon, Spain. 2003. P. 67.

Grigoryev S.S., Sedova N.A. Walleye Pollock *Theragra chalcogramma* – the invader in North Pacific // *The IV International Symposium, Invasion of Alien Species in Holarctic: Programme and book of abstracts / I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciens, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolucion Russian Academy of Sciens; Ed. Yu.Yu. Dgebuadze [et al.]. Publisher's bureau "Filigran". Yaroslavl. 2013. P. 65.*

Gurney R. *Larvae of Decapod Crustacea*. London, Ray Society. 1942. 306 p.

Hannah R.W., Jones, S.A. Fishery-induced Changes in the Population Structure of Pink Shrimp *Pandalus jordan* // *Fishery Bulletin- National Oceanic and Atmospheric Administration*. 1991. No 89 (1). January 1991. P. 41–51.

Hargreaves P.M. The distribution of Decapoda (Crustacea) in the open ocean and near-bottom over an adjacent slope in the northern north-east Atlantic ocean during autumn 1979 // *J. Mar. Biol. Assoc. UK*. 1984. No 64. P 829–857.

Harms J., Seeger B. Larval development and survival in seven decapod species (Crustacea) in relation to laboratory diet // *J. Exp. Mar Biol. Ecol.* 1989. No 133. P. 129–139.

Hayashi K., Kim J.N. Revision of Asian species of Crangon. Decapoda: Caridea: Crangonidae // *Crustaceans Research*. 1999. No. 28. P. 62–103.

Haynes, E. B. Description of zoeae of coonstripe shrimp, *Pandalus hypsinotus*, reared in the laboratory // *Fishery Bulletin, United States*. 1976. No 74. P. 323–342.

Haynes E.B. Description of larvae of the humpy shrimp, *Pandalus goniurus*, reared in situ in Kachemak bay, Alaska. Fish. Bull., U.S. 1978. V. 76. No 1. P. 235–248.

Haynes E.B. Description of larvae of the northern shrimp, *Pandalus borealis*, reared in situ in Kachemak Bay, Alaska // Fish. Bull., U.S. 1979. No 77. P. 157–173.

Haynes E.B. Larval morphology of *Pandalus tridens* and a summary of the principal morphological characteristics of North Pacific pandalid shrimp larvae // Fishery Bulletin, United States. 1980. No 77. P. 625–640.

Haynes E.B. Early zoeal stages of *Lebbeus polaris*, *Eualus suckleyi*, *E. fabricii*, *Spirontocaris arcuata*, *S. ochotensis*, and *Heptacarpus camtschaticus* (Crustacea, Decapoda, Caridea, Hippolytidae) and morphological characterization of zoeae of *Spirontocaris* and related genera // Fish. Bull., U.S.,–1981. No 79 (3). P. 421–440.

Haynes E. B. Description of early stage zoeae of *Spirontocaris murdochi* (Decapoda, Hippolytidae) reared in the laboratory // Fishery Bulletin. 1984. No 82(3). P. 523–528.

Haynes E.B. Morphological development, identification, and biology of larvae of Pandalidae, Hippolytidae, and Crangonidae (Crustacea, Decapoda) of the northern north Pacific Ocean // Fish. Bull., U.S. 1985. V. 83. P. 501–521.

Heegaard P. Observations on spawning and larval history of the shrimp, *Penaeus setiferus* (L) // Publ. Inst. Marine Sci. 1953. No 3. P. 75–105.

Hempel G. On the causes of change in recruitment // Rapp. Cons. Explor. Mer. 1963. No 154: 2–22.

Hjort J. Fluctuations in the year class of important food fishes. J. Cons. Int. Explor. Mer. 1926. No 1. P. 5–38.

Holland D.L. Lipid reserves and energy metabolism in the larvae of benthic marine invertebrates. In: Malins DC, Sargent JR (eds) Biochemical and biophysical perspectives in marine biology. 1978. Academic Press, London. P. 85–123.

Holthuis L.B. FAO species catalogue // Vol.1. Shrimps and prawns of the world / An annotated catalogue of species of interest to fisheries. 1980. FAO Fish.Synop., (125). Vol. 1. 271 p.

Holthuis L.B. On some freshwater and terrestrial Crustacea Decapoda from Cuba. In: Résultats des expéditions biospéologiques Cubano-Roumaines à Cuba. 1977. P. 271–275.

Horner R.A., Dick L.S., Shiels W.E. Phytoplankton studies. In: Environmental Studies of Port Valdez. Eds. D.W. Hood, W.E. Shiels and E.J. Kelley. Institute of Marine Science, University of Alaska Occasional Publication. 1973. No. 3. P. 281–294.

Hostens, K. Spatial patterns and seasonality in the epibenthic communities of the Westerschelde (Southern Bight of the North Sea). Journal of Marine Biological Association of the UK. 2000. No. 80. P. 27–36.

Horsted S.A., Johansen P., Smidt E. On the possible drift of shrimp larvae in the Davis Strait // ICNAF Res. Doc. MS 1978. No. 93. Serial No. 5309. 13 p.

Horsted S.A., Smidt E. The deep sea prawn (*Pandalus borealis*, Kr.) in Greenland waters // Medd. Dan. Fisk.-Havunders. 1956. No 1(11). P. 1–118.

Hostens K., Hamerlynck O. The mobile epifauna of the soft bottoms in the subtidal Oosterschelde estuary: structure, function and impact of the storm-surge barrier. *Hydrobiologia*. 1994. No. 282-283. P. 479–496.

Hudon C., Parsons D.G., Crawford R.E. Diel pelagic foraging by a pandalid shrimp (*Pandalus montagui*) off Resolution Island (eastern Hudson Strait) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1992. No 49. P. 565–576.

Hunter J.R. (ed.). Report of a Colloquium on larval fish mortality studies and their relation to fishery research, Jan. 1975 // NOAA Tech. Rept. NMFS Circ-395. 1976. 5 p.

Iles T.D., Sinclair M. Atlantic herring: stock discreteness and abundance // *Science*. 1982. Feb. 5. No 215(4533). P. 627–33.

Incze L.S., Herbert D., Wolff N., Oakey N., Dye D. Changes in copepod distributions associated with increased turbulence from wind stress. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2001. No 213. P. 229–240.

Ippolito A., Niebauer H.J., Nishiyama T., Wiengartner T. A literature search: Relationship between the distribution of pink shrimp, *Pandalus borealis* and oceanographic parameters. Alaska Sea Grant, Fairbanks, AK. 1980. P. 79–111.

Ishimaru J. Data for forecasting catch of king crab in Nemuro area, Japan // Hokkaido Suisan Shikenjo Jigyo Jumbo. 1936. No 332. P. 294–295.

Israel H.R. A contribution toward the life histories of two California shrimps, *Crangon franciscorum* (Stimpson) and *Crangon nigricauda* (Stimpson) // *Fish Bulletin*. 1936. No 46. P. 1–28.

