

*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)

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Петропавловск-Камчатский – 2019

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Камчатский государственный технический университет» (ФГБОУ ВО «КамчатГТУ»)

**Официальные оппоненты:** **Карпинский Михаил Георгиевич**  
доктор биологических наук,  
Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»),  
главный научный сотрудник лаборатории промысловых беспозвоночных и водорослей

**Спиридонов Василий Альбертович**  
доктор биологических наук, ФГБУН  
«Институт океанологии им. П. П. Ширшова Российской академии наук»,  
ведущий научный сотрудник

**Голохваст Кирилл Сергеевич**  
доктор биологических наук, профессор РАН,  
ФГАОУ ВО «Дальневосточный федеральный университет», научный консультант НОЦ нанотехнологии инженерной школы ДВФУ,  
член-корреспондент РАО

**Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук» (ИПЭЭ РАН), г. Москва

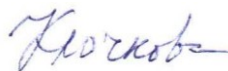
Защита состоится «06» ноября 2019 года в 10.00 часов на заседании диссертационного совета Д 307.008.01 при Камчатском государственном техническом университете (ФГБОУ ВО «КамчатГТУ») по адресу: 683003, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Вилюйская, 56.

Отзывы на автореферат просим направлять по адресу: 683003, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, 35 (КамчатГТУ). Диссертационный совет Д 307.008.01. Факс, электронный адрес: (4152) 42-05-01, e-mail: oni@kamchatgtu.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Камчатского государственного технического университета [www.kamchatgtu.ru](http://www.kamchatgtu.ru)

Автореферат разослан « \_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2019 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
доктор биологических наук



Татьяна Андреевна Ключкова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования.** У берегов Камчатки и Чукотки обитает 58 видов каридных креветок (инфраотряд Caridea). В планктонных пробах, взятых в водах северо-западной части Тихого океана, регулярно присутствуют личинки креветок, относящихся к трем семействам: Crangonidae, Pandalidae и Thoridae. 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). В настоящее время в камчатских и чукотских водах добывают всего несколько видов креветок, т. к. промысловые запасы остальных видов в данном районе не разведаны.

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 также для определения устойчивости экосистемы в условиях изменений климата, особенно в высоких широтах.

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, van der Veer, 2008; Evans, Tallmark, 1985; Hostens, Hamerlynck, 1994; Hostens, 2000; Lapinska, 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, Steele, 1968; van der Veer, Bergman, 1987; Gibson *et al.*, 1995; Modin, Pihl, 1996; Wennhage, 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. Имелись 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, Mc Gowan, 1994; Rothlisberg, 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 изучены плохо. 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: *Mesocrangon intermedia*, *Crangon dalli*, *C. septemspinosa*, *Neocrangon communis*, *Pandalus eous*, *P. goniurus*, *P. tridens*, *Argis crassa*, *A. dentata*, *A. lar*, *A. ovifer*, *A. ochotensi* 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 из камчатских и чукотских вод. 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 быть 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 изучали 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 западно-камчатского шельфа, что в первую очередь связано 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 среднегодовых 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 (Gijón, 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. Автор считает приятной обязанностью выразить благодарность сотрудникам лаборатории морских промысловых рыб КамчатНИРО, участвующим в организации морских экспедиций, любезно предоставившим материалы для исследований и оказавшим 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 разборке планктонных проб. Выражает 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



автор выражает 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 также С. С. Григорьеву, к.б.н., ст.н.с. лаборатории гидробиологии КФ ТИГ ДВО РАН. Выражает 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. Нельзя не выразить благодарность иностранным коллегам: К. Бартилотти (Catia Bartilotti, Instituto Português do Mareda 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.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

В главе изложено состояние изученности фауны и экологии взрослых и личиночных форм каридных креветок, современные проблемы их систематики и краткая история описания личинок северо-западной части Тихого океана, а также методические проблемы изучения креветочного меропланктона.

### Глава 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

На основе многочисленных публикаций дано краткое описание условий обитания личинок креветок в пелагиали восточной части Охотского моря, тихоокеанских водах Камчатки, а также северо-западной части Берингова и Чукотского морей. Приведена характеристика климатических условий, особенностей рельефа и циркуляции водных масс, гидрохимического режима, а также сезонные изменения абсолютных значений и горизонтального распределения температуры воды, ледовые условия.

### 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 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 Джели с диаметром входного отверстия 37,5 см. Всего было обработано 2276 проб. В общей сложности в пробах было обнаружено 16 659 экз. личинок креветок на разных стадиях развития (таблица 1).

Акваторию исследования разделили на 9 районов (рисунок 1): северная, центральная и южная части Западной Камчатки; юго-восток Камчатки, Кроноцкий залив, Авачинский залив; Олюторо-Наваринский район, Анадырский залив и Чукотское море.

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. Для определения видовой принадлежности личинок креветок использовали определители 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).

Личинки креветок обитают в верхнем однородном относительно теплом слое пелагиали (как правило, не глубже 50 м). Только самые старшие зоэа и декаподиты опускаются в промежуточный слой ниже термоклина, поэтому выражать численность личинок в экз./м<sup>3</sup>, как это принято в зоопланктонных исследованиях, не имеет смысла. При расчетах численности личинок в 1 м<sup>3</sup> 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 м<sup>2</sup> морского дна. Поэтому численность личинок была выражена нами в экз./м<sup>2</sup>. 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.

Таблица 1. **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»	22.03.–9.04.2002	30–739	20	48
	СРТМК «Сопочное»	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 «ГИПРО»	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
	СТР «Карымский»	16–22.04.2002	55–1223	23	93
Юго-восток Камчатки	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
Олоторо-Наваринский район	НИС «ГИПРО»	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 «ГИПРО»	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 «ГИПРО»	10.09.–16.09.2010	43–320	15	11

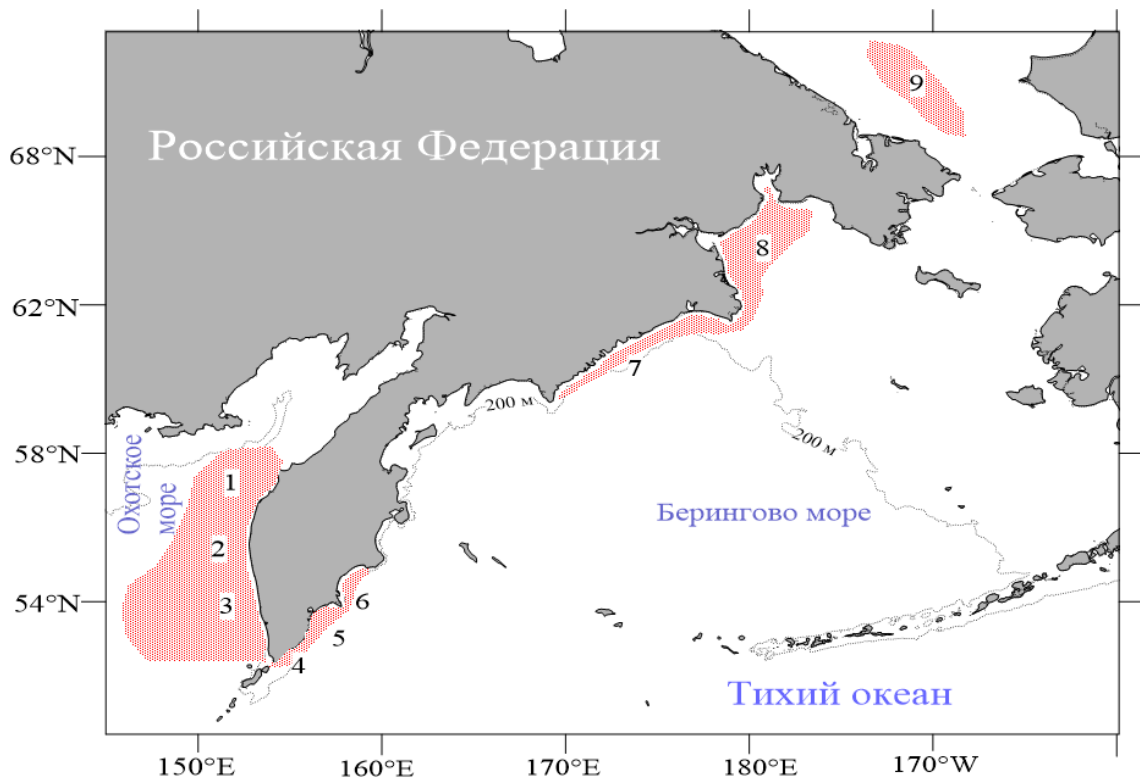


Рисунок 1. **Районы исследования:** 1–3 – северный, центральный и южный районы Западной Камчатки соответственно; 4 – юго-восток Камчатки; 5 – Авачинский залив; 6 – Кроноцкий залив; 7 – Олюторо-Наваринский район; 8 – Анадырский залив; 9 – Чукотское море

В работе были использованы гидрологические материалы рейсовых отчетов, полученные сотрудниками КамчатНИРО и ЧукотГИНРО в соответствующий период (архив КамчатНИРО) и карты распределения взрослых форм креветок (архив ЧукотГИНРО). Дистанционные данные о состоянии среды получены с <http://marine.copernicus.eu/> (Copernicus Marine environment monitoring service).

