

УДК 595.384.12(265.2+266.3)

**БИОЛОГИЯ СЕВЕРНОГО ШРИМСА (PANDALUS BOREALIS Кг.)  
В БЕРИНГОВОМ МОРЕ И ЗАЛИВЕ АЛЯСКА**

Б. Г. ИВАНОВ

Северный шримс (чилиим) (*Pandalus borealis* Кг.) — важный промысловый объект для некоторых европейских стран, США, Японии. Его промысел успешно развивается и в СССР. Вылов этого вида в Атлантике составляет в последние годы 20—25,5 тыс. т, а в Тихом океане — около 25 тыс. т. В 1965 г. советский флот выловил примерно 2,7 тыс. т, а в 1966 г. — 10,7 тыс. т креветок (в основном в заливе Аляска).

Биологии столь важного промыслового объекта посвящено много работ, и *P. borealis* — в настоящее время один из наиболее изученных видов. Интерес к этому виду стимулировался не только его промысловым значением, но и тем, что *P. borealis* является одним из наиболее обычных и массовых видов беспозвоночных в Атлантике от Северного моря до Шпицбергена и Исландии, у берегов Ньюфаундленда и Гренландии, и в Тихом океане от Японского моря и Британской Колумбии до Берингова моря. Изучение биологии и распределения этого вида весьма важно для зоогеографических и биоценологических построений.

*P. borealis* был описан в 1838 г. (Кгёуег, 1838), но до конца XIX века этот вид представлял интерес лишь для зоологов. Лишь после работ Нjord'a и Petersen'a, использовавших специальный мелкоячеистый трал, была доказана возможность его промысла во фьордах Гульмар, Ларвик и Лангесунд. В 1898 г. начался промысел северного шримса в Южной Норвегии и Швеции. Его развитие потребовало поисковых работ и изучения биологии *P. borealis*, что привело к открытию новых промысловых банок (Wollebaek, 1903, 1908). Однако до 1929 г. изучение биологии этого вида не могло быть в полной мере успешным. Лишь после открытия у креветок сем. Pandalidae протерандрического гермафродитизма, — наиболее яркой и характерной черты их биологии, — изучение *P. borealis* и других представителей этого семейства стало быстро продвигаться вперед. Это открытие принадлежит А. Berkeley (1929, 1930), которая представила первые данные о биологии *P. borealis* (и других видов) у берегов Британской Колумбии и впервые описала полное развитие личинок этого вида (как показала М. Lebour, 1930), описанные Сарсом (Sars, 1900) личинки *P. borealis* в действительности оказались личинками *Caridion gordonii*.

После открытия протерандрического гермафродитизма у пандалид знания биологии *P. borealis* быстро расширялись. Хотя первые данные о гистологии гонад и гаметогенезе дала А. Беркли (1930) (на примере *P. danae*), Jägersten (1936) дополнил ее сведения и впервые выделил из обычных самок, претерпевших половое превращение и впервые откладывающих икру в возрасте 2,5 года, быстрорастущих самок, откладывающих икру уже в возрасте 1,5 года и разделил их на «первичных» и «вторичных». Обычные самки, меняющие пол в 2 года и функциони-

ровавшие в качестве самцов в возрасте 1,5 года, на всю жизнь сохраняют мужское половое отверстие на кокссподитах 5 пары переопод. Первичные самки, встречающиеся значительно реже обычных, никогда не функционировали в качестве самцов, и развитие их шло так быстро, что наружные мужские половые признаки никогда у них не развивались. Эти самки не имеют мужских половых отверстий. У вторичных самок, еще более редких, чем первичные, развитие в мужском направлении сначала преобладало над женским. Они имели некоторые мужские признаки, мужское половое отверстие или его следы, которое сохраняется у них всю жизнь, как и у обычных самок.

Jägersten (1936) обрисовал картину роста и полового развития северного шримса в Гульмар-фьорде (Швеция). Hjort and Ruud (1938) дали обстоятельный обзор развития промысла *P. borealis* в европейских водах, описали районы промысла и разобрали прикладные вопросы его биологии. Они же дали представление о росте и половом развитии креветок у Южной Норвегии. В 1946 г. Poulsen опубликовал данные о датском промысле северного шримса и свои наблюдения над биологией этого вида в Скагерраке. Его результаты оказались очень близки к данным Hjort'a и Ruud'a.

Все названные работы касались биологии северного шримса, обитающего вблизи южных границ его ареала (южное побережье Норвегии, Швеции, Скагеррак, Британская Колумбия). Поэтому *P. borealis* казался видом с относительно постоянными основными биологическими показателями (темп роста, половое развитие, сроки откладывания икры и вылупления личинок и т. п.). Во всех этих районах *P. borealis* созревал и участвовал в размножении в качестве самца в возрасте 1,5 года, а в следующий сезон размножения подавляющая часть особей функционировала в качестве самок и впервые откладывала икру. Лишь очень незначительная часть креветок уже в возрасте 1,5 года откладывала икру или, напротив, оставалась самцами на 3 год. Сравнительно небольшими были и изменения в сроках откладывания икры на плеоподы и в сроках вылупления личинок. Однако замечания различных авторов (Stephensen, 1935; Hofsten, 1916; Dons, 1915; Kiaer, 1903) о находениях самок с икрой и о размерах креветок в водах Гренландии, Шпицбергена и Северной Норвегии давали основание думать, что в северных районах рост и сроки откладывания икры и вылупления личинок иные, чем в южных.

В 1941 г. З. Г. Паленичко (1941) показала, что в водах центральной части Баренцева моря значительно меняются сроки откладывания икры и вылупления личинок и другие черты биологии северного шримса по сравнению с южными районами. З. Г. Паленичко располагала ограниченными материалами. Поэтому некоторые ее выводы о росте, половом развитии, сроках вылупления личинок нуждаются в уточнении и исправлении в свете поздних сообщений. Однако разделы о распространении *P. borealis* в Баренцевом море и о распределении различных размерных групп представляют и сейчас большой интерес. К сожалению, ее работа осталась неизвестной для зарубежных авторов.

Наиболее ярко пластичность и изменчивость основных показателей биологии у *P. borealis* продемонстрировал Rasmussen (1942, 1945, 1947, 1953). Лишь после его работ стало ясно, что время наступления половой зрелости и смена пола у *P. borealis* варьируют в чрезвычайно широких пределах в зависимости прежде всего от термических условий в местах обитания креветок. Вследствие этого у популяций северных районов наблюдается гораздо более медленный рост и темп полового развития, чем у популяций из южных, более теплых районов. Расмус-



сен показал, что даже в пределах одного фьорда креветки разных поколений могут расти совершенно разными темпами в зависимости от гидрологических особенностей соответствующего года, хотя и не смог проиллюстрировать это обширными гидрологическими данными и не показал, какой период является критическим в формировании темпа роста поколения.

Вследствие изменчивости биологии *P. borealis* для получения точных биологических данных, которые нужны для промысла, возникла необходимость в проведении исследовательских работ по всему ареалу или, по крайней мере, во всех промысловых районах северного шримса. Биология этого вида у побережья Западной Гренландии была освещена в работе Horsted and Smidt (1956). Эти авторы впервые также продемонстрировали влияние температуры не только на темп роста и созревания, но и на запас, на колебание численности креветок в отдельных районах Гренландии (Хорстед и Сmidt, 1956, 1965). В условиях Гренландии, где *P. borealis* обитает при температуре, близкой к предельной — вблизи северной границы своего ареала, малейшие колебания температуры могут оказывать громадное влияние на популяцию креветок. Много внимания было уделено и влиянию промысла на запас. Впоследствии были опубликованы очень интересные данные о связи между температурой во время вылупления личинок и урожайностью соответствующего поколения (Dow, 1963, 1964).

Allen (1959) изучил жизненный цикл северного шримса в Северном море у берегов Нортумберленда, т. е. у южной границы его ареала, где этот вид обитает при наиболее высокой температуре. Оказалось, что процент первичных самок здесь гораздо выше, чем в Норвегии. Кроме того, он дополнил данные Berkeley и Jägersten'a о гаметогенезе, об изменении наружных половых придатков в ходе развития и обобщил данные о росте и развитии. После работы Аллена биология северного шримса в Атлантике оказалась изученной на всем протяжении его ареала с севера на юг. Однако интерес к этому объекту не пропал и не пропадет, видимо, еще очень долго. Внимание к северному шримсу поддерживается прежде всего, как и ранее, развивающимся промыслом. В последние годы было показано, как интенсивный промысел влияет на размерный состав популяций (Jensen, 1965) и как в изолированных фьордах он может даже подорвать запас (Sigurdsson and Hallgrimsson, 1965). Этот перечень основных работ по биологии *P. borealis* будет неполным, если не упомянуть о работах Carlisle (1959а, б, в), посвященных изучению гормонального контроля над сменой пола у креветок.