Jacoby C.A. Behavioral responses of the larvae of *Cancer magister* Dana (1852) to light, pressure, and gravity // *Mar. Behav. Physiol.* 1982. No 8. P. 267–283.

Jensen A. The Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*), its development and migration. *R. Dan. Vidensk. Selsk. Skr.* 1935. No 9. P. 1–32.

Jensen G.C. Pacific Coast Crabs and Shrimps. Sea Challengers, Monterey, California. 1995. 87 p.

Johns D.M. Physiological studies on *Cancer irroratus* larvae. I. Effects of temperature and salinity on survival, development rate and size // *Marine Ecology Progress Series*. 1981. No 5. P. 75–83.

Kaestner A. Invertebrate zoology, Crustacea, vol. 3. Robert E. Krieger Publishing Company, New York, 1980. 523 p.

Kendall A.W.Jr., Clarke M.E., Yoklavich M.M., Boehlert G.W. Distribution, feeding, and growth of larval walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, from Shelikof Strait, Gulf of Alaska // Fishery Bulletin. 1987. Vol. 85. No. 3. P. 499–521.

Kendall A.W.Jr., Piquelle S.J. Egg and larval distributions of walleye pollock in Shelikof Strait, Gulf of Alaska // Fishery Bulletin. 1990. No 88 (1). P. 133–154.

Kendall A.W.Jr., Vinter B. Development of hexagrammids (Pisces: Scorpaeniformes) in the northeastern Pacific Ocean // NOAA Tech. Rep. NMFS 2: Natl. Ocean. And Atmosph. Adm.: Natl. Mar. Fish. Serv. 1984. Seattle, WA 98115-0070. 44 p.

Kinne O. Salinity–Invertebrates. In: Marine Ecology. 1971. Vol. I, pt. 2. London ect.: Wiley Interscience. P. 821–995.

Knowlton R.E. Effects of some environmental factors on the larval development of *Palaemonetes vulgaris* (Say) // Journal of the Elisha Mitchell Science Society. 1965. No 81. P. 1–87.

Kobayashi K. Larvae and young of the sand-lance, *Ammodytes hexapterus* Pallas from the North Pacific // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1961. № 12. P. 111–120 [In Jpn.]

Komai T. Revision of *Argis dentata* and related species (Decapoda: Caridea: Crangonidae), with description of a new species from the Okhotsk Sea // Journal of Crustacean Biology. 1997. No 17(1). P. 135–161.

Komai T.A Revision of the Genus *Pandalus* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Pandalidae) // Journal of the Natural History Museum and Institute. Chiba. 1999. V. 33. P. 1265–1372.

Komai T. Reinstatement and redescription of *Lebbeus armatus* (Owen, 1839), long synonymized with *L. groenlandicus* (Fabricius, 1775), and description of one new species from the southwestern Sea of Okhotsk, Hokkaido, Japan (Crustacea: Decapoda: Caridea: Thoridae) // Zootaxa. 2015. No 3905(4): 451–473.

Komai T.A new species of the snapping shrimp genus *Alpheus* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Alpheidae) from Japan, associated with the innkeeper worm *Ikedosoma elegans* (Annelida: Echiura: Echiuridae) // Zootaxa. 2015. No 4058(1). P. 101–111.

Konishi K., Kim J.N. The first zoeal stage of sand shrimp *Crangon amurensis* Brashnikov, 1907, with a discussion of the larval characters of the Crangonidae (Crustacea, Decapoda, Caridea) // Bulletin of National Research Institute of Aquaculture. 2000. No 30. P. 1–12.

Krygier E.E., & H. F. Horton. Distribution, reproduction, and growth of *Crangon nigricauda* and *Crangon franciscorum* in Yaquina Bay, Oregon // Northwest Science. 1975. No 49(4). P. 216–240.

Kuipers B.R., Dapper R. Nursery function of Wadden Sea tidal flats for the brown shrimp *Crangon crangon* // Marine Ecology Progress Series. 1984. No 17. P. 171–181.

Kurata H. Larvae of decapod crustacea of Hokkaido. 4. Crangonidae and Glyphocrangonidae // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. 1964. No 28. P. 35–50 [in Jpn.]

Lapinska E., Szaniawska A. Environmental preferences of *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758), *Palaemon adspersus* Rathke, 1837, and *Palaemon elegans* Rathke, 1837 in the littoral zone of the gulf of Gdansk. Crustaceana. 2006. No. 79. P. 649–662.

Lasker R. Factors contributing to variable recruitment of the northern anchovy (*Engraulis mordax*) in the California // J. Cons. Int. Explor. Mer. 1981. No 173. P. 212–230.

Lasker R. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding // Fish. Bull. U.S. 1975. No 80. P. 93–104.

Lebour M.V. The food of young clupeids // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1921. No 12. P. 458–467.

Lebour M.V. The food of planktonic organisms. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1922. No 12. P. 644–677.

Li H.Y., Hong S.Y. Larval development *Crangon hakodatei* Rathbun (Decapoda: Crangonidae) reared in the laboratory // Oxford Journals Life Sciences Journal of Plankton Research. 2003. Volume 25. Issue 11. P. 1367–1381.

Li H.Y., Hong S.Y. Larval development of *Crangon uritai* (Decapoda : Crangonidae) reared in the laboratory // Journal of Crustacean Biology. 2004. No 24(4). P. 576–591.

Li H.Y., Hong S.Y. The effect of temperature and salinity on survival and growth of *Crangon uritai* (Decapoda: Crangonidae) larvae reared in the laboratory // Marine Ecology. 2007. No 28. P. 288–295.

Lindley J.A. Dry Weights, Carbon and Nitrogen Content of Decapod Larvae from the Plankton // Journal of the Marine Biological Association of the UK. 1998. No 78(01). P. 341–344.

Lochmann S.E., Taggart C.T., Griffin D.A., Thompson K.R., Maillet G.L. Abundance and condition of larval cod (*Gadus morhua*) at a convergent front on Western Bank, Scotian Shelf // Can J Fish Aquat Sci. 1997. No 54. P. 1461–1479.

Locke A., Klassen G.J., Bernier R., Joseph V. Life history of the sand shrimp, *Crangon septemspinosa*, in a southern Gulf of St. Lawrence estuary // Journal of Shellfish Research. 2005. No 24. P. 603–613.

Lough R.G., Manning J.P. Tidal-front entrainment and retention of fish larvae on the southern flank of Georges Bank // Deep Sea Research (II). 2001. No 48. P. 631–644.

Lowry L.F., Frost K.J., Burns J.J. Food of ringed seals and bowhead whales near Point Barrow, Alaska // Canadian Field Naturalist. 1978. No 92(1). P. 67–70.