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

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.

#### **Глава 4. МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА КАРИДНЫХ КРЕВЕТОК РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ**

Для района исследования известно 58 видов каридных креветок. Из них 4 вида предположительно проходят прямое развитие, 6 видов имеют всего 1 личиночную стадию. 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 (таблица 2).

##### **4.1. Особенности морфологии личинок каридных креветок**

В разделе приведено краткое описание морфологии личинок и особенностей развития отдельных структур на разных личиночных стадиях. Дана оригинальная схема строения личинки каридной креветки.

Таблица 2. 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> (Sokolov, 2001)	<i>P. platyceros</i> (Brandt, 1851)
<i>E. macilentus</i> (Kröyer, 1842)	<i>A. ochotensis ochotensis</i> (Komai, 1997)	<i>P. tridens</i> (Rathbun, 1902)
<i>E. pusiolus</i> (Kröyer, 1841)	<i>A. ovifer</i> (Rathbun, 1902)	
<i>E. suckleyi</i> (Stimpson, 1864)	<i>Crangon dalli</i> (Rathbun, 1902)	
<i>Lebbeus armatus</i> (Owen, 1839)	<i>C. septemspinosa</i> (Say, 1818)	
<i>L. polaris</i> (Sabine, 1821)	<i>Mesocrangon intermedia</i> (Stimpson, 1860)	
<i>Spirontocaris arcuata</i> (Rathbun, 1902)	<i>Neocrangon communis</i> (Rathbun, 1899)	
<i>Sp. intermedia</i> (Kobjakova, 1936)	<i>Rhynocrangon</i> sp. (Zarenkov, 1965)	
<i>Sp. murdochi</i> (Rathbun, 1902)		
<i>Sp. ochotensis</i> (Brandt, 1851)		
<i>Sp. phippisii</i> (Kröyer, 1841)		
<i>Sp. spinus</i> (Sowerby, 1805) [in Sowerby, 1804–1806]		

## 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 первые стадии. Описания некоторых видов не совпадают. За последние 30 лет было проведено несколько серьезных ревизий инфраотряда Caridea и отдельных родов. Систематическое положение некоторых видов изменилось. Определителей для личинок креветок северо-западной части Тихого океана на русском языке не существовало. Поэтому потребовалось тщательное изучение морфологии личинок, чтобы выявить наиболее надежные и наименее изменчивые признаки (Григорьев, Седова 2018; Седова, Григорьев, 2015; Sedova, Grigoriev, 2014a, 2014b; Sedova, Grigoryev, 2016, 2017a, 2017b, 2018).

## 4.3. Изменчивость личинок каридных креветок

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 у пандалид оказались длина и вооружение рострума, строение плеоподов и скафоцерита, количество плавательных щетинок, у крагонид – форма тельсона, количество эстетасков, морфология тергитов плеона. Показано, что индивидуальная изменчивость многих морских планктонных ракообразных проявляется в одних и тех же структурах. У ряда таксонов были выявлены уродства различного характера. Чаще всего встречаются самые простые аномалии – редукция какой-либо части конечности. Гораздо реже у ракообразных возникают дополнительные образования, не характерные для данного вида.

Антеровентральный край карапакса у многих личинок каридных креветок зубчатый. Например, у большинства *M. intermedia* I стадии зоза обычно имеет 3 острых, довольно длинных зубца. У зоза *C. dalli* в норме на антеровентральном крае присутствует 2 зубца, но у некоторых экземпляров обнаружен еще один дополнительный зубец позади птеригостомиального шипа. Размеры и положение этих зубцов – также изменчивый признак. Антеровентральный край карапакса *Pandalus eous* III–VII стадий у большинства особей также зубчатый. У некоторых экземпляров зубчики отсутствуют. В пределах нормы изменяется также вооружение антеннул и антенн у многих видов, особенно у представителей рода *Pandalus*, а также вооружение терминального края плеональных сомитов у видов семейства Crangonidae.

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. У личинок семейства Pandalidae обнаружена существенная индивидуальная изменчивость по данному признаку. Например, у зоэа I стадии *P. tridens* и III стадии *P. goniurus* в норме выемка на заднем крае тельсона, как правило, совсем маленькая, неглубокая. В некоторых случаях выемка может быть глубже. Количество щетинок на тельсоне у абсолютного большинства видов – очень надежный и почти не изменчивый признак. Мы обнаружили 2 исключения – *Argis crassa* и *Spirontocaris phippsi*. У них в норме может быть 8 либо 9 пар щетинок на тельсоне (Sedova, Grigorev, 2018; Squires, 1993).

Наибольший размах изменчивости обнаружен для рострума личинок рода *Pandalus* (рисунок 2). Столь широкая индивидуальная изменчивость связана с уменьшением размера или редукции одного или нескольких шипов, чаще всего – дистальных (Sedova, Grigorev, 2017).

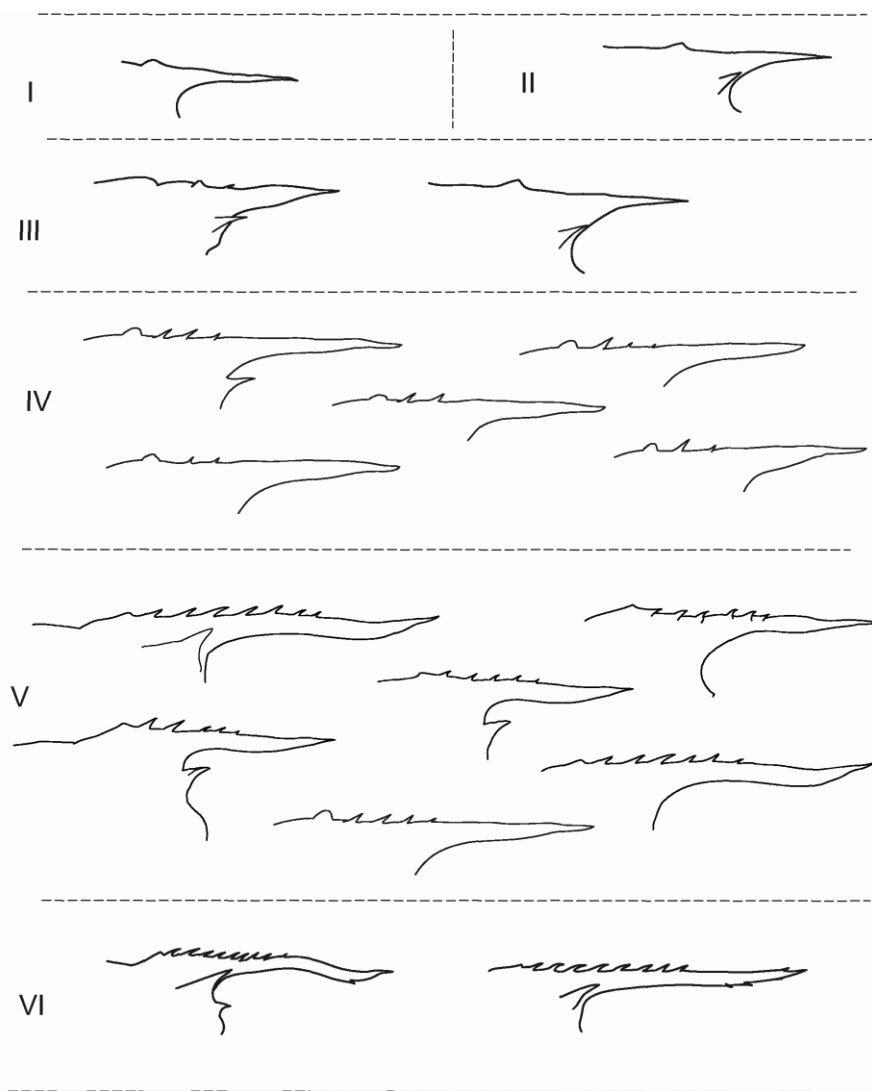


Рисунок 2. Варианты строения рострума у личинок *Pandalus goniurus*:  
I–VI – стадии зоэа

Размеры отдельных экземпляров соответствующих стадий могут существенно различаться. Коэффициент вариации среднего значения по данному признаку в некоторых случаях может достигать 20,4%. На рисунке 3 показано изменение длины личинок по стадиям для некоторых массовых видов креветок. Средний прирост длины за весь период личиночного развития в наших водах у личинок северной креветки *P. eous* составляет 218,8% от начальной длины, прирост длины за одну стадию – в среднем 17,9%. Личинки углохвостой креветки *P. goniurus* за весь планктонный период вырастают примерно на 168,6% от начальной длины, средний прирост общей длины за линьку составляет 17,8%. Наибольший прирост у пандалид отмечен на II–III стадии зоза, минимальный – на последней стадии. Креветки семейства Crangonidae показывают примерно такой же прирост за одну стадию (16,9–22,7%). За весь цикл личиночного развития крагониды увеличивают длину на 100,4–132,9%.