Приведенный краткий обзор основных работ по биологии северного шримса представляет перечисление успехов европейских исследователей. Иначе обстояло дело на Тихом океане, где после блестящей работы Berkeley (1930) наступила длительная пауза. Промысел был слабо развит в бассейне Тихого океана, хотя траловый лов (бим-тралами) начался в Пьюджет-Саунде, видимо, раньше, чем в европейских водах (Smith, 1937). У берегов Японии и Советского Союза северный шримс был немногочисленен, и внимание исследователей привлекали другие виды (Kubo, 1951; Jgarashi, 1951; Aoto, 1952). У берегов Канады и Юго-Восточной Аляски (Hynes, 1929) промысел имел небольшие масштабы. Многочисленные поисковые работы американских авторов привели к открытию многих богатых промысловых банок и оказали большую помощь развивающемуся промыслу, однако в опубликованных ими статьях почти не содержится сведений о биологии северного шримса в новых районах Аляскинского залива (Greenwood, 1958, 1959; Johnson 1959; Shaefers and Smith, 1954; Wathne and Johnson, 1961;

Alverson, 1962; Roncholt, 1963; Rathjen and Jesaki, 1966). Интерес к северному шримсу вновь возрос в связи с промысловым освоением Берингова моря и залива Аляска и работой Берингоморской научно-промысловой экспедиции ТИНРО—ВНИРО.

В 1963 и 1964 гг. мы опубликовали первые предварительные данные о жизненном цикле северного шримса в западной части залива Аляска и в Беринговом море (Иванов, 1963, 1964, б), полученные в рейсах на СРТ—4454 (апрель—май 1961), на РТ «Адлер» (август 1962 г.) и на СРТР «Крым» (декабрь 1962 г.—февраль 1963 г.).

В данной работе использованы материалы предыдущих рейсов и новые дополнительные материалы, собранные в западной части залива Аляска (о-ва Кадьяк—о. Санак) и Беринговом море у о-вов Прибылова на СРТ «Баксан» с 13 июля по 29 сентября 1963 г. и на СРТ «Кальмар» с 1 марта по 1 июня 1965 г. Кроме автора, в сборе биологических и гидрологических данных принимали участие сотрудники Дальневосточной научно-промысловой перспективной разведки О. А. Петров, Ю. И. Лемза, С. Р. Филипас, Г. И. Кровецкий, студентка МГПИ С. Г. Карапетян, М. В. Кучин, В. Бессараб, Н. Ковальчук и В. Головки. Автор искренне благодарен им за помощь в работе.

Методика работ и орудия лова были такими же, как и в предыдущих рейсах (Иванов, 1963, 1964 а, б). В качестве основного размера брали длину карапакса от заднего края орбиты глаза до заднего края боковой стороны карапакса, как и Хорстед и Сидт (1956) и Аллен (1959). Для перехода к общей длине использовали коэффициенты, приведенные в предыдущей работе (Иванов, 1964 б).

#### СРОКИ РАЗМНОЖЕНИЯ

Как показали Расмуссен (1953), Хорстед и Сидт (1956), Аллен (1959), сроки размножения у *P. borealis* довольно сильно отличаются в разных частях ареала. В северных районах удлиняется период инкубации икры, причем обычно это удлинение происходит одновременно и ввиду более раннего откладывания икры, и вследствие более позднего вылупления личинок. У Нортумберленда, у южной границы ареала *P. borealis*, вылупление происходит между 10 марта и 16 апреля, а откладывание икры—между 10 октября и 1 декабря, а у Шпицбергена, вблизи северной границы ареала, откладывание икры происходит с начала июля до конца октября, т. е. на протяжении почти трех месяцев, а вылупление личинок начинается в конце апреля, достигает максимума в мае и заканчивается в июне, т. е. длится 2—2,5 месяца. Таким образом, в наиболее южной, теплой, части ареала период яйценошения длится 4,5 месяца, а в наиболее холодной—около 9.

В Тихом океане, где южная граница ареала северного шримса проходит в Азии по заливу Петра Великого и о-ва Хоккайдо, а по Американскому побережью у р. Колумбия, а северная граница—в Чукотском море, естественно ожидать, что в западной части залива Аляска и в Беринговом море сроки откладывания икры и вылупления личинок будут промежуточными между соответствующими сроками у Нортумберленда и Шпицбергена.

Мы не проводили сборов в период откладывания икры в Аляскинском заливе, но по состоянию гонад у креветок в период наших наблюдений и общему термическому режиму в районе о-вов Шумагина и Кадьяк можно полагать, что откладывание икры у северного шримса происходит с сентября по ноябрь. Вероятно, наиболее интенсивно этот процесс протекает в конце сентября—начале октября.



Весной дважды проводили работу в заливе Аляска, поэтому о ходе вылупления личинок можно дать более точные данные. В 1961 г. наблюдений было немного, но в 1965 г. на СРТ «Кальмар» нам удалось провести значительно больший объем работы, чем в 1961 г. Данные о ходе вылупления личинок в заливе Аляска в 1961 и 1965 гг. приведены в табл. 1. Из данных этой таблицы видно, что в западной части залива Аляска вылупление личинок начинается в начале марта, наиболее интенсивно проходит в апреле и заканчивается, видимо, к середине мая. Несмотря на немногочисленность данных за 1961 г., все же видно, что в 1961 г. вылупление личинок началось несколько раньше и проходило не так дружно, как в 1965 г., когда практически все самки освободились от икры за один месяц (апрель).

Таблица 1  
Соотношение икранных и освободившихся от икры самок в заливе Аляска (о-ва Шумагина — о-в Кадьяк) в разные периоды наблюдений

Дата	Количество самок с икрой	Количество самок, освободившихся от икры	Процент освободившихся от икры самок от общего количества самок
2 — 10/IV 1961	26	12	32
10 — 20/IV 1961	9	13	59
20/IV — 1/V 1961	38	75	67
1 — 10/III 1965	362 (21)	7	2 (7,6)
2 — 4/IV 1965	279 (4)	6	2,5 (3,6)
30/IV 1965	—	—	—
11/V 1965	79 (60)	667	89 (97,5)

Примечание. Во второй графе в скобках указано число самок, из которых уже начали вылупляться личинки, т. е. самки с остатками икры. В четвертой графе в скобках показан процент самок, уже освободившихся от икры и с остатками икры, от общего числа самок.

В Беринговом море в районе о-вов Прибылова откладывание икры начинается, вероятно, в конце июля — начале августа. По нашим наблюдениям, максимальной интенсивности оно достигает во второй половине августа — начале сентября и заканчивается в октябре. Данные об откладывании икры осенью в 1962 г. и в 1963 г. приведены в табл. 2.

Таблица 2  
Соотношение самок с икрой на плеоподах и самок с внутренней икрой в Беринговом море в разные периоды наблюдений

Район	Дата	Количество самок с внутренней икрой	Количество самок с икрой	Процент икротавших самок
Прибыловский	18 — 29/VIII 1962	666	352	35
	10 — 20/VIII 1963	207	90	30
	28 — 31/VIII 1963	34	135	80
	1/IX — 7/IX 1963	5	73	94
Анадырский	10/IX 1963	27	13	32,5

Из табл. 2 видно, что в 1963 г. вылупление личинок происходило несколько ранее, чем в 1962 г. и что у популяции *P. borealis*, обитающей в Анадырском районе, откладывание икры несколько запаздывает по сравнению с этим процессом креветок Прибыловского района. Вероятно, в Анадырском районе наиболее интенсивное откладывание икры бывает в сентябре. Вылупление личинок в Беринговом море происходит, видимо, в апреле — начале мая. После 20 мая 1965 г. мы встречали лишь единичных самок, еще не освободившихся от икры. Таким образом, в Беринговом море откладывание икры происходит примерно на 1 месяц раньше, чем в западной части залива Аляска. Вылупление личинок, напротив, в Беринговом море происходит позже, чем в заливе Аляска, но разница составляет примерно 0,5 месяца. Таким образом, период яйценошения у северного шримса в западной части Аляскинского залива составляет в среднем 6,5 месяцев, а в Беринговом море — 7,5—8 месяцев, считая от окончания откладывания икры до окончания вылупления личинок. Поскольку процессы откладывания икры и вылупления личинок довольно растянуты, время, в течение которого могут быть встречены самки с икрой (с начала откладывания икры и до конца вылупления личинок), оказывается значительно больше периода яйценошения: в заливе Аляска — 8,5, а в Беринговом море — 9,5—10 месяцев.