Luttikhuisen P.C., Campos J., Van Bleijswijk J., Peijnenburg K.T.C.A., Vander Veer H.W. Phylogeography of the common shrimp, *Crangon crangon* (L.) across its distribution range. Mol

Phylogenet. Evol. 2008. No 46. P. 1015–1030.

MacArthur R.H., Wilson E.O. The Theory of Island Biogeography // Acta Biotheoretica. 1967 (reprinted 2001). June 2002. Volume 50. Issue 2. P. 133–136.

MacKenzie A.B. Environmental radioactivity: experience from the 20th century – trends and issues for 21st century // Sci. Total Environ. 2000. No 249. P. 313–329.

Makarov R.R. On the Larval Development of the Genus *Sclerocrangon* G. O. Sars (Caridea, Crangonidae) // Crustaceana. Supplement. No. 2. Studies on Decapod Larval Development. 1968. P. 27–37.

Markhaseva E.L. 1. Calanoid copepods of the family Aetideidae of the world ocean // Trudy Zoologicheskogo Instituta. 1996. Vol. 268. St. Petersburg. 331 p.

Matarese A.C., Kendall A.W., Blood D.M., Vinter B.M. Laboratory guide to early life history stages of Northeast Pacific fishes // NOAA Technical Report NMFS 80. 1989. 652 p.

Matilla, J., Olafsson E.B., Johannsson A. Predation effects of *Crangon crangon* benthic infauna on shallow sandy bottoms – an experimental study from southern Sweden. In 24th European Marine Biology Symposium Trophic Relationships in the Marine Environment. Aberdeen University Press. 1990. P. 503–516.

McConaughy J.R. Nutrition and larval growth. In: Wenner, A. M. (ed.) Larval growth. Balkema Press, Rotterdam. 1985. P. 127–154.

McLaughlin P.A. Survey of the benthic invertebrate fauna of the eastern Bering Sea // Spec. Scient. Rep. U. S. Fish. Wildl. Serv. 1963. No 401. 75 p.

McWilliam P.S., Phillips B.F. Phyllosoma larvae and other macroplankton associated with Eddy J, a warm-core eddy off south-eastern Australia // Aust J Mar Freshwat Res 34. P. 653–661.

Mecklenburg T.A., Stanley D.R., Karinen L.F. Molting and survival of king crab (*Paralithodes camtschatica*) and shrimp (*Pandalus hypsinitus*) larvae exposed to Cooc Inlet crude oil water soluble fraction. In: Fate and effects of petroleum hydrocarbons in marine organisms and ecosystems. D.A. Wolfe, ed. Pergamon Press. 1977. P. 221–228.

Miller D.J., Odemar M.W., Gotshall D.W. Life history and catch analysis of the blue rockfish (*Sebastes mystinus*) off central California, 1961–1965 // Calif. Dep. Fish Game Mar. Res. Operations Ref. 1967. No 67(14). P. 1–130.

Modlin R.F. The larval development of the bay shrimp *Crangon septemspinosa*, in the Mystic River Estuary, Connecticut // Estuaries. 1980. No 3. P. 1–10.

Modin J.C., Cox K.W. Postembryonic development of laboratory reared ocean shrimp, *Pandalus jordani* Rathbun // Crustaceana. 1967. No 13. P. 197–219.

Modin, J., Pihl L. Small-scale distribution of juvenile plaice and flounder in relation to predatory shrimp in a shallow Swedish bay. Journal of Fish Biology. 1996. No. 49. P. 1070–1087.

Munk P., Larsson P.O., Danielsen D., Moksness, E. Larval and small juvenile cod *Gadus morhua* concentrated in the highly productive areas of a shelf break front // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1995. No 125. P. 21–30.

Nakazawa K. Report of the king crab (*Paralithodes camtschatica*) investigation // Experiment Report of the Fisheries Training school. 1912. No 8(6). P. 1–21 p.

National Center for Biotechnology Information. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>

Needier A.B. Larval stages of *Crago septemspinus* Say. 1941 // Transactions of the Royal Canadian Institute. 1983. No 23. P. 193–199.

Neves, A., Cabral, H.N., Gordo L.S. Distribution and abundance patterns of decapod crustaceans in the Sado estuary, Portugal. Crustaceana. 2007. 80(1). P. 97–112.

Niebauer H.J. Recent fluctuations in meteorological and oceanographic parameters in Alaskan waters // Inst. Mar. Sci. Rept. 1980. No. 79-2. University of Alaska, Fairbanks, Alaska. 34 p.

Niebauer H.J. Recent fluctuations in meteorological parameters in Alaskan waters // Inst. Mar. Sci. Rept. 1980. No. 79-2. University of, Fairbanks, Alaska. 34 p.

Nikolsky G.V. On some adaptations to the regulation of population density in fish species with different types of stock structure. In The Exploitation of Natural Animal Populations. Eds. E.D. LaCren and M.W. Holdgate. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 1962. P. 265–282.

NRC (National Research Council). The Bering Sea Ecosystem. Washington, D.C. National Academy Press. 1996. 307 p.

Nunes P. Reproductive and larval biology of northern shrimp *Pandalus borealis* Kroyer, in relation to temperature. Ph.D. thesis, University of Alaska Fairbanks, Fairbanks. 1984. P. 1–195.

ODV 5.2. Schlitzer, R. 2018. Ocean Data View, <https://odv.awi.de>,

Olson R.R., Olson M.H. Food limitation of planktotrophic marine invertebrate larvae: does it control recruitment success? // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1989. No. 20, 225–247.

Orr J.W., Matarese A.C. Revision of the genus *Lepidopsetta* Gill, 1862 (Teleostei, Pleuronectidae) based on larval and adult morphology, with a description of a new species from the North Pacific Ocean and Bering Sea // Fish Bull. 2000. № 98 (3). P. 539–581.

Ouellet P, Lefaivre D, Koutitonsky V. Distribution of shrimp (*Pandalus borealis*) larvae and hydrographic pattern in the northern Gulf of St. Lawrence // Can J Fish. Aquat Sci. 1990. No 47. P. 2068–2078.

Ouellet P, Lefaivre D. Vertical distribution of shrimp (*Pandalus borealis*) larvae in the Gulf of St. Lawrence; implications for trophic interactions and transport // Can J. Fish Aquat Sci. 1994. No 51. P. 123–132.

Ouellet P., Allard J. P. Vertical distribution and behaviour of shrimp *Pandalus borealis* larval stages in thermally stratified water columns: laboratory experiment and field observations // Fisheries Oceanography. 2006. No 15. P. 373–389.

Park W., Perry R.I., Hong S.Y. Larval development of the sidestriped shrimp (*Pandalopsis dispar* Rathbun) (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) reared in the laboratory // Fishery Bulletin-National Oceanic and Atmospheric Administration. 2004. No 102(1). P. 118–126.