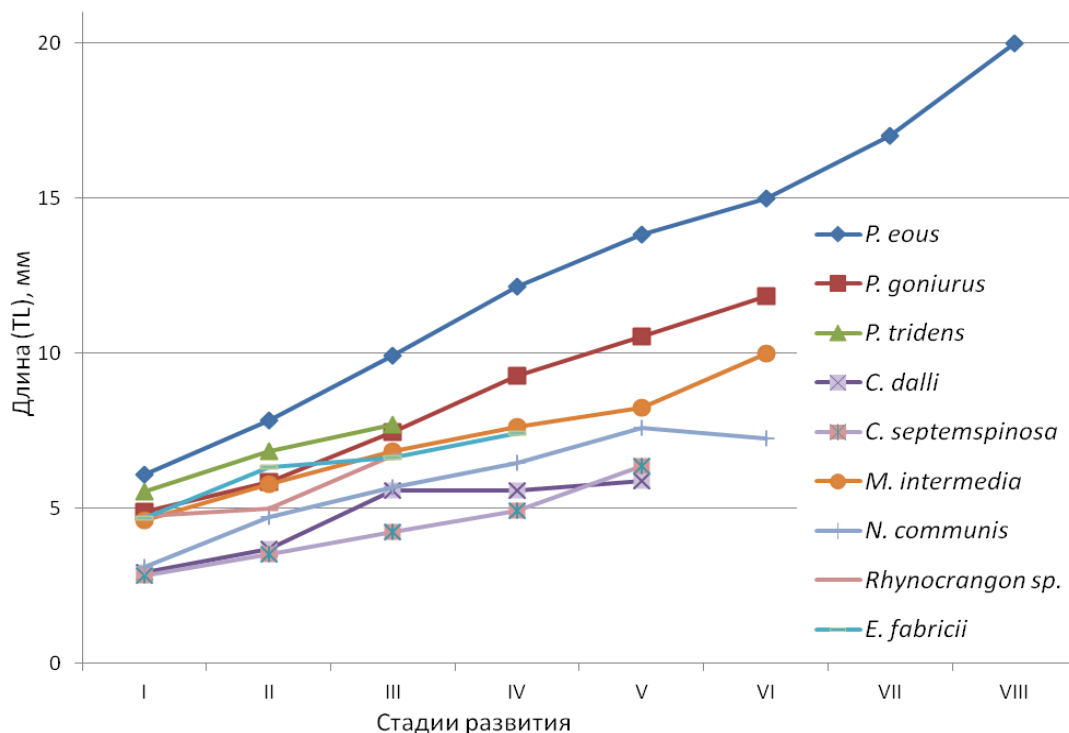


Рисунок 3. Изменение средней длины личинок креветок по мере развития в прикамчатских водах

Были выявлены морфологические и экологические различия пандалид из российских и приамериканских вод. Количество стадий зоза в российских водах Тихого океана увеличено на 1–2 стадии у *P. goniurus* и *P. hypsinotus* и на 2–3 стадии – у *P. eous*.

Размеры личинок *P. eous* из восточной части Берингова моря и района наших исследований почти не различаются. Большие размеры декаподитной стадии из наших вод обусловлены большим количеством



линок и большей продолжительностью развития личинок. 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%).

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 различаются.

#### **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. 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. В данном разделе приведены ключи для определения стадии развития личинки креветки, семейства и вида.

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

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**

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).

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.

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. Исключение – экстремально холодный 2001 г., когда на севере средняя численность была несколько выше (таблица 3). В первой половине лета в самом теплом 2015 г. больше всего было личинок на севере – в среднем 70,9 экз./м<sup>2</sup>.

Таблица 3. Средняя численность личинок креветок в восточной части Охотского моря, экз./м<sup>2</sup>

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	1999	10,0	0	4,0
Сентябрь-октябрь	2003	27,0	18,8	12,0

Личинки креветок были обнаружены в пробах с марта по октябрь по всей акватории района исследования. В марте-апреле личинки были пойманы над глубинами от 305 до 800 м в океанической части моря. Весной личинок находили в пробах регулярно, но в небольшом количестве. 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 креветки присутствовали в 83,8% проб.

Летом личинки были пойманы ближе к берегу над средним и внутренним шельфом. В сентябре основная масса личинок креветок

сосредоточена над глубиной 30–50 м. В пробах присутствовали личинки креветок на разных стадиях развития. Зоэа и декаподиты креветок отмечены в 80,2% всех собранных проб, преимущественно над глубинами от 14 до 100 м. Максимальные скопления обнаружены на севере района исследования в 2015 г. (1410 экз./м<sup>2</sup>). Плотность личинок, как правило, составляла не более 60 экз./м<sup>2</sup> (рисунок 4).

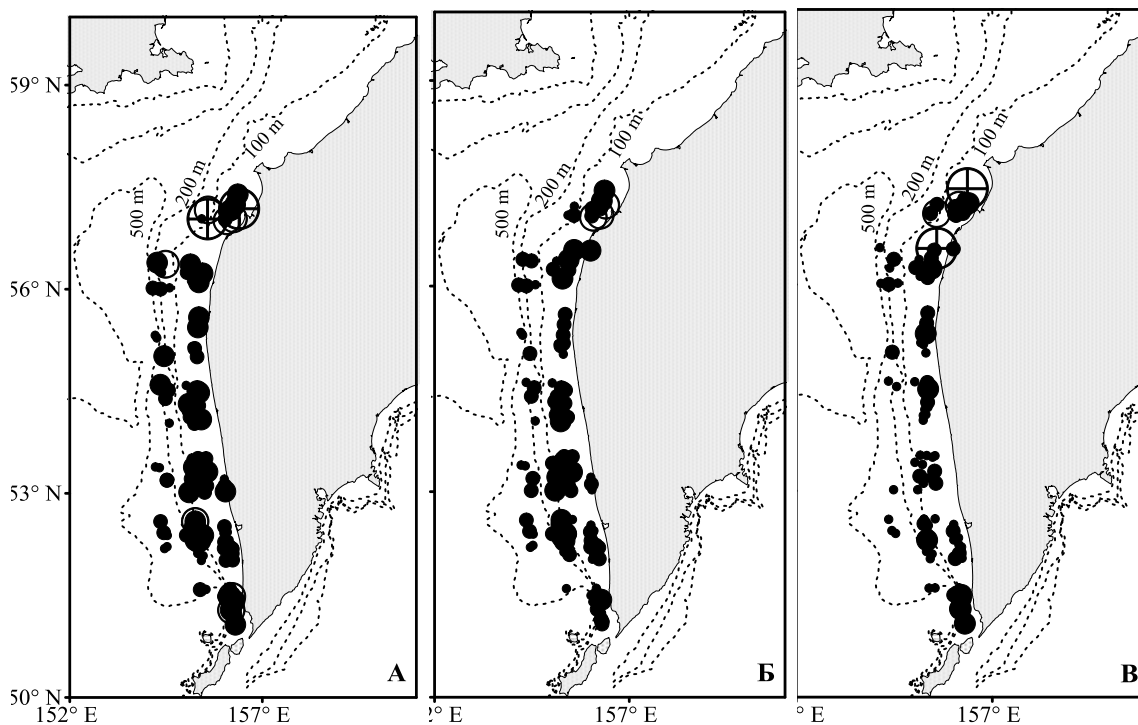


Рисунок 4. Распределение каридных креветок в восточной части Охотского моря в июне-июле 2015 г., экз./м<sup>2</sup>:

А – Crangonidae, Б – Pandalidae, В – Thoridae.

Обозначения: • 1 – 10 экз./м<sup>2</sup> ● 10 – 50 экз./м<sup>2</sup> ● 50 – 200 экз./м<sup>2</sup>

○ 200 – 500 экз./м<sup>2</sup> ⊕ 500 – 1000 экз./м<sup>2</sup>

Наиболее массовым представителем семейства Thoridae 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: *A. crassa*, *A. lar*, *A. ovifer*, *C. dalli*, *M. intermedia*, *N. communis*, *Rhynocrangon* sp. Зоэа разных стадий были 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 присутствовали личинки *M. intermedia* – в 34,7% проб. Единично в пробах отмечены представители *A. crassa*, *A. lar*, *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*. В сентябре основная масса личинок обнаружена над глубинами до 50 м. Над глубинами 50–100 м встречались лишь единичные экземпляры (рисунок 5). Все личинки, пойманные в сентябре, находились на последних стадиях развития.