Несмотря на то что самки с икрой в Беринговом море, как и в Баренцевом море, могут быть встречены на протяжении большей части года, мы не можем согласиться с мнением З. Г. Паленичко (1941) о том, что «период размножения вида на севере теряет характер сезонности и становится круглогодичным». Такой вывод был сделан в основном вследствие, как нам кажется, ошибочных данных о сроках вылупления личинок (январь — август). Нам кажется, что Кузнецов (1964) указал более правильные сроки вылупления личинок для *P. borealis* в Баренцевом море — апрель — май. З. Г. Паленичко (1941) указывает, что именно на эти месяцы падает массовое нахождение личинок креветок в планктоне, но считая, что первые 2 личиночные стадии держатся у дна, ошибочно полагает, что массовые находения личинок относятся к поздним стадиям развития и что вылупление их происходит гораздо раньше. Кузнецов (1964), однако, не рассматривал данных Паленичко (1941) и не использовал другие основные работы по биологии креветок, опубликованные до 1961 г., года его смерти. В своих сборах он имел всего 166 самок с икрой, но время, когда проводили сборы, точно не указывается. Поэтому его указание о том, что откладывание икры у *P. borealis* в Баренцевом море начинается лишь с ноября вряд ли является правильным. Как указывает З. Г. Паленичко (1941) первые самки с недавно отложенной икрой попадают уже в июне, и откладывание икры продолжается вплоть до октября. Вероятно, наиболее интенсивно этот процесс протекает в июле — августе.

Таким образом, хотя в Баренцевом море самки с икрой на плеоподах могут быть действительно встречены на протяжении 11 месяцев в году (табл. 3), но между откладыванием икры и вылуплением личинок существует разрыв по крайней мере в 1 месяц. Используя исправленные данные Паленичко (1941) и Кузнецова (1964) и материалы Раммуссена (1953), Хорстеда и Смида (1956), Аллена (1959), Беркли (1930), приводим обобщенную таблицу сроков размножения *P. borealis* в изученных районах и дополняем нашими данными схему Аллена (1959), иллюстрирующую связь основных процессов размножения со средней температурой в районах обитания креветок (рис. 1).

По нашим данным, различия в сроках основных процессов размно-



Сроки размножения *P. borealis* в различных районах

Таблица 3

Район	Начало откладывания икры	Максимальная интенсивность откладывания икры	Конец откладывания икры	Продолжительность откладывания икры	Начало вылупления личинок	Максимальная интенсивность вылупления личинок	Конец вылупления личинок	Продолжительность периода вылупления личинок	Продолжительность яйценошения	Время нахождения самок с икрой	Автор
Нортумберленд . . . . .	10/X	X—XI*	1/XII	2,2—3	10/III	III—IV	16/IV	1,2	4,5	6,2	Аллен, 1959
Осло-фьорд . . . . .	1/X	XI*	15/XII	2,5	1/III	IV*	15/V	2,5	5	7,5*	Хьорт и Рууд, 1938; Расмуссен, 1953.
Скагеррак . . . . .	1/X	X*	15/XI	1,5	1/III	IV*	15/IV	1,5	5	6,5*	Ягерсен, 1936; Расмуссен, 1953.
Вигра-фьорд . . . . .	15/IX	X*	30/X	1,5	1/III	IV*	15/IV	1,5	5,5	7*	Расмуссен, 1953.
Брандс-фьорд . . . . .	15/X	XI*	15/XII	2	1/III	IV*	15/IV—1/V	1,5—2	5	6,5*	Расмуссен, 1953.
Мист-фьорд . . . . .	≈ 15/XI	XI*	≈ 1/XII	≈ 1,5	≈ 1/IV	IV*	30/V	2	6	6,5*	Расмуссен, 1953.
Офотен-фьорд . . . . .	≈ 1/XI	XI*	1/XII	2	—	—	—	—	—	—	Расмуссен, 1953.
Эйдс-фьорд . . . . .	≈ 1/XI	XI*	15/XI—1/XII	1,5—2	≈ 1/IV	—	—	—	—	—	Расмуссен, 1953.
Балс-фьорд . . . . .	1/VII	VIII—IX*	≈ 1/XI	4	—	—	—	—	—	—	Расмуссен, 1953.
Ян-Майен . . . . .	≈ VI*	VII*	—	—	—	V*	≈ 1/VI	—	9*	11*	Расмуссен, 1953.
Исландия . . . . .	—	IX—X	—	—	—	III—IV	—	—	6	—	Сигурдссон и Халь- гримссон, 1965.
Баренцево море . . . . .	VI	VIII*	X	3,5*	—	IV—V	—	—	8—8,5*	11*	Паленичко, 1941; Кузнецов, 1964.
Западная Гренландия . . . .	Конец VI	VIII	IX	3*	III	IV	V	2,5*	8—9	10,5—11*	Хорстед и Сидт, 1959.
Шпицберген . . . . .	VII	VIII	IX	3	IV	V	VI	2,5	9	11*	Расмуссен, 1953.
Британская Колумбия . . . .	15/XI	XI*	—	—	III	конец III— нач. IV	IV	2*	5	—	Беркли, 1930; Бат- лер, 1964.
Северо-западная часть залива Аляска . . . . .	1/IX*	IX—X	1/XI*	2*	1/III	IV	15/V	2,5	6,5	8,5	Данные автора
Прибыловский район Берин- гового моря . . . . .	20/VII	VIII—IX	1/X	2,1/3	—	IV	20/V	—	8,5	10	Данные автора

Примечание. Звездочкой отмечены предполагаемые данные на основании указанных авторами сроков начала и конца нереста.

жения имеются не только между различными популяциями, но и в одной и той же популяции между разными размерными, а следовательно, и возрастными группами самок. На основании берингоморских сборов можно считать, что самки небольшого размера откладывают икру раньше, чем крупные самки. Это видно по тому, что во время сезона откладывания икры среди мелких самок (с длиной карапакса до 27 мм) процент самок с уже отложенной икрой выше, чем среди крупных самок (табл. 4). Исключение составляют очень мелкие и редко встречающиеся самки (с длиной карапакса 20—23 мм), среди которых не было об-

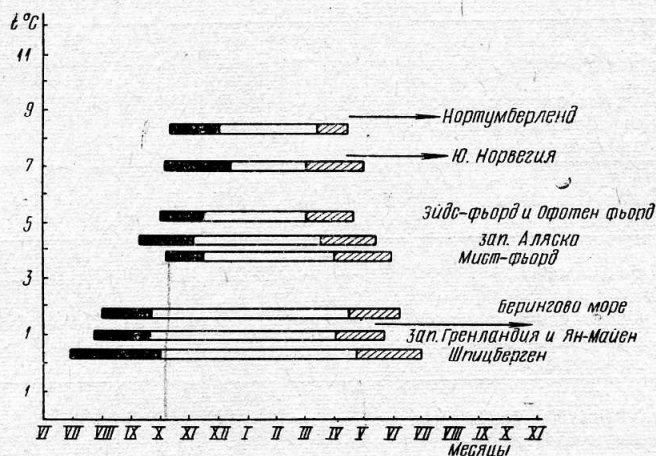


Рис. 1. Связь основных процессов размножения со средней температурой в местах обитания креветок. Черное — период вылупления личинок; штриховка — период икротетания; белое — инкубационный период. Стрелками показана продолжительность личиночного развития.

наружено особей с икрой. Вероятно, эти особи быстро растут, откладывают икру на год раньше других креветок того же возраста и их овоциты созревают лишь ко второй половине периода икротетания.

Объем наблюдений над ходом вылупления личинок популяции у о-вов Прибылова очень невелик. Весной 1965 г. мы смогли провести здесь работу лишь после 20 мая, когда вылупление личинок у большей части креветок уже закончилось и лишь некоторые самки имели остатки икры на плеоподах. Тем не менее, несмотря на ограниченность данных, заметно, что среди мелких самок процент особей с остатками икры на плеоподах был выше, чем среди крупных (см. рис. 4). Таким образом, в Беринговом море мелкие самки обычно откладывают икру раньше, а нерестятся позже, чем крупные самки.