Paul A.J., Paul J. M. The effect of early starvation on later feeding success of king crab zoeae // J. exp. mar. Biol. Ecol. 1980. No 44, 247–251.

Pearcy W.G. 1962. Ecology of an estuarine population of winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus* (Walbaum). Parts I-IV // Bull Bingham oceanogr. Coll. 1980. No 18. P. 5–78.

Pedersen S.A. Distribution and lipid composition of *Pandalus* shrimp larvae in relation to hydrography in West Greenland waters // J. Northw. Atl. Fish. Sci. 1998. No 24. P. 39–60.

Pedersen S.A., Rice J. Dynamics of fish larvae, zooplankton, and hydrographical characteristics in the West Greenland Large Marine Ecosystem 1950–1984. In: K. S. Shermann, and H.-R. Skjoldal (eds). Large Marine Ecosystems of the North Atlantic: Changing States and Sustainability. Elsevier Science, Amsterdam. The Netherlands. 2002. P.151–193.

Pedersen S.A., Storm L., Simonsen C.S. Northern Shrimp (*Pandalus borealis*) Recruitment in West Greenland Waters/ Part I. Distribution of *Pandalus* Shrimp Larvae in Relation to Hydrography and Plankton // J. Northwest. Atl. Fish. Sci., 2002. Vol. 30. P. 19–46.

Perec A.R., Cuesta J.A. Morphology of larval and first juvenile stages of the kangaroo shrimp *Dugastella valentina* (Crustacea, Decapoda, Caridea), a freshwater atyid with abbreviated development and parental care // Zootaxa. 2011. No 2867. P. 43–58.

Petryashov V.V. Order Mysidacea. Part 2. Edited by. A.V. Adrianov. Vladivostok. Dalnauka. 2007. (Биота российских вод Японского моря. Институт биологии моря ДВО РАН) P. 42–80.

Petryashov V.V., Pogodin A.G., Borisov B.M. Order Euphausiacea. Part 2. Edited by. A.V. Adrianov. Vladivostok. Dalnauka. 2007. (Биота российских вод Японского моря. Институт биологии моря ДВО РАН) P. 81–91.

Pike R.B., Williamson D.I. The larvae of some species of Pandalidae (Decapoda) // Crustaceana. 1964. No 6. P. 265–284.

Plagmann J. Ernährungsbiologie der Garnele (*Crangon vulgaris* Fabr.) // Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. 1939. No 2 (1). P. 113–162.

Poulsen E.M. Investigations on the Danish fishery for and the biology of the Norway lobster and the deep-sea prawn // Rep.Dan.Biol.Stn. 1946. No 48. P. 27–49.

Price K.S., Jr. Biology of the sand shrimp, *Crangon septemspinosa*, in the shore of the Delaware Bay region // Chesapeake Science. 1962. No. 3(4): 244–255.

Proceedings of the World Scientific Conference on the Biology and Culture of Shrimps and Prawns, Mexico-City, Mexico, 12–21 June 1967. <http://www.fao.org/3/ac765t/AC765T00.htm>

Provenzano A.J., Jr., Dobkin S. Variation among larvae of decapod crustacea reared in the laboratory // Amer. Zool. 1962. No 2. P. 1–439.

Rasmussen T., Aschan M., Christiansen J.S. The implementation of laboratory studies to recruitment modelling – a brief review of experimental procedures // ICES C.M. Doc. MS 2000. No. R:07. 16 p.

Rasmussen T., Ashan M. Larval stages of *Pandalus borealis* // Marine Biology Research. 2011. No 7(2). P.109–121.

Rasmussen T., Tande K. Temperature-dependent development, growth and mortality in larvae of the deep-water prawn *Pandalus borealis* reared in the laboratory // Marine Ecology Progress Series. 1995. No 118(1–3). P. 149–157.

Reeve M.R. Growth, metamorphosis and energy conversion in the larvae of the prawn, *Palaemon serratus* // J. mar. biol. Ass. U.K. 1969. No 49. P. 77–96.

Reiss C.S., Panteleev G., Taggart C.T., Sheng J., DeYong B. Observation on larval fish transport and retention on the Scotian Shelf in relation to geostrophic circulation // Fisheries Oceanography. 2000. No 9(3). P. 195–213.

Reise, K. Tidal Flat Ecology. Springer-Verlag, 1985. Berlin. 191 p.

Rodriguez A., Cuesta, J.A. Morphology of larval and first juvenile stages of the cangaroo shrimp *Dugastella valentina* (Crustacea, Decapoda, Caridea), a freshwater atyid with abbreviated development and parental care // Zootaxa. 2011. No 2867. P 43–58.

Rothlisberg P., Percy W.G. An epibenthic sampler used to study the ontogeny of vertical migration of *Pandalus jordani* (Decapoda, Caridea) // Fishery bulletin. 1977. Volume 74(4). P. 994–997.

Rothlisberg P.C. Combined effects of temperature and salinity on the survival and growth of the larvae of *Pandalus jordani* (Decapoda:Pandalidae) // Marine Biology. 1979. No 54. P. 125–134.

Sandifer P.A. Effects of temperature and salinity on larval development of grass shrimp, *Palaemonetes vulgaris* (Decapoda:Caridea) // U.S. National Marine Fisheries Service. Fishery Bulletin. 1973. No 71(1). P. 115–121.

Sars G.O. Amphipoda. Part III. Lysianassidae (Continued). An account of the Crustacea of Norway, with short descriptions and figures of all the species. 1890. No I. P. 45–68.

Sars G.O. An Account of the Crustacea of Norway. V. Copepoda, Harpacticoida. Bergen Museum. 1911. P. 369–449.

Savenkof C., Saint-Amand L., Ouellet P., Packard T.T. An index of respiratory efficiency in the shrimp *Pandalus borealis* (Krøyer) larvae // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. MS 1995. No 2072. 26 p.

Schultze K., Anger K. Larval growth patterns in the Aesop shrimp *Pandalus montagui* // Journal of Crustacean Biology. 1997. No 17(3). P. 427–479.

Scrivener J. C., Butler T. H. A bibliography of shrimps of the family Pandalidae, emphasizing economically important species of the genus *Pandalus*. Fisheries Research Board of Canada. February 1971. 241 p.

Sedova N., Grigoryev, S. Megalopa of *Mesocrangon intermedia* (Decapoda, Crangonidae) from the eastern part of the sea of Okhotsk // Zoosystematica Rossica. 2014a. No 23(2). P. 189–197.

Sedova N.A., Grigoriev S.S. Systematic position of *Neocrangon communis* (Decapoda, Crangonidae) based on the features of larval morphology // Zootaxa 2014b. No 3827 (4). P. 559–575.

Sedova N.A., Grigoryev S.S. Decapodid stage of *Neocrangon communis* (Decapoda, Crangonidae) from the eastern part of the Sea of Okhotsk // Zoosystematica Rossica. 2016. No 25(1). P. 13–22.