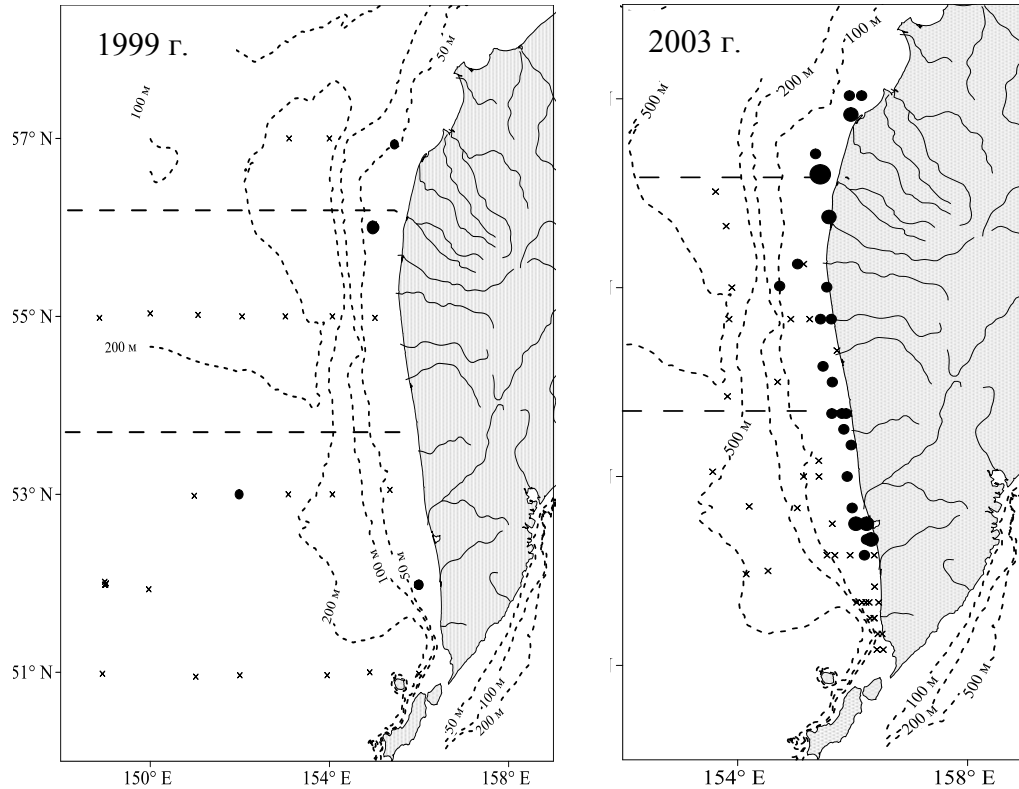


Рисунок 5. Распределение личинок каридных креветок в восточной части Охотского моря в сентябре 1999 и 2003 гг. Обозначения: (экз./м<sup>2</sup>):  
 × – нет улова, • – 1-20, ● – 21-100, ● – 101-500, ● – более 500

## 5.2. Креветочный меропланктон юго-восточной Камчатки

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 *Rhypanocrangon* sp. и *N. communis*, в 2016 г. – *P. goniurus* и *E. fabricii*, в 2017 г. – *P. goniurus* и *P. eous*. Личинки, ранее ошибочно описанные Р. Р. Макаровым как *Paracrangon echinata*, отнесены к роду *Rhypanocrangon*. По видовому составу районы не различались. Для большинства видов появление в Авачинском и Кроноцком заливах, а также на юго-востоке Камчатки совпадает по срокам. В некоторых случаях заливы отличались по количеству отмеченных стадий за счет разных сроков взятия проб.

Самым теплым по данным гидрологических наблюдений может быть признан 2017 г., наиболее холодным – 2009 г. Апрель 2002 г. был

несколько теплее аналогичного периода 2014 г., особенно в прибрежной части акватории. В марте личинки креветок отсутствовали. С апреля по июнь были пойманы личинки, находящиеся на разных стадиях развития. В апреле преобладали младшие зоза, в июне отмечены и младшие, и старшие зоза. Средняя численность личинок на одной станции в разных районах колебалась в пределах 5,5–77,5 экз./м<sup>2</sup> (рисунок 6).

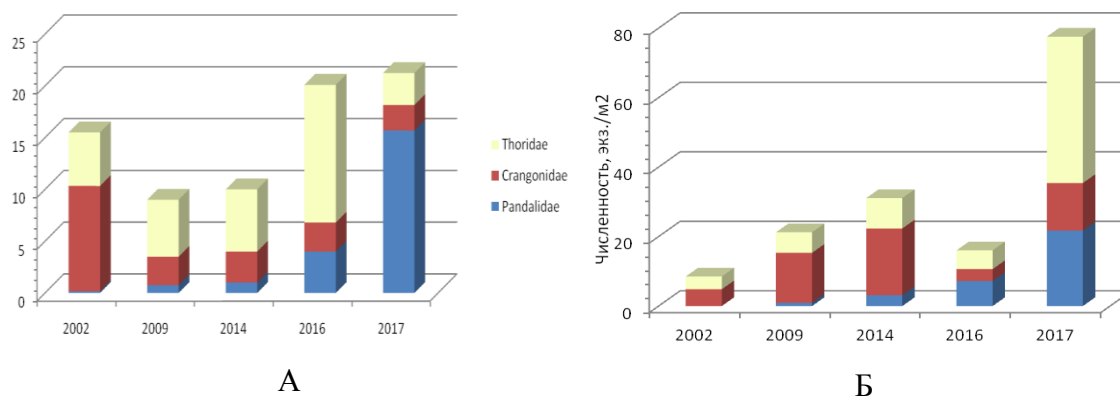


Рисунок 6. Средняя численность личинок креветок по семействам, экз./м<sup>2</sup>:  
А – юго-восточная Камчатка, Б – Авачинский залив

Личинки отмечены в 11,5–75% всех результативных проб с креветками над глубинами до 100 м. Чаще присутствовали в пробах виды из семейства Thoridae. В холодные годы по численности доминировали 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 7.

В Авачинском заливе личинки креветок 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.

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%.

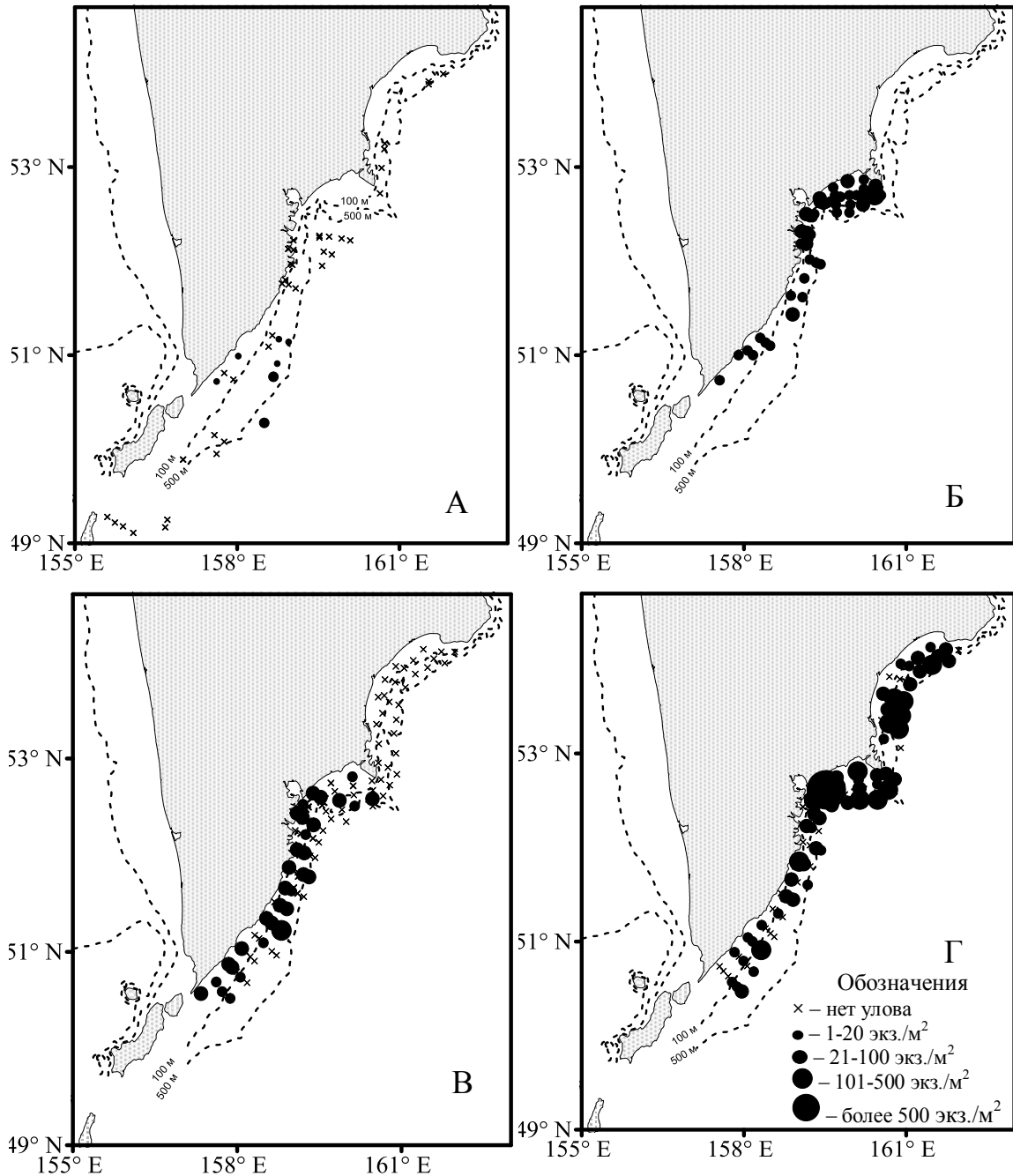


Рисунок 7. Распределение личинок креветок у берегов юго-восточной Камчатки: А – 2002 г., Б – 2009 г., В – 2016 г., Г – 2017 г.

В Кроноцком заливе личинки обнаружены в 75–82,6% от всех проб. В этом районе по численности доминировали *P. goniurus* и виды рода *Eualus*. 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 являлось течение, несущее планктон к берегу, поэтому в этой зоне было отмечено скопление личинок креветок. Второе мощное скопление было обнаружено в южной части залива у берегов п. Шипунский.