В западной части залива Аляска в конце периода вылупления личинок (конец апреля-май) особи с икрой или с остатками живой икры также встречались чаще среди мелких самок. При этом нельзя забывать, конечно, что понятие «мелкие» и «крупные» самки является относительным, креветок одного и того же размера в одних районах можно считать мелкими, в других — крупными. Несмотря на то что в заливе Аляска в период откладывания икры у северного шримса мы работы не проводили, можно думать, что и здесь наблюдается та же закономерность в последовательности откладывания икры и вылупления личинок, что и в Беринговом море. Вероятно, эта особенность наблюдается и в Атлантике.



Таблица 4

**Соотношение самок с икрой и без икры в начале периода икреметания  
в Беринговом море по размерным группам**

Период наблюдений	Длина карапакса, мм	Размер самок по длине карапакса в мм													
		20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
14—29 августа 1962 г.	Самки без икры	—	2	—	2	7	19	46	91	100	70	30	10	3	0
	Количество самок с икрой	—	0	—	0	3	27	66	92	59	31	5	2	0	1
	Всего самок	—	2	—	2	10	46	112	183	159	101	35	12	3	1
	Процент самок с икрой от общего количества самок	—	0	—	0	30	59	59	50	37	31	14	17	0	100
10—20 августа 1963 г.	Самки без икры	1	—	—	1	1	7	24	42	40	42	27	15	3	—
	Самки с икрой	0	—	—	1	1	4	16	34	25	9	1	2	0	—
	Всего самок	1	—	—	2	2	11	40	76	65	51	28	17	3	—
	Процент самок с икрой от общего количества самок	0	—	—	50	50	36	64	45	39	17	4	12	0	—
28 августа—1 сентября 1963 г.	Количество самок без икры	—	—	—	—	1	1	3	10	16	10	7	2	1	—
	Количество самок с икрой	—	—	—	—	0	8	26	39	35	22	20	1	0	—
	Всего самок	—	—	—	—	1	9	29	49	51	32	27	3	1	—
	Процент самок с икрой от общего количества самок	—	—	—	—	0	89	90	80	69	69	74	33	0	—

Наиболее ярко влияние термических условий в местах обитания креветок на ход основных биологических процессов проявляется при рассмотрении роста и полового развития креветок разных популяций.

#### РОСТ И СОЗРЕВАНИЕ КРЕВЕТОК В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЗАЛИВА АЛЯСКА

Последняя VI стадия личинок северного шримса имеет в длину примерно 17 мм (Berkeley, 1930).

Вблизи южной границы ареала его личиночное развитие заканчивается примерно через 3 месяца после вылупления и первые молодые особи длиной в среднем 31 мм попадают в трал у берегов Южной Норвегии уже в середине июля (Расмуссен, 1953). У берегов Нортумберленда в начале августа сеголетки креветок имеют длину в среднем 35 мм (Allen, 1959). Столь мелкие особи встречаются в траловых уловах в очень небольшом количестве, так как большая часть их ускользает из трала и, кроме того, молодь креветок держится обычно отдельно от взрослых и обитает на меньших глубинах, чем взрослые, где траления затруднены. Присоединение молоди к популяции взрослых обычно происходит зимой-весной, через 9—10 месяцев, а у Нортумберленда уже через 7 месяцев после вылупления (Hjort and Ruud, 1938; Rasmussen, 1953; Allen, 1959).

В западной части залива Аляска мы также встретили наиболее мелких креветок зимой и весной, т. е. можно считать, что и здесь присоединение молоди ко взрослым происходит в зимне-весенний период через 8—9 месяцев после вылупления личинок. К востоку от о-вов Шумагина первая размерная группа креветок в декабре 1962 г. состояла из особей длиной 35—42 мм (длина карапакса—7—10,5 мм). Эти креветки появились на свет весной 1962 г.

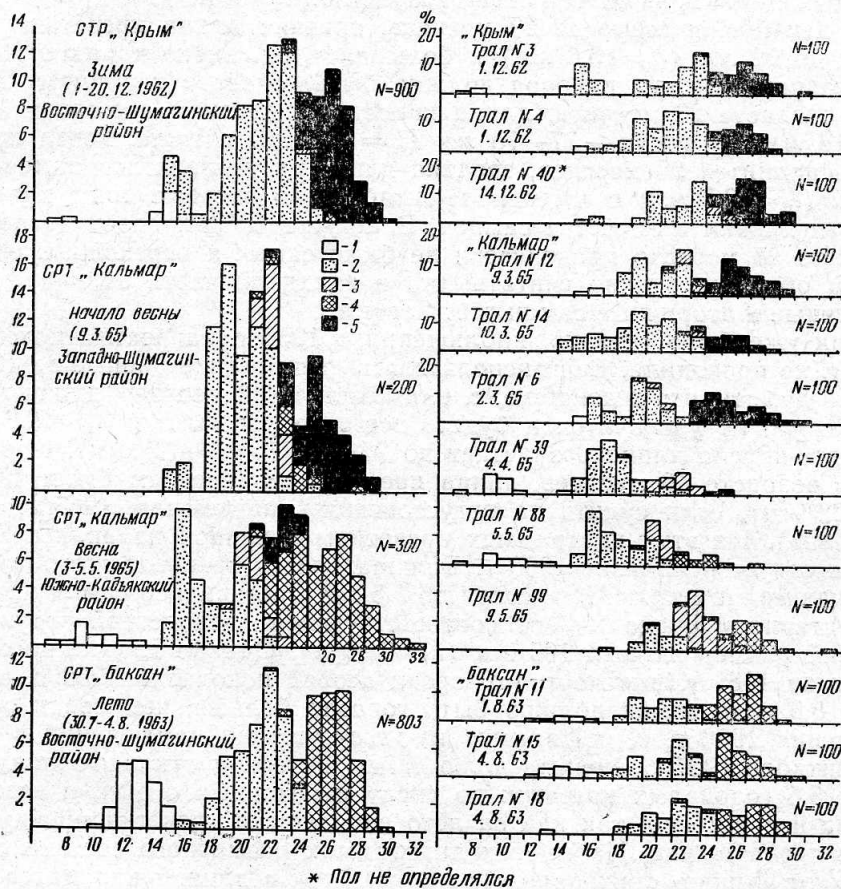


Рис. 2. Размерный состав креветок в различные периоды наблюдений в западной части залива Аляска. В левой части осредненные кривые, в правой — типичные графики размерного состава по отдельным травам:  
1 — молодь; 2 — самцы; 3 — особи в процессе смены пола; 4 — самки без икры; 5 — самки с икрой.

Рост и развитие креветок можно проследить по наблюдениям в декабре 1962 г., августе 1963 и в марте — мае 1965 г. Наблюдения в 1964 г. не проводились, а в другие годы имеются данные лишь за некоторые сезоны. Поэтому для восстановления общей картины роста креветок поколения 1962 г. в течение 1,5—2 лет мы вынуждены привлекать данные о росте других поколений, считая, что рост разных поколений в первые годы мало различается. Исходя из этого, можно полагать, что в апреле, т. е. в возрасте 12 месяцев, креветки поколения 1962 г. будут иметь длину от 33 до 56 мм (длина карапакса  $l_k$  — 7—12 мм), в среднем — 44 мм ( $l_k=9,5$  мм). В мае существенного увеличения дли-



ны креветок не происходит и средняя длина в первой размерной группе составляет 46 мм ( $l_k=9,7$  мм) (см. рис. 2). За летний период быстрого роста длина креветок сильно увеличивается и в августе, в возрасте 16 месяцев, средний размер креветок составляет 62 мм ( $l_k=13,5$  мм). Наиболее быстрорастущие креветки этого возраста могут уже принять участие в размножении в качестве самцов и имеют длину 74—79 мм. Однако количество их невелико, они составляют всего 3—4% от общего числа особей своей возрастной группы.

В декабре, в возрасте 20 месяцев, средняя длина креветок увеличится до 72 мм ( $l_k=15,5$  мм) и большая часть их по характеру эндоподита первой пары плеопод должна быть отнесена к самцам. В марте, в возрасте 23 месяцев, длина креветок в среднем составит 74 мм ( $l_k=16$  мм), а в мае — 77—78 мм ( $l_k=16,5$ ). В августе, когда креветкам исполнится 28 месяцев, средняя длина их увеличится примерно до 88 мм ( $l_k=19,5$  мм) и в сентябре-октябре они впервые примут участие в размножении в качестве самцов. В августе 1963 г. среди креветок в возрасте 28 месяцев практически не было самок и переходных особей. Таким образом, можно считать, что в западной части залива Аляска первичные и вторичные самки отсутствуют.