Sedova N.A., Grigoryev S.S. Morphological features of larvae of *Pandalus eous*, *P. goniurus*, and *P. tridentis* (Decapoda, Pandalidae) from near Kamchatka waters // Zootaxa. 2017. No 4268 (3). Magnolia Press. P. 301–336.

Sedova N.A., Grigoryev S.S. Morphological features of larvae of the genus *Argis* Kroyer 1842 (Decapoda, Crangonidae) from coastal Kamchatka and adjacent waters // Zoosystematica Rossica. 2018. No 27(1). P. 11–33.

Sedova N.A., Grigoryev A.S., Grigoryev S.S. Morphological variation in *Bradyidius pacificus* (Brodsky, 1950) (Copepoda: Aetideidae) in the eastern part of the Sea of Okhotsk // Zoosystematica Rossica. 2009. No 18(1). P. 17–24.

Sedova N.A., Losenkova K.V. The morphological variability of four species of the euphausiid genus *Thysanoessa* Brandt, 1851 from Kamchatkan waters // Russian Journal of Marine Biology. November 2012. Volume 38. Issue 6. P. 431–441.

Shearer, M., Evans F. Feeding and gut structure of *Parathemisto gaudichaudii* (Guerin) (Amphipoda, Hyperiidea) // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1975. No 55. P. 641–656.

Shirley S.M., Shirlley T.C. Behavior of red king crab larvae: phototaxis, geotaxis and rheotaxis // Mar. Behav. Physiol. 1988. No 13. P. 369–388.

Shumway S.E., Perkins H.C., Schick D.F, Stickney A.P. Synopsis of biological data on the pink shrimp, *Pandalus borealis* Kroyer, 1838 // FAO Fisheries Synopsis. 1985. No 144. P. 1–57.

Siegfried C.A. Species profiles, life histories, and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates Pacific southwest crangonid shrimp // US Fish and Wildlife Service Biological Report. 1989. No 82(I-VI). P. 1–18.

Sinclair M. Marine populations : an essay on population regulation and speciation. Seattle [Wash.]. Washington Sea Grant Program. University of Washington Press. 1988. 252 p.

Sitts R.M., Knight A.W. Predation by the estuarine shrimps *Crangon franciscorum* and *Palaemon macrodactylus* Rathbun. Biol. Bull. 1979. No 156. P. 356–368.

Smith P.E., Richardson S.L. Standard Techniques for pelagic fish egg and larvae surveys. Food and Agriculture Organization of the United Nations // Techn. Paper №175. Rome. 1977. 95 p.

Sokolov V.I. Decapod Crustaceans of the Southwest Kamchatka Shelf: R/V “Professor Levanidov” collection in June 1996 // Arthropoda Selecta. 2001. No 10(2). P. 103–136.

Squires H. J. Decapod Crustacean Larvae from Ungava Bay // J. Northw. Atl. Fish. Sci. 1993. Vol. 10. 168 p.

Squires H. J. Larvae and megalopa of *Argis dentata* (Crustacea: Decapoda) from Ungava Bay // J. Fish. Res. Board. Can. 1965. No 22. P. 69–82.

Squires H.J. Decapod Crustacea from *Calanus* collections in Uudson Bay in 1953, 1954, and 1958-61 // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1967. No 24. P. 1873–1904.

Squires H.J. Recognition of *Pandalus eous* Makarov, 1935 as a Pacific species not a **variety** of the Atlantic *Pandalus borealis* Kroyer, 1838 (Decapoda, Caridea) // Crustaceana. 1992. No 63(3). P. 257–262.

Squires H.J. Decapod Crustacean Larvae from Ungava Bay // Journal of Northwest Atlantic Fishery Sciens. 1993. Vol. 15. 168 p.

Stephebsen K. Zoogeographical investigations of certain fjords in Southern Greenland, with special reference to Crustacea, Pycnogonida, and Echinodermata // Medd. om Grønland. 1916. Vol. LIII. P. 232–238.

Stephebsen K. Crustacea Decapoda. The Godthaab Expedition, 1928 // Medd. om Grønland. 1935. Bd. 80. Nr. I. P. 1–94.

Stevens B.G., Armstrong D., Cusimano R. Feeding habits of the Dungeness crab, *Cancer magister*, as determined by the index of relative importance // Mar. Biol. 1982. No 72. P. 135–145.

Stevens E.G., Matarese A.C., Watson W.W. Ammoditoidei: development and relationships. In Moser, H.G., et al. (eds.): Ontogeny and systematics of fishes. Spec. Publ. 1: Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. Allen Press, Lawrence, KS. 1984. P. 574–575.

Stevenson D.K., Pierce F. Life history characteristics of *Pandalus montagui* and *Dichelopandalus leptocerus* in Penobscot Bay, Maine // Fishery Bulletin 1985. No 83(3). P. 219–233.

Stickney A.P., Perkins H.C. Observations on the food of the larvae of the northern shrimp, *Pandalus borealis* Kroyer (Decapoda, Caridea) // Crustaceana. 1981. No 40(1). P. 36–49.

Stickney A.P., Perkins H.C.. Environmental physiology of commercial shrimp, *Pandalus borealis*. Maine Department of Marine Resources. Project Completion Report, 3-202-R. 1977. 78 p.

Sulkin S.D. The significance of diet in the growth and development of larvae of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, under laboratory conditions // J. exp. mar. Biol. Ecol. 1975. No 20. P. 119–135.

Taggart C.T., Drinkwater K. F., Frank K. T., McRuer J., LaRouche, P. Larval fish, zooplankton community structure, and physical dynamics at a tidal front // Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer. 1989. No 191. P. 184–194.

Taishaku H., Takeoka H., Konishi K. Larval stages of the Botan shrimp *Pandalus nipponensis* Yokoya, 1933 (Decapoda: Caridea: Pandalidae) under laboratory conditions, with notes on its lecithotrophic development // Crustacean Research. 2001. No 30. P. 1–20.

Tande K.S., Rasmussen T., Pedersen G. Thermal Increase Enhancement: a possible link between recruitment and climate in high latitude environments // ICES Mar. Sci. Sym. 1994. No 198. P. 502–509.

Taylor B.J. The cuticle of Cretaceous Macrurous Decapoda from Alexander and James Ross islands // British Antarctic Survey Bulletin. 1973. No 35. P. 91–100.

Templeman W. The influence of temperature, salinity, light and food conditions on the survival and growth of the larvae of the lobster (*Homarus americanus*) // J. Biol. Bd. Can. 1936. No 2. P. 485–497.

Terossi M., Cuesta J.A., Wehrtmann I.S., Mantelatto F.L. Revision of the larval morphology (Zoea I) of the family Hippolytidae (Decapoda, Caridea), with a description of the first stage of the shrimp *Hippolyte obliquimanus* Dana, 1852 // Zootaxa. 2010. No 2624. P. 49–66.