### 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). 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 идентифицировать до конца. Личинки видов семейства Crangonidae, а также *Eualus macilentus* были пойманы только в Олюторо-Наваринском районе (рисунок 8). В Анадырском заливе личинки креветок были обнаружены в 26,7% всех обработанных проб, в Олюторо-Наваринском – в 57% проб, взятых над шельфом. 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 виды рода *Eualus* (59,9% от всех личинок). В Олюторо-Наваринском районе по численности доминировали личинки *E. macilentus* и *Eualus* sp.

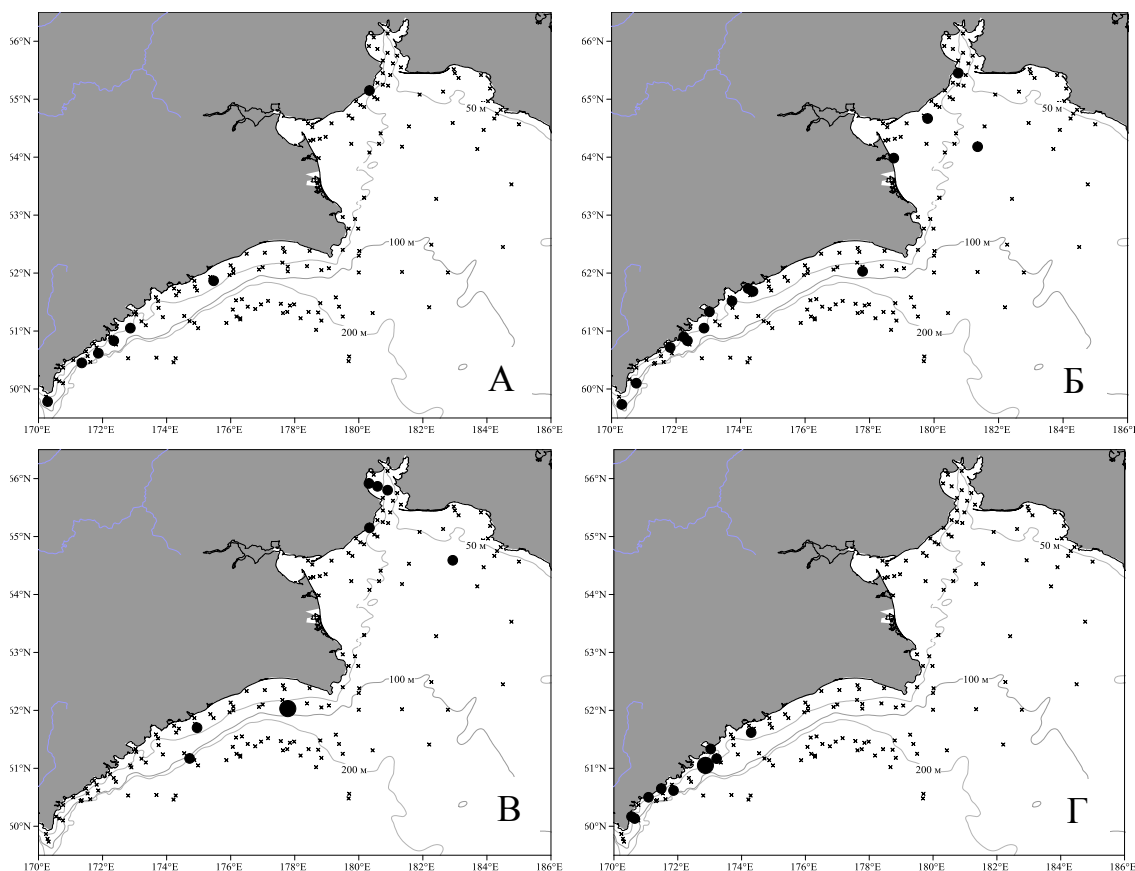


Рисунок 8. Распределение личинок креветок *P. eous* (А), *P. goniurus* (Б), *E. belcheri* (В) и *E. macilentus* (Г) в северо-западной части Берингова моря в 2010 г. Обозначения как на рисунке 7

Над глубинами свыше 256 м личинки креветок не обнаружены. Большая часть личинок поймана в прибрежной части Олюторо-Наваринского района. В Анадырском заливе личинки встречались над глубинами не более 71 м. По количеству пойманных личинок районы значительно различались. В Олюторо-Наваринском районе личинок поймано в 38 раз больше, чем в Анадырском заливе. Скопления личинок отмечены над глубинами 22–99 м. Максимальное скопление личинок (1179,5 экз./м<sup>2</sup>) обнаружено на станции с глубиной 42 м.

#### 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.

В имеющемся материале были обнаружены личинки четырех видов креветок, принадлежавших только к одному семейству – Thoridae. Из них определить до вида удалось лишь одну личинку, остальные были идентифицированы до рода (*Eualus*, *Lebbeus* и *Spirontocaris*). Личинки креветок обнаружены в 26,7% всех проб над глубинами 48–51 м (рисунок 9).

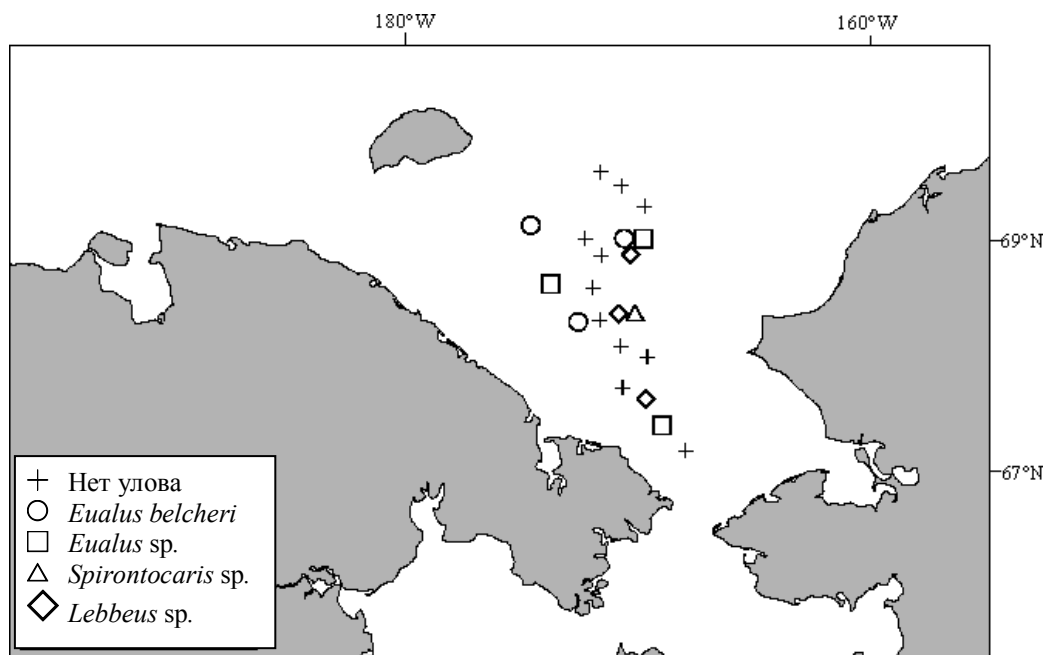


Рисунок 9. Места поимки личинок креветок в Чукотском море осенью 2010 г.



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./м<sup>2</sup> над глубиной 51 м. Личинки обнаружены на станциях с максимальной разницей между поверхностной и придонной температурой воды. В Чукотском море личинки регулярно присутствовали в пробах, хотя и в малом количестве. В Беринговом море они уже 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 преимущественно зависит от двух факторов – температуры и обеспеченности пищей (Schultze, 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, 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, Anger, 1936; Konishi, Kim, 2000; Li, Hong, 2003, 2004; Modlin, 1980; Rodriguez, Cuesta, 2011; Siegfried, 1989; Tesmer, Broad, 1964; Yang, 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 градусо-дней, в среднем около 77 градусо-дней (таблица 4). Зная температуру поверхностного слоя воды, можно рассчитать приблизительную продолжительность отдельной стадии в каждом конкретном случае и общую продолжительность развития.

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.

Таблица 4. Продолжительность одной стадии зоза у личинок каридных креветок в зависимости от температуры воды

Температура, °С	Продолжительность, сут	Количество градусо-дней
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

Вылупление большинства каридных креветок в прикамчатских водах сильно растянуто по срокам (рисунки 10, 11). У отдельных видов самые последние личинки выходят в планктон на 11–17 недель позже первых личинок того же вида. Поэтому в данной работе рассмотрены отдельно ранние личинки (выходят в планктон 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).

Раньше всех вылупляются личинки углохвостой креветки *P. goniurus*. Личинки этого вида относительно мелкие, метаморфоз происходит через 6 стадий зоза. Длительность развития данного вида составляет 45–115 дней. Северная креветка *P. eoous* – довольно крупный вид, рано переходящий на питание беспозвоночными, выходит в планктон одновременно с предыдущим видом. Однако он в своем развитии проходит 8 стадий зоза, поэтому задерживается в меропланктоне на более длительный срок. Личинки *E. fabricii* и *E. belcheri* обнаружены в меропланктоне в эти же сроки. Последними вылупляются виды рода *Argis*.