Как уже было сказано, наблюдений в 1964 г. за ростом поколения 1962 г. не проводили. Если использовать декабрьские данные за 1962 г., можно думать, что к декабрю, т. е. в возрасте 32 месяцев, длина креветок сильно не увеличится и будет всего около 90 мм ( $l_k=19,7$  мм). В марте-апреле длина возрастает до 95 мм ( $l_k=19—21$  мм), а в августе, в возрасте 40 месяцев, длина креветок в среднем будет 100 мм ( $l_k=22$  мм), если судить по августовским диаграммам 1963 г. (СРТ «Баксан»). На этих диаграммах креветкам с длиной карапакса 22 мм соответствует поколение 1960 г. Большая часть креветок этого поколения, как видно из рис. 2, в возрасте 3,5 года оставалась самцами. Самки составляли около 3% от соответствующей возрастной группы и средний размер их был 105 мм ( $l_k=23$  мм). Однако из весенних диаграмм за 1965 г. вытекает, что среди особей поколения 1962 г. в возрасте 3,5 года самок должно быть гораздо больше, чем среди особей поколения 1960 г. К сожалению из-за отсутствия наблюдений в августе-сентябре 1965 г. оценить долю самок в период откладывания икры среди 3,5 годовалых креветок по числу переходных особей в весенний период невозможно, так как за лето еще многие креветки пройдут половое превращение. На многих диаграммах размерного состава самки образуют 2 пика, приходящихся на креветок с длиной карапакса 25 и 27 мм. Это свидетельствует о том, что большинство креветок западной части залива Аляска проходит половое превращение весной в возрасте 4 года и впервые откладывает икру в возрасте 4,5 года при длине 112 мм ( $l_k=25$  мм). В этом возрасте практически все креветки становятся самками. Второй пик дают, видимо, самки, принимающие участие в размножении второй раз. Они имеют длину в среднем 120 мм ( $l_k=27$  мм).

Таким образом, можно сказать, что в возрасте 1,5 года креветки остаются неполовозрелыми и в первый раз принимают участие в размножении в качестве самцов в возрасте 2,5 года. В следующий сезон откладывания икры, в сентябре-октябре, т. е. в возрасте 3,5 года, большая часть креветок второй раз функционирует как самцы, но часть животных уже становится самками. Смена пола у северного шримса в рассматриваемом районе происходит в основном в 4 года и большинство креветок впервые откладывают икру в возрасте 4,5 года. По-видимому, самки северного шримса дважды принимают участие в размно-

жени и дают, следовательно, потомство 2 раза. Продолжительность жизни у креветок западной части залива Аляска составляет, вероятно, около 6—6,5 лет. Особи более старые длиной более 130 мм ( $l_k=29$  мм) встречаются довольно редко. Рост северного шримса в западной части залива Аляска показан на рис. 3 и в табл. 5. По темпу полового созревания северный шримс западной части Аляскинского залива более всего сходен с креветками Северной Норвегии (Мист-фьорд, Балс-фьорд), обитающими в районах 67—70° с. ш.

В Тихом океане наиболее детально биология северного шримса изучена у южных берегов Британской Колумбии (Беркли, 1930; Батлер, 1964). В этом районе креветки в возрасте 1,5 года все самцы, а около половины из них (47%) — даже первичные и вторичные самки. В 2,5 года все креветки становятся самками. (Батлер, 1964). Таким образом, у берегов Британской Колумбии половое развитие северного шримса идет быстрее, чем у Нортумберленда. О жизненном цикле северного шримса, обитающего вдоль побережья Аляски, детальных работ не имеется. Наши предыдущие работы (Иванов, 1963, 1964б) не проводились в период икрометания, когда наиболее четко выражены возрастные и половые группы. Поэтому наши данные о темпе созревания креветок оказались завышенными. По данным американских исследователей в южной части

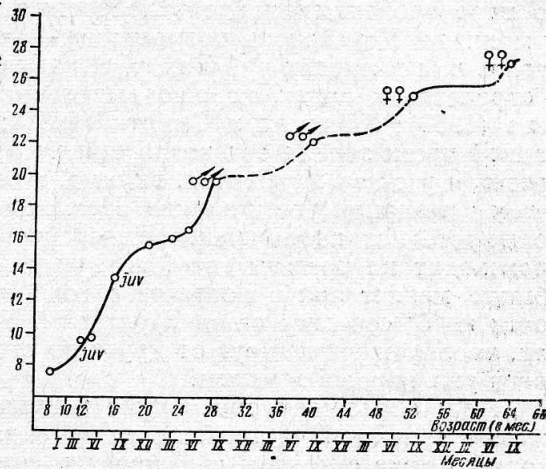


Рис. 3. Рост северного шримса в западной части залива Аляска.

Таблица 5  
Рост и созревание креветок в западной части залива Аляска

Дата	Примерный возраст, месяцы	Количество креветок	Самцы juvenis		Самцы		Самки		Общий средний размер, мм
			%	средний размер, мм	%	средний размер, мм	%	средний размер, мм	
Декабрь, 1962	8	14	100	42	—	—	—	—	42
Апрель, 1965	12	22	100	44	—	—	—	—	44
Май, 1965	13	14	100	46	—	—	—	—	46
Август, 1963	16	134	100	62	—	—	—	—	62
Декабрь, 1962	20	80	100	72	—	—	—	—	72
Март, 1965	23	95	100	74	—	—	—	—	74
Май, 1965	25	99	100	78	—	—	—	—	78
Август, 1965	28	105	100	88	—	—	—	—	88
Декабрь, 1962	32	125	100	90	—	—	—	—	90
Март, 1965	35	327	84,5	89	15	97	0,5	99	90
Апрель, 1965	36	225	69	90	28	95	3	92	92
Август, 1963	40	235	96	100	1	108	3	105	100
Декабрь, 1962	44	307	90,7	100	1	108	8,3	108	101
Август, 1963	52	137	8	108	2	109	90	113	112
Август, 1963	64	164	—	—	—	—	100	120	120



залива Аляска в районе Питерсберга, Врангеля и залива Ок-бей смена пола у северного шримса происходит на третьем году, а в северной части залива, у г. Гомера — в возрасте 4 года (Аноп, 1965б).

Используя данные настоящей статьи, Батлера (1964) и данные американских исследователей (Аноп, 1965б), жизненный цикл северного шримса можно примерно представить во всех районах у побережья от Британской Колумбии до о-вов Шумагина (см. рис. 6). Мы видим, что по мере продвижения вдоль побережья Америки — от Британской Колумбии до Кенайского полуострова — на север, креветки созревают позже, чем в южных районах, т. е. наблюдается та же тенденция, что и в европейских водах, хорошо выявленная в результате работ Расмуссена (1953); Хорстеда и Смида (1956); Аллена (1959). Однако в западной части залива эта тенденция не проявляется и половое развитие креветок у о-вов Шумагина, видимо, мало отличается от развития креветок в северной части залива. Несмотря на то, что Шумагинские о-ва по широте находятся южнее Питерсберга и Врангеля, где смена пола происходит на третьем году, северный шримс в Шумагинском районе обычно меняет пол в возрасте 4 года, как и на севере залива, т. е. почти на 5° севернее о-вов Шумагина. У креветок в норвежских фьордах, расположенных друг от друга по широте на 4—5°, различия в биологии уже хорошо заметны.

Таким образом, особенностью популяций креветок, обитающих на шельфе западной части Аляскинского залива, является относительное сходство друг с другом в отношении темпа роста, созревания, икрематания и нереста. Эта особенность, как нам кажется, может быть объяснена направлением теплого течения, идущего вдоль материкового склона шельфа Аляскинского залива, и изменением температуры вдоль этого течения. Как известно, теплое Аляскинское течение идет на север вдоль берегов Британской Колумбии, юго-восточной Аляски и далее поворачивает на запад и юго-запад вдоль всего побережья Аляски, вплоть до Алеутских островов. Температура основного потока Аляскинского течения, а также и его ответвлений, выходящих на шельф, снижается по мере движения потока на север, запад и юго-запад (Плахотник, 1964).

В юго-восточной части залива Аляска, где течение, как и у Норвегии, идет вдоль берега в северном направлении; уменьшение температуры воды по направлению движения потока сопровождается и общим похолоданием, связанным с продвижением к северу. Вследствие этого вдоль берегов Британской Колумбии и восточной Аляски, как и в Европе, с продвижением на север основные биологические процессы затормаживаются. Однако после того, как Аляскинское течение, достигнув северной части залива, поворачивает на юго-запад, потеря тепла по мере движения потока среди окружающих более холодных вод в какой-то мере компенсируется общим потеплением при движении на юг.