Tesmer C.A., Broad A.C. The larval development of *Crangon septemspinosa* (Say) (Crustacea: Decapoda) // The Ohio Journal of Scienc. July, 1964. V. 64(4). P. 239–250.

Thorson G. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund) // Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri-Og Havundersøgelser, Serie: Plankton. 1946. No 4. P. 1–523.

Thorson G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // Biol. 1950. Vol. 25. № 1. P. 1–45.

Tiews K. Synopsis of biological data on the common shrimp, *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758) // FAO Fisheries Report. 1970. No 4. P. 1167–1224.

Uchida K., Imai S., Mito S., Fujita S., Ueno M., Shojima Y., Senta T., Tahuka M., Dotsu Y. Studies of the eggs, larval, and juveniles of Japanese fishes // Series 1: Second Laboratory of Fisheries Biology / Fish. Dep., Fac. Agric.: Kyushu Univ.: Fukuoka. Japan. 1958. 148 p. [In Jpn.]

Van der Veer, H.W., Bergman M.J.N. Predation by crustaceans on a newly settled 0-group plaice (*Pleuronectes platessa*L.) population in the western Wadden Sea. Marine Ecology Progress Series. 1987. No. 35. P. 203–215.

Warren P.J. Some observations on the relationship of the bopyrid parasite *Hemiarthrus abdominalis* (Krøyer) with *Pandalus montagui* and *Pandalus borealis* Krøyer // Crustaceana. 1974. No 27. P. 21–26.

Warren P.J., Sheldon, R.W. Feeding and Migration Patterns of the Pink Shrimp, *Pandalus montagui* , in the Estuary of the River Crouch, Essex, England // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 1967. No 24(3). P. 569–580.

Wehrtmann I.S. How important are starvation periods in early larval development for survival of *Crangon septemspinosa* // Marine Ecology Progress Series. 1991. No 73. P. 183–190.

Wehrtmann I.S., Greve W. Larvae of uncommon caridean decapods in the German Bight: Species composition, distribution and abundance // Helgoland Marine Research. Helgolinder Meeresunters. 1995. No 49. P. 867–886.

Wells P.G., Sprague J.B. Effects of Venezuelan crude oil on American lobster (*Homarus americanus*) larvae in the laboratory // J. Fish. Res. Board Can. 1976. No 33(7). P. 1604–1614.

Wennhage, H., Gibson R.N.. Influence of food supply and a potential predator (*Crangon crangon*) on settling behaviour of plaice (*Pleuronectes platessa*). Journal of Sea Research. 1998. No. 39(1-2). P. 103–112.

Werner F.E., Mackenzie B.R, Perry R.I., Lough R.G., Naimie C.E, Blanton B.O., Quinlan J.A. Larval trophodynamics, turbulence, and drift on Georges Bank: A sensitivity analysis of cod and haddock // Sci. Mar. 2001. No 65. P. 99–115.

Wicksten M.K. Decapod Crustacea of the Californian and Oregonian zoogeographic provinces // Scripts Institution of Oceanography Library Paper. 2011. No 26. P. 1–413.

Wienberg R. On the food and feeding habits of *Pandalus borealis* Kroyer 1838 // Corn. Meer. int. Coun. Explor. Sea. C.M.-ICES/K. 1980. No 9. P. 1–25.

Wienberg R. On the food and feeding habits of *Pandalus borealis* Krgyer 1838 // Arch. Fischerei wiss. 1981. No 31. P. 123–137.

Wienberg R. Studies on the influence of temperature, salinity, light and feeding rate on laboratory reared larvae of deep sea shrimp, *Pandalus borealis* Kroyer 1838 // Meeresforschung. 1982. No 29(3). P. 136–153.

Wilcox J.R., Jeffries H.P. Feeding habits of the sand shrimp *Crangon septemspinosa* // Biological Bulletin. 1974. No 146. P. 424–434.

Willftihr-Nast J., Rosenthal H., Udo P.J., Nast F. Laboratory cultivation and experimental studies of salinity effects on larval development of the African river prawn *Macrobrachium volienhovenii* (Decapoda, Palaemonidae) // Aquatic Living Resources. 1993. No 6. P. 115–137.

Williamson D.I. Crustacea, Decapoda: Larvae IV. Caridea Families Oplophoridae, Nematocarcinidae and Pasiphaeidae // Cons. Perm. Int. Explor. Mer. 1962. Fiche 92. P. 1–5.

Williamson D.I. Crustacea: Decapoda: Larvae V. Caridea Family Hippolytidae // The sea: International Council for the Exploration of Fiches D'Identification du Zooplankton / Cons. Perm. Int. Explor. Mer. 1957. Fiche 68. P. 1–5.

Williamson D.I. Names of larvae in the Decapoda and Euphausiacea // Crustaceana. 1969. No 16. P. 210–213.

Williamson D.I. Larval morphology and diversity. In L.G. Abele (ed.). The Biology of Crustacea. Vol. 2. Embryology, Morphology, and Genetics. New York: Academic Press. 1982. P. 43–110.

Wishner K.F. The biomass of deep-sea benthopelagic plankton // Deep Sea Res. 1980. No 27A. P. 203–216.

Wollebaek A. Le developpement du genre *Sclerocrangon* (G.O. Sars). Bergens museums aarbog. 1906. No 11. P. 1–9.

Wolotira R., Munk E., Bowerma J.H. Seasonal distribution and abundance of decapod larvae for the Kodiak Island region // Northwest and Alaska Fish. Cent. 1984. Processed Rpt. 84–01. NMFS/NWAFRC, Seattle, Washington. 167 p.

World Register of Marine Species (WoRMS). <http://www.marinespecies.org/>

Yamashita K., Hayashi K. Larvae of Decapoda, Macrura in the vicinity of Miyazima aquarium, Miyazima, the Seto Inland Sea I. *Heptacarpus rectirostris* (Stimpson) (Caridea, Hippolytidae) // Proceedings of Japanese Society of Systematic Zoology. 1979. No17. P. 45–51. [In Jpn]

Yamashita K., Hayashi K. Larvae of Decapoda, Macrura in the vicinity of Miyazima aquarium, Miyazima, the Seto Inland Sea II. *Heptacarpus pandaloides* (Stimpson) and *H. geniculatus* (Stimpson) (Caridea, Hippolytidae) // Proceedings of Japanese Society of Systematic Zoology. 1980. No 19. P. 16–23. [In Japanese]

Yang H.J., Kim C.H. Zoeal stages of *Hectacarpus futilinostriis* (Decapoda, Crustacea. Hippolytidae) reared in the laboratory // Crustaceana. 2005. No 78(5). P. 543–564.