Дольше всех развиваются ранние личинки северной креветки – до 145 дней в Авачинском заливе. Массовое развитие продолжается 110–150 дней. Позднее других видов оседают *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 и в Беринговом море оседает в конце августа, в Авачинском заливе – в конце июля.

Самый растянутый 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 *P. goniurus* в меропланктоне отсутствует во всех районах, т. к. метаморфоз к этому времени уже заканчивается.

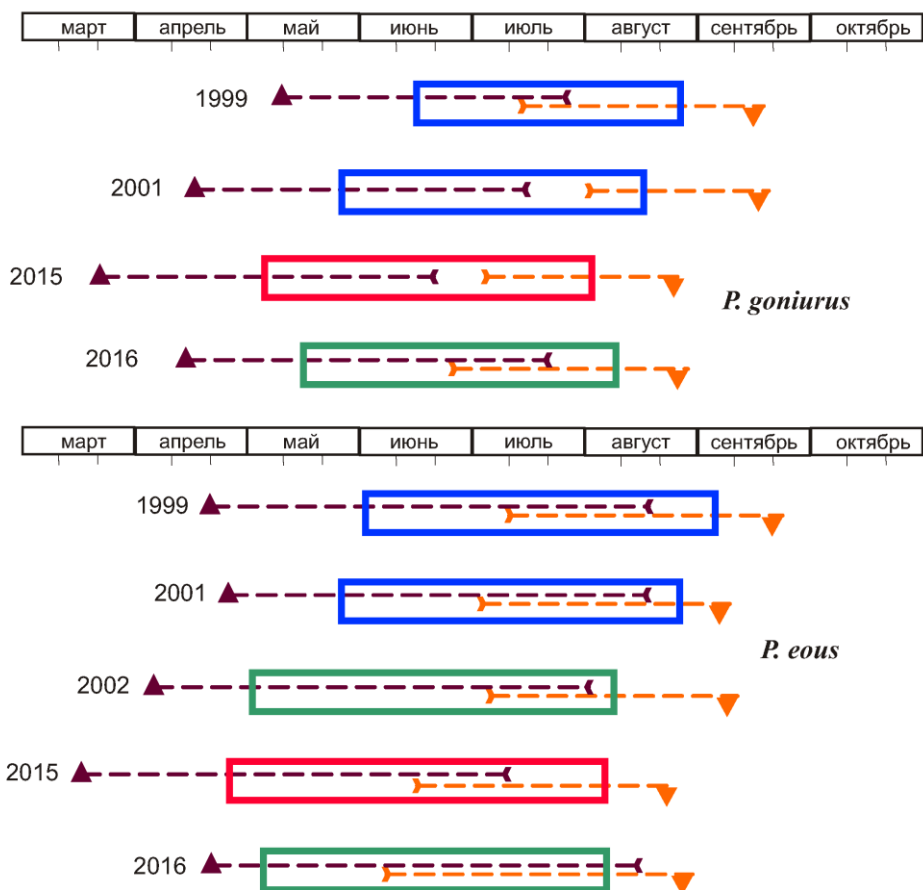


Рисунок 10. Сроки развития личинок *P. goniurus* и *P. eous* в восточной части Охотского моря в теплые (красный), умеренные (зеленый) и холодные (синий) годы. Обозначения:

— массовое развитие    
 - - - - - — ранние личинки    
 . . . . . — поздние личинки  
 ▲ — выход самых ранних личинок    
 ▼ — оседание последних декаподитов

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. 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).

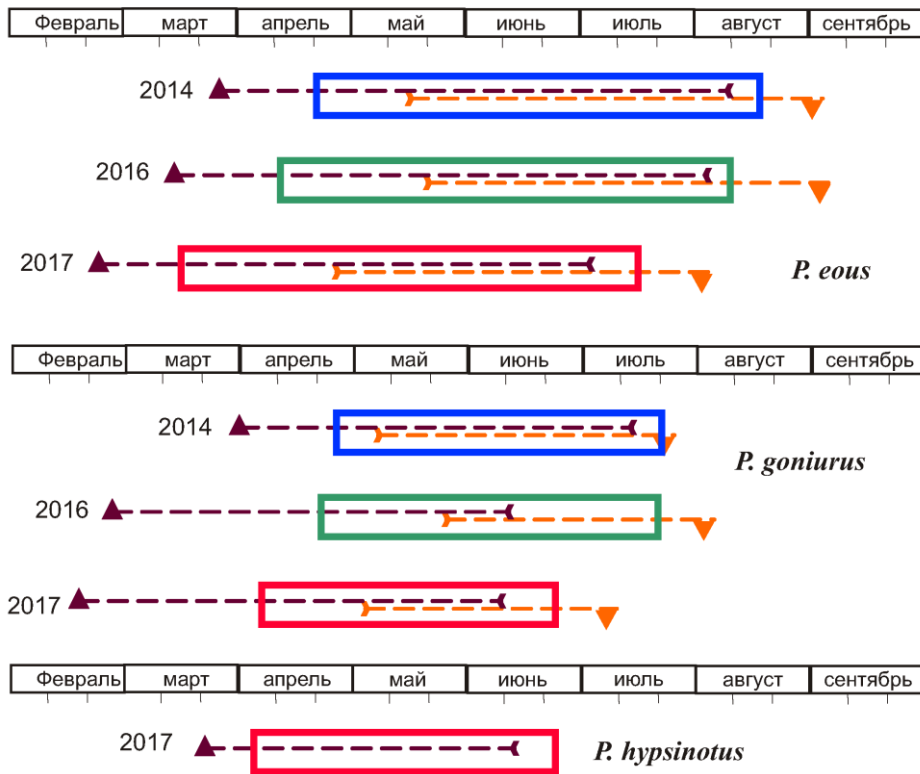


Рисунок 11. Сроки развития личинок семейства Pandalidae у юго-восточных берегов Камчатки. Обозначения как на рисунке 10

## Глава 7. ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА РАЗВИТИЕ КАРИДНЫХ КРЕВЕТОК

В главе описаны основные экологические условия, определяющие рост, развитие и выживаемость личинок каридных креветок: влияние основных абиотических и биотических факторов (температура, соленость, геострофический перенос, структура зоопланктонного сообщества, пищевые взаимоотношения).

### 7.1. Влияние наиболее важных абиотических факторов на развитие креветок

*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. В отдельные годы однородный слой может быть распределен по-разному. В апреле 2002 г. этот слой был достаточно равномерным и составлял всего 22–27 м. В 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 однородный прогретый слой распространяется на большую глубину.

Распределение личинок креветок над определенными глубинами зависит от температуры воды и от времени года. Весной личинки выходят в планктон обычно над океаническими глубинами, а к осени мигрируют на мелководье. 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 5). 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.

Таблица 5. **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

У восточных берегов Камчатки закономерности распределения по глубинам несколько отличаются (таблица 6). Это связано с особенностями гидрологии и рельефа дна. В районе юго-восточной Камчатки весной в холодные годы младшие личинки каридных креветок обитают на меньших глубинах, чем в районе Западной Камчатки, где большая часть личинок была обнаружена далеко от берегов.

Таблица 6. **Встречаемость личинок креветок в весенний период над разными глубинами у берегов юго-восточной Камчатки в зависимости от температурного типа года (% проб)**

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

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 однородный слой. 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.

Вегетационный период в северо-западной части Берингова моря намного короче, чем в Охотском море, поэтому выход личинок должен происходить в более сжатые сроки. 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 Беринговом и Чукотском морях отмечена примерно одинаковая продолжительность развития ранних и поздних личинок. Быстрее развивается основная масса личинок, которые вылупляются в июне, поскольку 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 развития. 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.

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.

*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 не было практически никакой разницы. Поэтому в районе юго-восточной Камчатки данный фактор не оказывает существенного влияния на развитие креветок.

В районе Западной Камчатки вблизи берегов отмечены зоны значительного распреснения воды в районе впадения рек. 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. Старшие личинки в прикамчатских водах обитают над большими глубинами, где соленость ниже, а потом, постепенно двигаясь к берегу и опускаясь в более глубокие слои, постепенно привыкают к повышенной концентрации растворенных солей. Оседание личинок креветок у берегов Западной Камчатки происходит на малых глубинах, и молодь большинства видов живет на меньших глубинах, чем взрослые (Соколов, 2000).

*Влияние течений.* Характерное влияние на распределение личинок оказывают приливно-отливные течения. Там, где эти течения наиболее сильные, на севере шельфа, пояс личинок вдоль берегов Западной Камчатки шире. Южнее, где действие этих течений не так выражено, 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 чужеродных видов из района Курильских островов и Тихого океана (Макаров, 1969; Седова, 2004; Седова, Пташкина, 2018).

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 в отдельные годы 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 (Макаров, 1968).

Весной личинки развиваются над большими глубинами, летом над глубинами 70–100 м в восточной части Охотского моря сосредоточена основная масса личинок. В сентябре почти все личинки сосредоточены в районе глубин менее 50 м. Так называемый «личиночный пояс», таким образом, формируется в различные сезоны над разными глубинами. У берегов юго-восточной Камчатки не выражен характерный «личиночный пояс», как в районе западно-камчатского 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 первой стадии в большинстве случаев были отмечены над глубинами более 400 м. Младшие личинки имеют небольшие размеры (как правило, около 3–4 мм), 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, постепенно меняют свой спектр питания и лучше сопротивляются влиянию течений. К концу пелагического периода креветки оказываются над наиболее подходящими для оседания глубинами. На распределение личинок влияет также и активность самих личинок, которые могут менять горизонт обитания, а также совершать горизонтальные передвижения в пределах круговоротов.