Термические условия существования креветок в западной части залива с продвижением к северу, видимо, не только не становятся более суровыми, но даже могут смягчаться. Вследствие этого на громадном протяжении (около 500 миль) от о-ва Санак до Кенайского полуострова условия обитания креветок, а следовательно, и их основные биологические показатели, сравнительно однородны. Биология северного шримса у о-ва Кадьяк еще почти не изучена. Возможно, что в этом районе, расположенном по широте севернее о-вов Шумагина, созревание у креветок происходит даже в более ранние сроки, чем в Шумагинском заливе.

Расмуссен (1942, 1953), первый показавший географическую измен-

чивость роста и полового развития северного шримса, показал также и то, что само по себе географическое положение не определяет темп роста и созревания креветок и что ведущим фактором в этом отношении является термический режим. Так, в фьордах, в которых имеется мелководный порог у их входа, препятствующий поступлению теплых глубинных атлантических вод, популяции креветок растут и развиваются сравнительно медленно независимо от географического местоположения фьорда. Однако подобные исключения касаются небольших изолированных фьордов, и не затрагивают больших участков побережья, как это наблюдается в заливе Аляска.

#### РОСТ И СОЗРЕВАНИЕ СЕВЕРНОГО ШРИМСА В БЕРИНГОВОМ МОРЕ

В Беринговом море наиболее мелкие особи северного шримса, встреченные в августе 1962 и 1963 гг., имели длину 35—50 мм, т. е. длина их была такой же, как и у креветок первой размерной группы у Шпицбергена и Ян-Майена (Расмуссен, 1953). Однако если в последних районах они образовывали обособленную размерную группу, то в Беринговом море эти мелкие особи находились лишь в самой левой части размерной группы с длиной карапакса от 7 до 14 мм и со средним размером особей 61 мм ( $l_k=12,54$  мм). Средний размер нашей первой размерной группы (61 мм) очень сходен со средним размером северного шримса из второй размерной группы у Шпицбергена и Ян-Майена (соответственно 60,5 и 73 мм), возраст которой Расмуссен определяет примерно в 2,5 года. Однако, несмотря на это сходство, мы не можем считать, что наша первая размерная группа и вторая группа у Шпицбергена имеют один и тот же возраст, т. е. 2,5 года.

Мы считаем, что креветки первой размерной группы со средним размером 61 мм имеют в августе возраст 16 месяцев, т. е. родились в апреле предыдущего года. Если последующие работы приведут к обнаружению размерной группы более мелких креветок, мы должны внести поправку на год во все наши дальнейшие рассуждения.

При сравнении размеров креветок, составляющих вторые размерные группы в августе 1962 и 1963 гг., очень заметны существенные отличия (рис. 4). В августе 1962 г. средний размер креветок второй размерной группы был 102 мм ( $l_k=21,6$  мм), а в 1963 г. — 88 мм ( $l_k=18,3$  мм), т. е. гораздо меньше, чем в 1962 г. Если принять, что в обоих случаях креветки второй размерной группы имеют возраст 28 месяцев, и считать эти большие различия в размерах следствием вариаций в скорости роста разных поколений, то окажется, что поколение 1960 г. растет быстрее, чем креветки Аляскинского залива, которые в возрасте 28 месяцев имеют длину в среднем 88 мм ( $l_k=$ около 19 мм). Ввиду того, что термический режим в Беринговом море гораздо суровее, чем в заливе Аляска, этот результат не может нас удовлетворить.

Гораздо правильнее, на наш взгляд, другое объяснение: в августе 1962 г. на размерных диаграммах практически отсутствовали креветки поколения 1960 г., т. е. 2-я размерная группа в августе 1962 г. состояла из особей поколения 1959 г., имеющих возраст 3 года 4 месяца. Поколение 1960 г., вероятно, было очень малоурожайным. Это отразилось и на диаграммах в августе 1963 г., где отсутствует пик, соответствующий поколению 1960 г., которое в августе 1963 г. имело бы размер примерно 100—105 мм ( $l_k=21-22$  мм).

Третья размерная группа в августе 1962 и 1963 гг. состояла из особей длиной примерно 112—118 мм ( $l_k=24-25$  мм). Возраст креветок этой группы — 4 года 4 месяца. В 1962 г. креветки этой группы видны



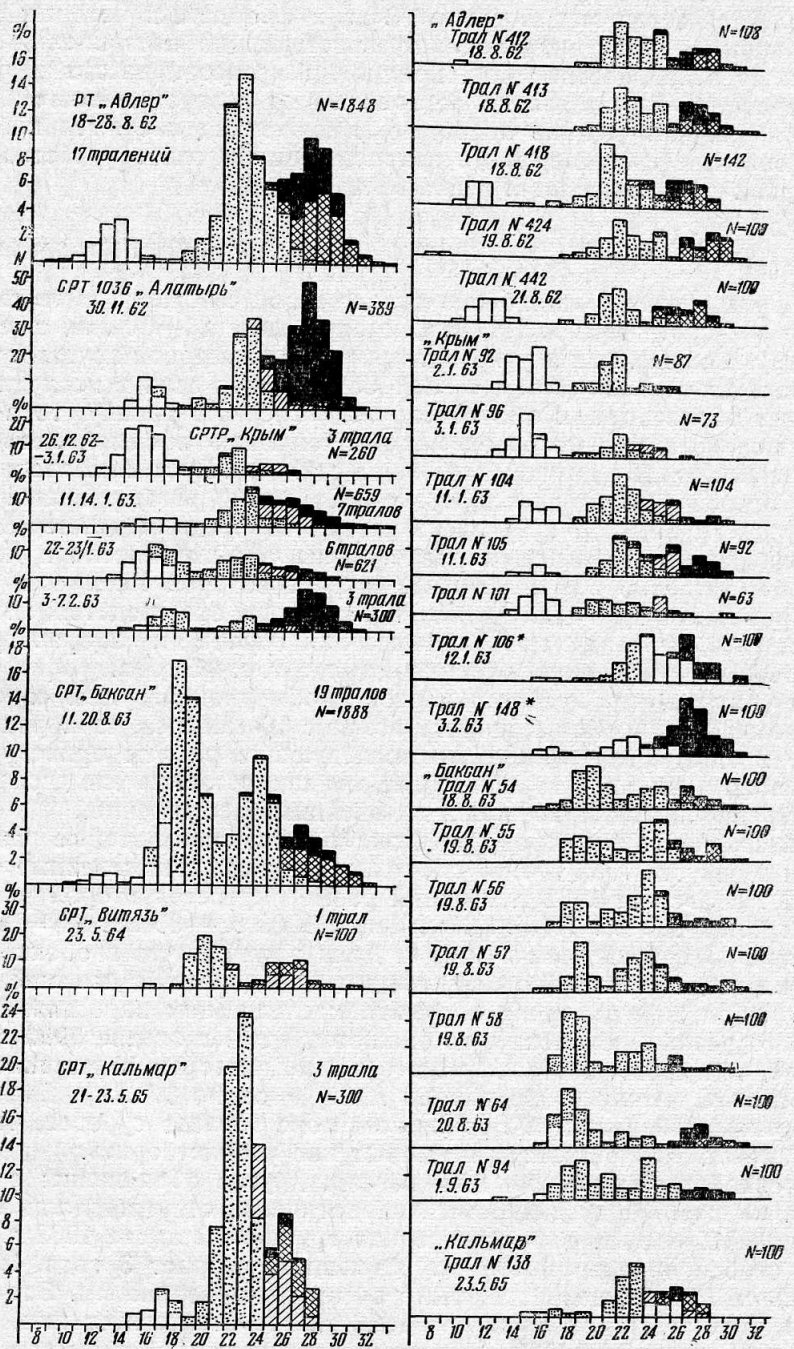


Рис. 4. Размерный состав северного ширмса в последовательные периоды наблюдений. Расположение диаграмм и условные обозначения те же, что и на рис. 2.