ПРИЛОЖЕНИЕ. Список видов креветок из камчатских и чукотских вод

Вид	Русское название	Биогеография	Глубины для взрослых	Описанные стадии	Источник
1	2	3	4	5	6
Семейство Pandalidae					
<i>Pandalopsis dispar</i> Rathbun, 1902	Креветка пластинчатая длинноусая	Тихоокеанский приамериканский, бореальный	Нижнесублиторальный- нижнебатиальный 100–450	I–VI	Berkeley, 1930; Park <i>et al.</i> , 2003
<i>Pandalopsis lamelligera</i> (Brandt, 1851)	Креветка равнолапая пластинчатая	Тихоокеанский приазиатский, бореальный	0–100 м	не описан	—
<i>Pandalopsis aleutica glabra</i> Kobjakova, 1936	Креветка равнолапая алеутская	Тихоокеанский приазиатский, высокобореальный	Батиальный 504–1489 м	не описан	—
<i>Pandalopsis zarenkovi</i> Ivanov & Sokolov, 2001	Креветка Заренкова	Тихоокеанский приазиатский, высокобореальный	Сублиторальный 362 м	не описан	—
<i>P. goniurus</i> Stimpson, 1860	Креветка углохвостая	Тихоокеанский широко распространенный, арктическо-бореальный	Сублиторальный 1–450 м	I–VII	Haynes, 1978; Иванов 1965; Макаров, 1966; Sedova, Grigoryev 2017; Григорьев, Седова 2018
<i>P. hypsinotus</i> Brandt, 1851	Креветка гребенчатая	Тихоокеанский широко распространенный, бореальный	Сублиторальный, проникает в верхнюю батиаль 0,2–460 м	I–IX	Haynes, 1976; Kurata, 1964; Berkeley 1930
<i>P. platyceros</i> Brandt, 1851	Креветка пятнистая	Тихоокеанский широко распространенный, низкобореальный	Сублиторальный, проникает в верхнюю батиаль до 487 м	I–IX	Price & Chew, 1972; Berkeley, 1930

1	2	3	4	5	6
<i>P. tridens</i> Rathbun, 1902	Креветка трезубая	Тихоокеанский широко распространенный приамериканский, бореальный	Сублиторально-батиальный 5–1984	I–VI	Haynes, 1976; Иванов, 1971; Grigoryev 2017; Григорьев, Седова 2018
<i>Pandalus eous</i> Makarov, 1935	Креветка северная	Широко распространенный, тихоокеанский, бореальный	Сублиторально-батиальный 10–1380 м	I–VIII, decapodid	Berkeley 1930; Kurata 1964; Haynes, 1979; Squires, 1993; Sedova, Grigoryev, 2017; Григорьев, Седова, 2018
Семейство Crangonidae					
<i>Argis crassa</i> (Rathbun, 1899)	Шримс козырьковый плотный	Тихоокеанский широко распространенный, бореальный	15–132 м	I, II	Иванов, 1968; Sedova, Grigoriev, 2018
<i>A. dentata</i> (Rathbun, 1902)	Шримс козырьковый зубчатый	амфибореальный	сублиторальный 50–200 м	I, II, decapodid	Иванов, 1968; Squires, 1965; Sedova, Grigoriev, 2018
<i>A. lar</i> (Owen, 1839)	Шримс козырьковый обыкновенный	Тихоокеанский широко распространенный, бореальный	сублиторальный 53–180 м	I–III	Макаров, 1967; Sedova, Grigoriev, 2018
<i>Argis ochotensis kamtschatica</i> Sokolov, 2001	Шримс козырьковый камчатский	Тихоокеанский приазиатский, бореальный	нижняя сублитораль, верхняя батиаль 150–295 м	I	Sedova, Grigoriev, 2018
<i>Argis ochotensis ochotensis</i> Komai, 1997	Шримс козырьковый охотский	Тихоокеанский приазиатский, бореальный	верхнебатиальный более 600 м	I, II	Sedova, Grigoriev, 2018
<i>Argis ovifer</i> (Rathbun, 1902)	Шримс козырьковый Овифера	Тихоокеанский бореальный	сублиторальный 60–333 м	I, II	Sedova, Grigoriev, 2018
<i>C. dalli</i> Rathbun, 1902	Шримс Долла	Тихоокеанский широко распространенный, бореальный	сублиторальный 3–630 м	I–VI, decapodid	Макаров, 1967; Birshiteyn, 1938; Sedova, Grigoriev, 2014

1	2	3	4	5	6
<i>C. septemspinosa</i> Say, 1818	Шримс семишиповый	Тихоокеанский широко распространенный, бореальный	от линии отлива до 295 м	I–VI, decapodid	Макаров, 1966; Kurata, 1964; Tesmen & Broad, 1964; Needler 1941; Sedova, Grigoriev, 2014
<i>Mesocrangon intermedia</i> (Stimpson, 1860)	Шримс промежуточный	Тихоокеанский широко распространенный, бореальный	сублиторальный 15–400 м	I–V, decapodid	Макаров 1966; Sedova, Grigoriev, 2014a; ; Sedova, Grigoriev, 2014b; Седова, Григорьев, 2015
<i>Mesocrangon volki</i> Birstein, Vinogradov, 1953	Шримс Волка	Тихоокеанский приамериканский, бореальный	сублиторальный 93–112 м	не описан	—
<i>Neocrangon communis</i> Rathbun, 1899	Шримс обыкновенный	Тихоокеанский широко распространенный, арктическо-бореальный	Сублиторально-батиальный 30–1450	I–V, decapodid	Иванов 1968; Макаров 1966; Sedova, Grigoriev, 2014; Седова, Григорьев, 2015; Sedova, Grigoriev, 2016
<i>Neocrangon abyssorum</i> (Rathbun, 1902)	Шримс абиссальный	тихоокеанский, бореальный	нижнесублиторально-абиссальный 97–3330 м	не описан	—
<i>Paracrangon echinata</i> Dana, 1852	Шримс длинноклювый	Амфипацифический, бореальный	сублиторальный 10–200 м	I–III	Макаров, 1966
<i>Sclerocrangon boreas</i> (Phipps, 1774)	Шримс-медвежонок северный	Циркумбореальный широко распространенный	сублиторальный 10–366 м	I	Макаров, 1966, Makarov, 1968
<i>S. salebrosa</i> (Owen, 1839)	Шримс-медвежонок шипастый	Тихоокеанский приазиатский, бореальный	сублиторальный 10–250 м	I	Макаров, 1968
<i>S. zenkevitchi</i> Birshtein & Vinogradov, 1953	Шримс-медвежонок Зенкевича	тихоокеанский, бореальный, эндемик Берингова моря	абиссальный 2995–3940	I	Birstein, Vinogradov, 1953