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 более суровые. Оттуда личинки могут быть вынесены течениями в зону с благоприятными температурами.

## **7.2. Влияние биотических факторов на развитие личинок креветок**

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



использованы свои и литературные данные (Горбатенко, 1990, 2009), поскольку размер ячеек ихтиопланктонной сети почти не улавливает организмы менее 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 1,0 г/м<sup>3</sup>. Биомасса кормового зоопланктона, образованная преимущественно ракообразными, также была значительной.

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; Седова и др., 2017). 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 западно-камчатском шельфе проводить с учетом не только распространения прибрежных видов зоопланктона, но и исходя из распределения основных концентраций меропланктона.

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. Креветки также вовлечены в детритные цепи, поскольку у младших личинок, ювенильных и многих взрослых особей детрит входит в состав рациона.

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. консументы второго и третьего порядка, представлен щетинкочелюстными, амфиподами, медузами, сифонофорами, птероподами, декаподами и большинством личинок и молоди нектона. 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, 1990, 2009). Максимальные концентрации хищного планктона во все сезоны отмечены в прибрежной зоне, а минимальные – в открытых водах.

По литературным источникам показано значение личинок креветок и взрослых форм в питании различных гидробионтов. Приведены сведения о спектре питания личинок креветок и взрослых особей. Личинок креветок в прикамчатских водах могут выедать 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 молодежи нерки и кеты.

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.

## **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.

### 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. Все каридные креветки принадлежат к так называемым К-стратегам, поскольку они в той или иной форме проявляют заботу о потомстве. Все представители инфраотряда Caridea откладывают икру на плеоподы и вынашивают ее в течение длительного инкубационного периода. Это повышает выживаемость икры и в конечном счете помогает этим креветкам освоить высокие широты, но снижает индивидуальную плодовитость (Буруковский, Дмитриева, 1977). 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 (Макаров, 1968).

На ранних стадиях развития личинки обитают вблизи поверхности, а на поздних стадиях – вблизи дна. Стадии зоэа IV и V для личинок креветок большинства видов можно считать переходными, когда они переходят от питания водорослями к потреблению зоопланктона (Wolotira *et al.*, 1984). 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. Оседают декаподитные стадии вблизи районов обитания основной части молоди данного вида.

Вылупление ранних личинок происходит в самый пик цветения фитопланктона, которым зоэа 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. 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 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.

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.

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). Факты укорочения свободного личиночного развития вплоть до вынашивания потомства под абдоменом отмечались многими исследователями (Dobkin, 1965; Gurney, 1942; Sars, 1890, 1911; Wollebaek, 1906).

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 (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. Эти личинки при вылуплении более продвинуты в развитии и более жизнеспособные.

## **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 прослежен на представителях каридных личинок из прикамчатских вод. Учитывали 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.

Группу видов в сообществе, обладающую сходными функциями и нишами, принято называть гильдиями. Экологической гильдией является любая группа разновидностей, которая эксплуатирует одни и те же ресурсы, часто связанными способами. Ограничения видового объема гильдии объясняются необходимостью сохранения между видами определенного минимального уровня сходства (Чернова, Былова, 2004). В соответствии с данными положениями, на основании выполненных в предлагаемой работе исследований в личиночном сообществе каридных креветок из прикамчатских и чукотских вод было выделено 7 экологических гильдий (рисунок 12).

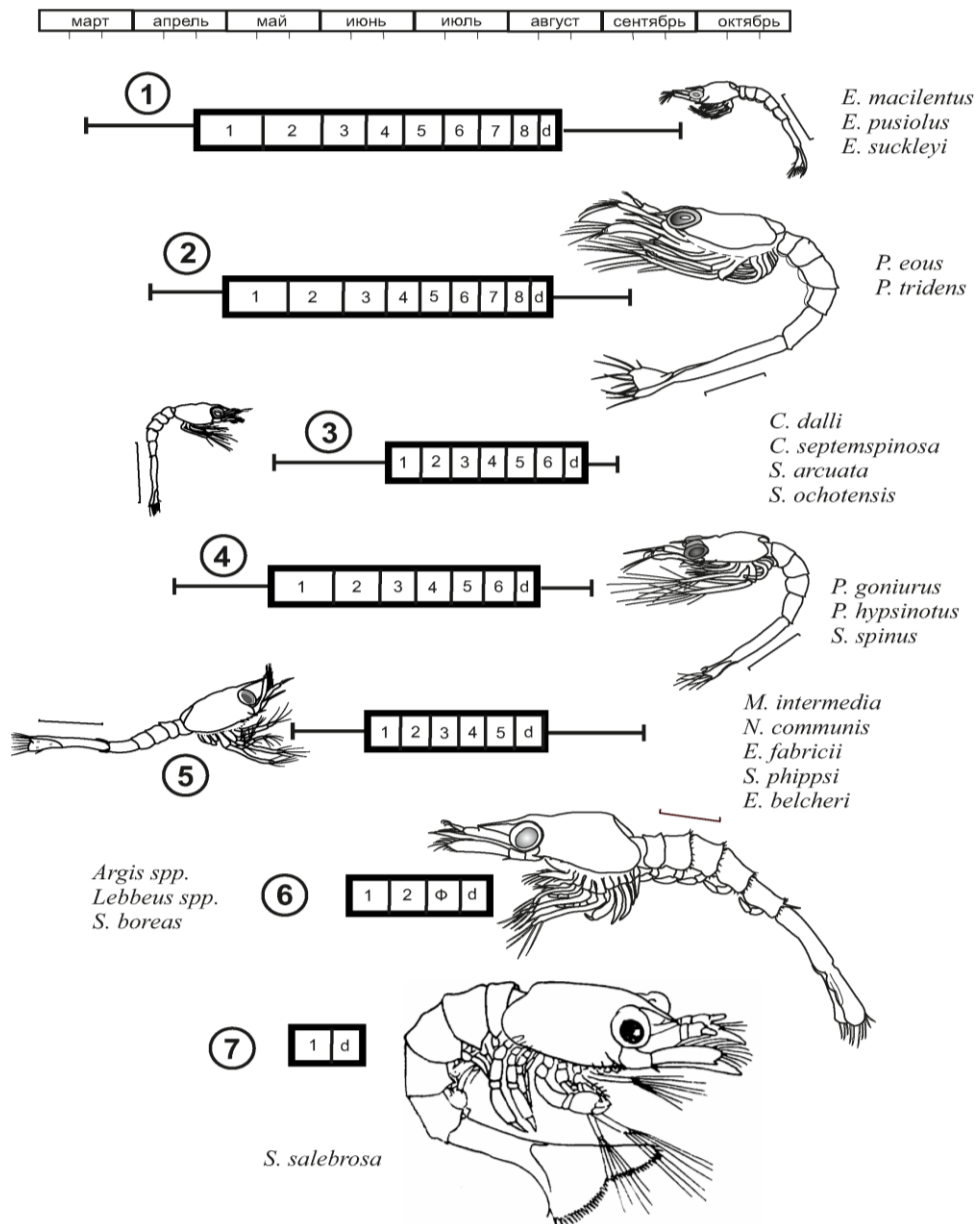


Рисунок 12. Сроки развития и морфология первой стадии для отдельных экологических гильдий в восточной части Охотского моря. Масштаб 1 мм.

Условные обозначения: 1–8 – стадии зоэа; d – декаподитная стадия; φ – факультативная стадия. ① — ⑦ порядковый номер гильдии

*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, зоэа 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*.

*Третья гильдия* – личинки вылупляются из относительно мелких яиц практически без переоподов или с сильно недоразвитыми переоподами (в виде бугорка) и развиваются через 6 стадий зоэа 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 зоэа и 1–2 декаподитных стадии, 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 зоэа 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 зоэа и 1 декаподитной стадией. Вылупляются из крупных яиц с большим количеством желтка. Младшие зоэа 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 зоэа две. У некоторых видов рода *Argis* имеется третья (факультативная) стадия зоэа. К этой гильдии относятся все виды рода *Argis*, *Lebbeus*, *S. boreas*.

*Седьмая гильдия* – виды, имеющие всего одну стадию зоэа. Развитие конечностей соответствует старшей зоэа видов шестой гильдии. Тельсон очень сильно расширен, количество терминальных щетинок увеличено до 17 и более пар. В восточной части Охотского моря обитает шримс *Sclerocrangon salebrosa*, личинки которого соответствуют данному варианту развития (Макаров, 1966, 1968).

На конкретных примерах показаны особенности развития видов выделенных личиночных гильдий Caridea в восточной части Охотского моря, поскольку этот район лучше изучен. 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.