лишь на некоторых диаграммах и дали пик только в 8 пробах из 17, взятых нами для измерения. Это является, вероятно, следствием того, что урожайность поколения 1958 г. была невысокой, хотя и не такой низкой, как поколения 1960 г. Особи четвертой размерной группы в августе 1962 и 1963 гг. в среднем имели длину 125 мм ( $l_k=27$  мм). Эта группа состояла почти исключительно из самок, примерный возраст которых — 5 лет 4 месяца. По своим размерам креветки этой группы наиболее ценны и в весовом отношении в уловах занимают конечно гораздо большее место, чем в штучном выражении. В 1963 г. самки в уловах составляли значительно меньший процент, чем в 1962 г. Если в августе 1962 г. самки длиной карапакса 27 мм (в возрасте 5 лет 4 месяца) в 14 пробах из 17

образовывали на кривой размерного состава пик величиной не менее 10%, то в августе 1963 г. такой пик наблюдался только в двух пробах из 36. Если учесть, что в августе 1963 г. на эту размерную группу приходится малоурожайное поколение 1958 г., которое в предшествующем 1962 г. плохо выявилось на августовских диаграммах размерного состава, то такое сильное различие в процентном составе самок за два

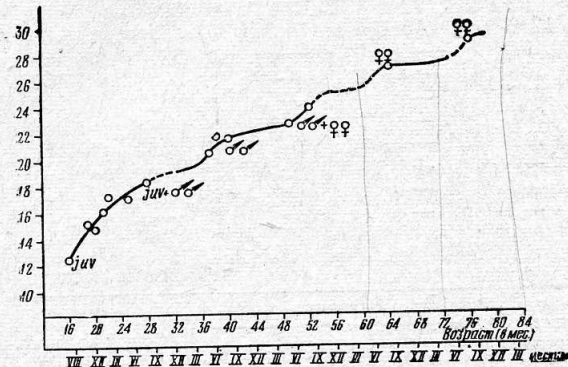


Рис. 5. Рост северного шримса в Прибыловском районе Берингова моря.

смежных года не будет для нас удивительным. Однако не следует забывать и о растущем японском промысле, в результате которого изымаются в основном крупные особи, т. е. самки.

Креветки старше 6 лет не дали четких размерных групп ни в 1962 г., ни в 1963 г., что объясняется редкой линькой и слабым ростом старых особей. Смертность креветок после вылупления личинок, видимо, очень велика, так как самки карапакса длиной более 29 мм встречаются уже крайне редко и их доля среди всех самок очень невелика. Поскольку осенью 1963 г. креветки в возрасте 5,5 лет были сравнительно немногочисленными, то доля крупных самок длиной более 135 мм ( $l_k$  = более 29,5 мм), имеющих возраст, видимо, 6,5 лет, была в общем числе самок выше, чем осенью 1962 г. Эти крупные самки, видимо, остатки поколения 1957 г.

Более полная картина роста и развития креветок с использованием наших наблюдений в Беринговом море в августе 1962 г. в декабре — феврале 1962—1963 гг., и в мае 1965 г. и сборов, любезно сделанных по нашей просьбе на СРТ «Алатырь» в ноябре 1962 г. и на СРТ «Витязь» в мае — июне 1964 г. представлена в табл. 6. Рост креветок Прибыловского района показан на рис. 5.

Суммируя результаты наших наблюдений, можно считать, что северный шримс Прибыловского района в возрасте 1,5 года ( $l_k=12-13$  мм) остается неполовозрелым и не принимает участия в размножении. В возрасте 2,5 года креветки имеют длину карапакса в среднем около 18—19 мм. Часть креветок этого возраста, которая имеет в августе семепроводы наполненные спермой, осенью впервые примет участие в размножении в качестве самцов. Однако часть креветок остается неполовозрелой. Даже среди особей, которые по характеру эндопо-



Таблица 6

## Рост и созревание северного шримса Прибыловского района

Дата	Возраст, месяцы	Число креветок	Ювенильные		Самцы	
			%	средний размер, мм	%	средний размер, мм
Август, 1962 . . . . .	16	197	100	(61 12,5)***	—	—
Ноябрь, 1962 . . . . .	19*	30	100	74	—	—
Декабрь, 1962 . . . . .	20	171	100	72 (14,8)	—	—
Январь, 1963 . . . . .	21	390	73	74 (16,2)	27	82
Февраль, 1963 . . . . .	22	73	25	78	75	85
Май, 1965 . . . . .	25	23	70	82	30	87
Август, 1963 . . . . .	28	1710	15	83 (18,27)	85	89
Май, 1964** . . . . .	37	72	—	—	92	95
Июнь, 1964** . . . . .	38	106	—	—	96	102
Август, 1962 . . . . .	40	626	—	—	99,2	102
Май, 1965 . . . . .	49	201	—	—	87	105
Август, 1963 . . . . .	52	772	—	—	96,8	111
Август, 1963 . . . . .	64	—	—	—	—	—
Август, 1963 . . . . .	76	—	—	—	—	—
Август, 1963 . . . . .	88	—	—	—	—	—

Продолжение табл. 6

Дата	Переходные		Самки		Общая средняя, мм
	%	средний размер, мм	%	средний размер, мм	
Август, 1962 . . . . .	—	—	—	—	61
Ноябрь, 1962 . . . . .	—	—	—	—	74
Декабрь, 1962 . . . . .	—	—	—	—	72 (14,8)
Январь, 1963 . . . . .	—	—	—	—	79 (16,2)
Февраль, 1963 . . . . .	—	—	—	—	84 (17,3)
Май, 1965 . . . . .	—	—	—	—	83 (17,7)
Август, 1963 . . . . .	0,001	89	0,01	94	88 (18,27)
Май, 1964** . . . . .	6,6	105	1,4	103	97 (20,54)
Июнь, 1964** . . . . .	4	109	—	—	103 (21,9)
Август, 1962 . . . . .	0,16	108	0,65	104	102 (21,61)
Май, 1965 . . . . .	13	114	—	—	106 (22,6)
Август, 1963 . . . . .	—	—	3,2	116 (24,7)	112 (23,86)
Август, 1963 . . . . .	—	—	100	≈ 125	≈ 125 (27)
Август, 1963 . . . . .	—	—	100	≈ 135	≈ 135 (29)
Август, 1963 . . . . .	—	—	100	≈ 145	≈ 145 (31)

\* «Алатырь» без мелкоячейной вставки.

\*\* «Витязь» без мелкоячейной вставки.

\*\*\* В скобках дан размер карапакса ( $l_k$ ).

дита первой пары плеопод должны быть отнесены к самцам, в августе встречались особи с пустыми семепроводами и сомнительно, чтобы они принимали участие в размножении. В возрасте 3,5 года ( $l_k=22$  мм) все креветки становятся самцами, а очень незначительная часть (менее 1%) даже самками. В 4,5 года ( $l_k=24-25$  мм) большинство креветок еще раз функционирует в качестве самцов, и лишь в 5 лет основная масса креветок меняет пол и осенью в возрасте 5,5 лет впервые откладывает икру. До 6,5 лет доживают очень немногие самки. Среди них много «стерильных», т. е. таких, ооциты которых не успевают созреть к следующему сезону икротетания, и они пропускают сезон размножения, не откладывая икры (Иванов, 1964 б). На подобное явление у Шпицбергена и Ян-Майена указывал ранее и Расмуссен (1953).

Таким образом, в Прибыловском районе созревание северного шримса происходит примерно на год позже, чем в западной части Аляскинского залива.

Рост и созревание креветок Прибыловского района более всего сходны с этими процессами у креветок Ян-Майена, Шпицбергена (Расмуссен, 1953) и Гренландии (Хорстед и Смиidt, 1956).