1	2	3	4	5	6
<i>Metacrangon variabilis</i> (Rathbun, 1902)	Шримс изменчивый	Тихоокеанский приамериканский, бореальный	Сублиторальный 90–1250 м	не описан	—
<i>Rhynocrangon alata</i> (Rathbun, 1902)	Шримс бородавчатый	Тихоокеанский широко распространенный, бореальный	Сублиторальный 90–216 м	не описан	—
<i>Rhynocrangon sharpi</i> (Ortmann, 1895)	Шримс Шарпа	Тихоокеанский широко распространенный, бореальный	Сублиторальный 30–270 м	I–VI	Kurata, 1964; Макаров 1966
Семейство Thoridae					
<i>Birulia sachalinensis</i> Brashnikov, 1903	Бирулия Сахалинская	Тихоокеанский приазиатский, бореальный	Сублиторальный 30–118 м	не описан	—
<i>Eualus barbatus</i> (Rathbun, 1899)	Эвалус бородатый	Тихоокеанский приамериканский, бореальный	Сублиторальный, проникает в верхнюю батиаль 82–507 м	I	Иванов, 1971
<i>Eualus avinus</i> (Rathbun, 1899)	Эвалус птичеклювый	Тихоокеанский приамериканский, бореальный	Сублиторально-батиальный 46–642 м	не описан	—
<i>Eualus biunguis</i> (Rathbun, 1902)	Эвалус двукогтистый	Тихоокеанский широко распространенный, бореальный	Сублиторально-батиальный 200–1800 м	не описан	—
<i>E. belcheri</i> (Bell, 1855)	Эвалус Белчера	Циркумбореальный, преимущественно арктический	Сублиторальный 27–100 м	I–V	Squires, 1993; Pike, Williamson 1960
<i>E. macilentus</i> (Krøyer, 1842)	Эвалус тощий	Циркумбореальный арктический	Сублиторальный 27–267 м	I	Иванов, 1971
<i>Eualus middendorffi</i> Brashnikov, 1907	Эвалус Миддендорфа	Тихоокеанский широко распространенный, бореальный	Сублиторальный 6–240 м	не описан	—

1	2	3	4	5	6
<i>E. pusiolus</i> (Kröyer, 1841)	Эвалус мелкий	Циркумбореальный широко распространенный	Сублиторально-батиальный 0–1380 м	I–II	Williamson, 1961; Williamson, 1957
<i>E. suckleyi</i> (Stimpson, 1864)	Эвалус суклея	Широко распространенный арктическо-бореальный	Сублиторально-батиальный 27–1025 м	I–III	Haynes, 1981
<i>Eualus townsendi</i> (Rathbun, 1902)	Эвалус Тоунсенда	Тихоокеанский широко распространенный, бореальный	Сублиторально-батиальный 130–240 м	не описан	—
<i>E. fabricii</i> (Kröyer, 1841)	Эвалус Фабриция	Циркумбореальный арктический	Сублиторальный 0–255 м	I–IV, decapodid	Haynes, 1981; Squires, 1993
<i>Heptacarpus camtschaticus</i> (Stimpson, 1860)	Гептакарпус камчатский	Тихоокеанский широко распространенный, бореальный	Верхнесублиторальный 0–108 м	I	Haynes, 1981
<i>Heptacarpus moseri</i> (Rathbun, 1902)	Гептакарпус Мозера	Тихоокеанский приамериканский, бореальный	Сублиторальный, проникает в верхнюю батиаль 0–1100 м	не описан	—
<i>Heptacarpus flexus</i> (Rathbun, 1902)	Гептакарпус изогнутый	Тихоокеанский широко распространенный, бореальный	Сублиторальный 4–250 м	не описан	—
<i>Lebbeus armatus</i> (Owen, 1839)	Леббеус вооруженный	Тихоокеанский, аркто-бореальный	Сублиторальный, проникает в верхнюю батиаль 11–518	I–II, dec.	Haynes, 1978; Иванов, 1971
<i>L. polaris</i> (Sabine, 1821)	Леббеус полярный	Циркумпольный, арктическо-бореальный	Сублиторальный 3–390 м	I–II, decapodid	Haynes, 1981; Squires, 1993
<i>Lebbeus fasciatus</i> (Kobjakova, 1936)	Леббеус полосатый	Тихоокеанский широко распространенный, бореальный	0–32 м	не описан	—
<i>Lebbeus spinirostris</i> (Kobjakova, 1936)	Леббеус остроклювый	Тихоокеанский, приазиатский, бореальный	180 м	не описан	—
<i>Lebbeus uschakovi</i> (Kobjakova, 1936)	Леббеус Ушакова	Тихоокеанский, приазиатский, бореальный	Сублиторальный 180 м	не описан	—
<i>Lebbeus schrencki</i> (Brazhnikov, 1907)	Леббеус Шренка	Тихоокеанский бореальный	Сублиторальный 12–183 м	не описан	—

Окончание Прил.

<i>Spirontocaris brashnikovi</i> Kobjakova, 1936	Спиронтокарис Бражникова	Тихоокеанский, приазиатский, бореальный	От литорали до 37 м	не описан	—
<i>Spirontocaris arcuata</i> Rathbun, 1902	Спиронтокарис изогнутый	Тихоокеанский арктическо-бореальный	Сублиторально-батиальный 5–641 м	I	Haynes, 1981
<i>Sp. intermedia</i> Makarov & Kobjakova, 1936	Спиронтокарис промежуточный	Актически-бореальный	Сублиторальный 27–230 м	I	Иванов, 1971; Hayashi, 1977
<i>Sp. murdochi</i> Rathbun, 1902	Спиронтокарис Мердока	Тихоокеанский широко распространенный, бореальный	Сублиторальный 12–240 м	I–III	Haynes, 1984
<i>Sp. ochotensis</i> (Brandt, 1851)	Спиронтокарис охотский	Тихоокеанский широко распространенный, бореальный	Сублиторальный 0–247 м	I	Haynes, 1981
<i>Sp. phippisii</i> (Kröyer, 1841)	Спиронтокарис Фиппса	Циркумполярный арктический	Сублиторальный 10–225 м	II–V	Squires, 1993; Pike, Williamson 1961; Stephensen, 1916
<i>Sp. spinus</i> (Sowerby, 1805)	Спиронтокарис колючий	Тихоокеанский, приазиатский, бореальный	Сублиторальный 16–400 м	I–VI, decapodid	Squires, 1993; Pike, Williamson, 1961
<i>Spirontocaris lamellicornis</i> (Dana, 1852)	Спиронтокарис рогатый	Тихоокеанский приамериканский бореальный	Сублиторальный 3–192 м	не описан	—
<i>Spirontocaris prionota</i> Stimpson, 1864)	Спиронтокарис большеклювый	Тихоокеанский широко распространенный, бореальный	Сублиторальный 19–163 м	не описан	—
<i>Spirontocaris brevidigitata</i> Kobjakova, 1935	Спиронтокарис короткопалый	Тихоокеанский, приазиатский, бореальный	Сублиторально-батиальный 60–1380 м	не описан	—