По сравнению с четвертой гильдией, виды третьей гильдии меньше страдают от хищников. Четвертая гильдия пространственно расходится с третьей и седьмой, по питанию – со второй гильдией. Виды шестой и седьмой гильдий получают преимущество за счет 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.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной работе подведен итог всем накопившимся сведениям по морфологии, биологии и экологии личинок каридных креветок 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 возможно составить таксономические ключи и выявить основные закономерности пространственного распределения личинок массовых видов креветок в прикамчатских и чукотских водах. В Беринговом море личиночное развитие изучали ранее только в приамериканских водах. К настоящему времени получены данные также и для северо-западной части Берингова моря. Сведения по личиночному развитию креветок в российских водах Чукотского моря были получены впервые. Получены новые данные о влиянии отдельных факторов среды на личиночное развитие креветок.

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. Полученные данные подтвердили правомерность выделения родов *Neocrangon* и *Mesocrangon*, проведенное ранее по взрослым формам Н. А. Заренковым (1965).

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. Показано, что развитие *C. septemspinosa* в популяции креветок из Тихого океана укорочено по сравнению с креветками из Атлантического океана.

Распределение креветочного меропланктона по акватории района исследования имеет неравномерный характер. Одна из причин – воздействие поверхностных течений и циклонических вихрей. Более существенный геострофический перенос личинок и перераспределение их в пространстве отмечены для юго-восточного района исследования.

## 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 рострума, 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./м<sup>2</sup>, в первой половине лета – 13,1–133 экз./м<sup>2</sup>, в сентябре – от 1 до 27 экз./м<sup>2</sup>. 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 западно-камчатского района – 1410 экз./м<sup>2</sup>.

Большая часть личинок креветок развивается в верхнем, наиболее прогретом 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 публикаций по материалам диссертации:**

Всего по морским ракообразным (Copepoda, Euphausiacea, Amphipoda, Mysidacea, Decapoda) соискателем опубликовано 47 научных работ. Из них 25 статей в журналах, рекомендованных ВАК РФ, 11 работ входят в международную базу данных Scopus. По теме диссертации опубликовано 22 работы.

#### **Международные и российские научные рецензируемые журналы, рекомендованные ВАК РФ**

(\* издания, зарегистрированные в Scopus):

1. **Седова, Н. А.** Распределение личинок креветок в районе юго-восточного побережья Камчатки весной 2009 года / Н. А. Седова, С. С. Григорьев // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2013. – № 3. – С. 77–86.

2. \* **Sedova, N. A.** Megalopa of *Mesocrangon intermedia* (Decapoda, Crangonidae) from the eastern part of the sea of Okhotsk / N. A. Sedova, S. S. Grigoriev // Zoosystematica Rossica. – 2014. – Vol. 23 (2). – P. 189–197.

3. \* **Sedova, N. A.** Systematic position of *Neocrangon communis* (Decapoda, Crangonidae) based on the features of larval morphology / N. A. Sedova, S. S. Grigoriev // *Zootaxa*. – 2014. – № 3827 (4). – P. 559–575.

4.1. **Седова, Н. А.** Особенности морфологии личинок *Mesocrangon intermedia* и *Neocrangon communis* (Decapoda: Crangonidae) из северо-западной части Тихого океана / Н. А. Седова, С. С. Григорьев // *Зоологический журнал*. – 2015. – Т. 94, № 4. – С. 414–428.

4.2. \* **Sedova, N. A.** Features of larval morphology in *Mesocrangon intermedia* and *Neocrangon communis* (Decapoda, Crangonidae) from the northwestern Pacific / N. A. Sedova, S. S. Grigoryev // *Zoologicheskii Zhurnal*. – 2015. – Vol. 94 (4). – P. 414–428.

5. **Седова, Н. А.** Ключ для идентификации семейств и стадий развития личинок креветок (Decapoda, Caridea) из прикамчатских и сопредельных вод / Н. А. Седова, С. С. Григорьев // *Вестник Камчатского государственного технического университета* [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. – 2016. – № 37. – С. 77–84.

6. \* **Sedova, N. A.** Decapodid stage of *Neocrangon communis* (Decapoda, Crangonidae) from the eastern part of the Sea of Okhotsk / N. A. Sedova, S. S. Grigoryev // *Zoosystematica Rossica*. – 2016. – № 25 (1). – P. 13–22.

7. **Седова, Н. А.** Определитель личинок креветок семейства Crangonidae (Decapoda, Caridea), проходящих неукороченное развитие в прикамчатских водах / Н. А. Седова, С. С. Григорьев // *Вестник Камчатского государственного технического университета* [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. – 2017. – № 39. – С. 65–73.

8. **Седова, Н. А.** Ключ к определению личинок креветок семейства Pandalidae (Decapoda, Caridea) из планктона прикамчатских вод / Н. А. Седова, С. С. Григорьев // *Вестник СВНЦ*. – 2017. – № 4. – С. 111–120.

9. \* **Sedova, N. A.** Morphological features of larvae of *Pandalus eous*, *P. goniurus*, and *P. tridens* (Decapoda, Pandalidae) from near Kamchatka waters / N. A. Sedova, S. S. Grigoryev // *Zootaxa*. – 2017. – № 4268 (3). – P. 301–336.

10. **Седова, Н. А.** Распределение личинок креветок в восточной части Охотского моря в июне-июле 2015 г. / Н. А. Седова, Е. М. Пташкина // *Вестник Камчатского государственного технического университета* [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. – 2018. – № 46. – С. 101–113.

11. \* **Sedova, N. A.** Morphological features of larvae of the genus *Argis* Kroyer 1842 (Decapoda, Crangonidae) from coastal Kamchatka and adjacent waters / N. A. Sedova, S. S. Grigoryev // *Zoosystematica Rossica*. – 2018. – № 27 (1). – P. 11–33.

12. **Седова, Н. А.** Экология и распределение личинок каридных креветок у юго-восточных берегов Камчатки / Н. А. Седова, О. Б. Тепнин // Вестник Камчатского государственного технического университета [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. – 2019. – № 47. – С. 96–108.

13. **Седова, Н. А.** Экологическая классификация каридных креветок (Decapoda, Caridea) из прикамчатских вод по типу личиночного развития / Н. А. Седова // Вестник Камчатского государственного технического университета [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. – 2019. – № 48. – С. 104–114.

#### Публикации в других изданиях:

14. **Седова, Н. А.** Распределение личинок креветок в районе западнокамчатского шельфа в 1999 и 2001 гг. / Н. А. Седова // Вопросы рыболовства. – 2004. – Т. 5, № 2 (18). – С. 193–205.

#### Монография:

15. **Седова, Н. А.** Морфология и экология личинок каридных креветок морских вод Камчатки и Чукотки / Н. А. Седова. – Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2019. – 180 с. ISBN 978-5-328-00391-9

#### Материалы конференций и симпозиумов:

16. Grigorev, S. S. An experience of ichthyoplankton samples for estimation of forage zooplankton production in the Eastern Sea of Okhotsk, Northwestern Pacific / S. S. Grigorev, **N. A Sedova** // 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.

17. **Седова, Н. А.** Распределение личинок креветок на шельфе Западной Камчатки летом 1999 г. / Н. А. Седова // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы III науч. конф. 27–28 ноября 2002 г. – Петропавловск-Камчатский, 2002. – С. 229–231.

18. **Седова, Н. А.** Личинки промысловых ракообразных в районе шельфа Западной Камчатки / Н. А. Седова // Тезисы докладов IX Всерос. конф. по проблемам рыбопромыслового прогнозирования. (Мурманск, 19–21 октября 2004 г.) – Мурманск : изд-во ПИНРО, 2004. – С. 177–179.

19. **Седова, Н. А.** Морфологическая характеристика *Neocrangon communis* и *Mesocrangon intermedia* (Decapoda, Crangonidae) из северо-западной части Тихого океана / Н. А. Седова // Чтения памяти академика К. В. Симакова : материалы докл. Всерос науч. конф.

(Магадан, 26–28 ноября 2013 г.) / отв. ред. И. А. Черешнев ; редкол. Н. А. Горячев и др. – Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2013. – С. 169–170.

20. **Седова, Н. А.** Систематическое положение обыкновенного шримса на основании особенностей морфологии личинок / Н. А. Седова // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : тезисы докл. XIV междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения известного дальневосточного ученого, д.б.н., проф. В. Я. Леванидова. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2013. – С. 281–284.

21. **Седова, Н. А.** Распределение личинок креветок в северо-западной части Берингова моря в 2010 г. / Н. А. Седова, С. С. Григорьев, П. Ю. Андронов // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : материалы VII Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участ. (22–24 марта 2016 г.). В 2 ч. / отв. за вып. В. И. Карпенко. – Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2016. – С. 130–134.

22. **Седова, Н. А.** Распределение и численность личинок креветок у юго-восточного побережья Камчатки / Н. А. Седова, С. С. Григорьев // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : материалы VIII Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 75-летию рыбохозяйст. образования на Камчатке (12–14 апреля 2017 г.). – Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2017. – С. 169–172.

**Седова Нина Анатольевна**

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

*Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук*

В авторской редакции  
Набор текста Н. А. Седова  
Верстка, оригинал-макет Е. Е. Бабух

Подписано в печать 30.07.2019  
Формат 60\*84/16. Печать цифровая. Гарнитура Times New Roman  
Авт. л. 1,96. Уч.-изд. л. 2,26. Усл. печ. л. 2,5  
Тираж 100 экз. Заказ № 13

Издательство  
Камчатского государственного технического университета

Отпечатано участком оперативной полиграфии издательства КамчатГТУ  
683003, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, 35