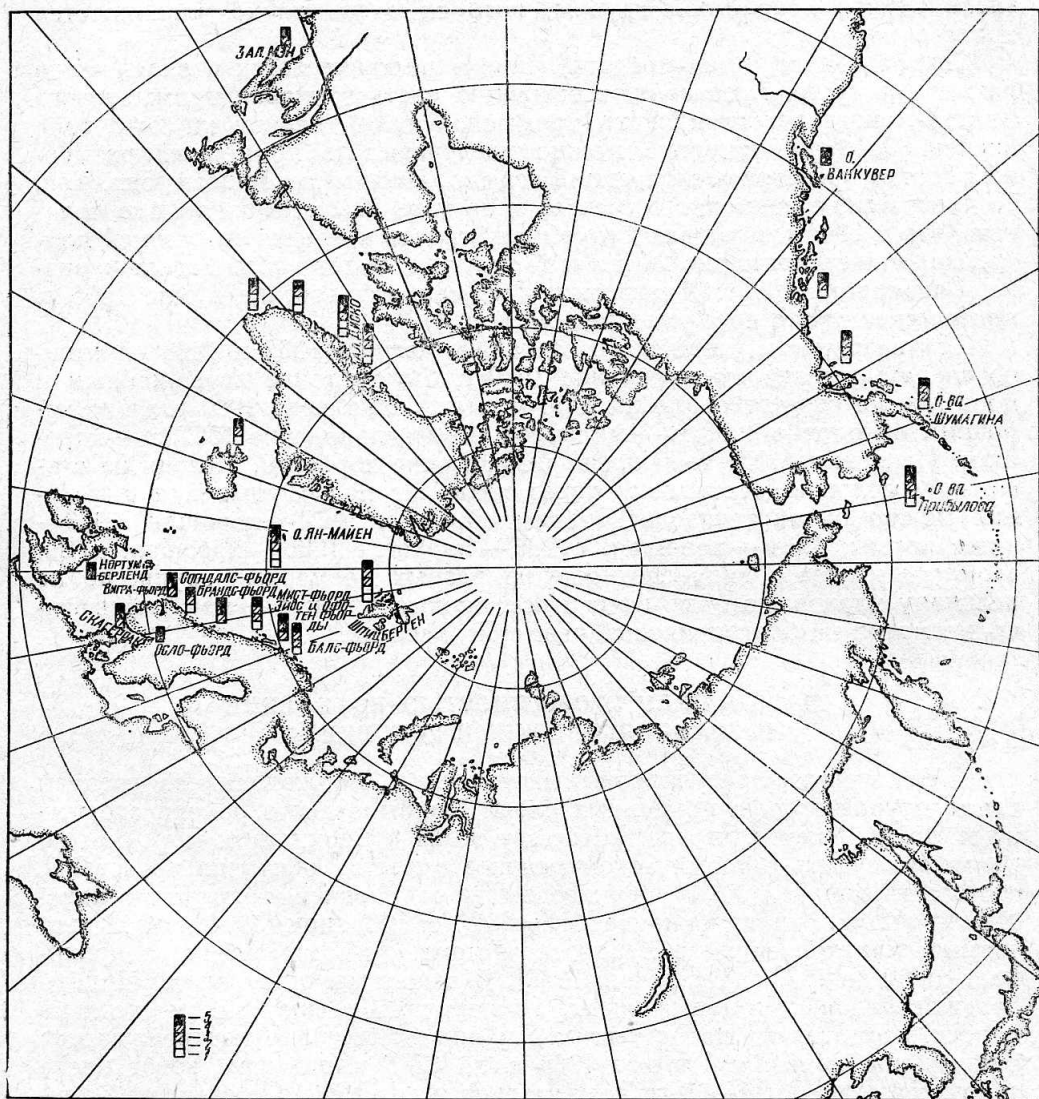


Рис. 6. Жизненный цикл северного шримса в разных частях его ареала по нашим и литературным данным. Цифры слева от столбиков показывают примерный возраст в период размножения. Белые квадраты — молодь, заштрихованные — самцы, черные — самки.

Схематическая картина жизненного цикла *P. borealis* на всем ареале его обитания, по литературным и нашим данным, представлена на рис. 6.

Если предложенная нами картина роста креветок Прибыловского



района правильна, и если бы нам удалось представить на диаграмме размерного состава все возрастные группы креветок, т. е. креветок в возрасте 1,5; 2,5; 3,5; 4,5; 5,5 лет, то пики кривой приходились бы примерно на 12—13; 18—19; 21—22; 24—25 и 27 мм. По величине и постоянству пиков, вероятно, можно судить об урожайности соответствующих поколений, за исключением поколения, приходящегося на креветок первой возрастной группы, которая очень плохо улавливается тралом.

Следовательно, имея представление о росте креветок и зная, какие размерные группы составляют основную часть в уловах промыслового флота, можно прогнозировать промысловую обстановку на 2—3 года вперед. Особенно надежно можно предсказывать примерный размерный состав креветок в следующий год по данным настоящего года. Так, по диаграммам размерного состава в августе 1963 г. можно было полагать, что в 1964 г. в уловах будут преобладать креветки со средней длиной карапакса примерно 22 мм и 27 мм, т. е. будет наблюдаться картина, близкая к 1962 г. Диаграммы размерного состава в мае 1965 г. подтверждают это предложение (см. рис. 4).

По диаграммам размерного состава в августе 1962 и 1963 гг. можно сделать вывод, что поколение 1960 г. было крайне неурожайным и практически отсутствовало на диаграммах. Поколение 1959 г. было хорошим, поколение 1958 г. — малоурожайным, поколение 1957 г. — хорошим. Поколение 1961 г. было, видимо, также хорошим. Исходя из этого, промысловую обстановку через пять лет после рождения поколения можно охарактеризовать таким образом: 1962 — хорошая, 1963 — ниже нормы, 1964 — хорошая, 1965 — плохая, 1966 — хорошая. При этом мы имеем в виду соотношение разных размерных групп, но не величину уловов, которые из-за интенсивного промысла могут снизиться, несмотря на благоприятный размерный состав.

#### СВЯЗЬ МЕЖДУ УРОЖАЙНОСТЬЮ ПОКОЛЕНИЙ И ГИДРОЛОГИЧЕСКИМИ УСЛОВИЯМИ

К сожалению, регулярные многолетние наблюдения за средней температурой воды в придонных слоях Прибыловского района отсутствуют. Нам кажется, что по характеру зимы в Беринговом море можно примерно судить о термическом режиме в местах обитания креветок в соответствующий год. В Беринговом море скопления креветок находятся обычно на глубине не более 120 м (Иванов, 1964 а, б), чисто термическая конвенция в Беринговом море у ю-вов Прибылова проникает от 50 до 100 м (Булгаков, 1965). В ледовитые зимы, когда Прибыловский район закрывают льды, температура у дна, видимо, сильно падает, несмотря на поток теплых глубинных вод. Это подтверждается нашими наблюдениями в мае 1965 г. на СРТ «Кальмар», когда после ледовитой зимы 1964—65 гг. температура у дна в районе скоплений креветок была ниже 0°С, и единственный наш промысловый улов был взят при температуре у дна — 0,7°С. Таким образом, судя по ледовитости в юго-западной части Берингова моря, зима 1956/57 г. была суровой, 1957/58 г. — умеренной, 1958/59 г. — мягкой, 1959/60 г. — мягкой (Крындин, 1964). Сведения о ледовитости Берингова моря в последующие годы нам любезно сообщил начальник морского отдела Гидрометеоцентра СССР А. И. Каракаш. По его данным, можно считать, что зима 1960/61 г. была суровой, 1961/62 г. — мягкой, 1962/63 г. — умеренной. По нашим наблюдениям на СРТР «Крым», зима 1962/63 г. в придонных слоях была мягкой (Иванов, 1964, б).

При сопоставлении урожайности поколений 1957—1961 гг., по которым у нас есть непосредственные наблюдения, с приведенными данными о ледовитости (рис. 7) обращает на себя внимание то, что экстремально низкое по урожайности поколение 1960 г. родилось перед ледовитой зимой 1960/61 г., т. е. криветки класса 1960 г. на первом году жизни перенесли суровую зиму. Естественно предположить, что урожайность поколения определяется характером первой в жизни криветок зимы. Поскольку о ледовитости зимы в Беринговом море имеется длинный ряд наблюдений (Крындин, 1964), исходя из этого предположения и используя многолетние наблюдения за ледовитостью зим в Беринговом море (Крындин, 1964), мы можем примерно определять мощность поколений предшествующих лет, даже не имея прямых наблюдений, считая, что поколения перед ледовитыми (суровыми) зимами будут неурожайными, а перед малоледовитыми — урожайными.

Таким образом, можно примерно оценивать и численность родительских стад рассматриваемых нами поколений, считая, что количество самок с икрой и, следовательно, количество личинок зависят от мощности поколения криветок, родившихся за 6 лет до вылупления личинок (см. рис. 7). Таким образом, при составлении прогноза условно принимается, что все нерестящиеся криветки осенью в период откладывания икры имели возраст 5,5 лет, а в следующую весну, во время вылупления личинок — 6 лет. Взаимосвязь между урожайностью поколений 1957—1961 гг., урожайностью их родительских классов и характером зим во время первого года жизни криветок рассматриваемых поколений показана в табл. 7.

Как видно из данных табл. 7, наше допущение о том, что характер зимы определяет мощность поколения криветок, родившихся в предшествующую весну, позволяет объяснить урожайность поколений 1957—1961 гг. Так крайняя бедность, практическое отсутствие поколения 1960 г. объясняется совместным действием двух неблагоприятных факторов: суровой зимой в течение первого года жизни криветок и малой численностью родительского стада. Численность родительского стада, видимо, оказывает влияние на численность потомства. Так, несмотря на мягкую зиму 1959—1960 гг., поколение 1958 г. было по урожайности ниже нормы вследствие низкой численности родительского стада. Наиболее мощными являются, видимо, те поколения, которые

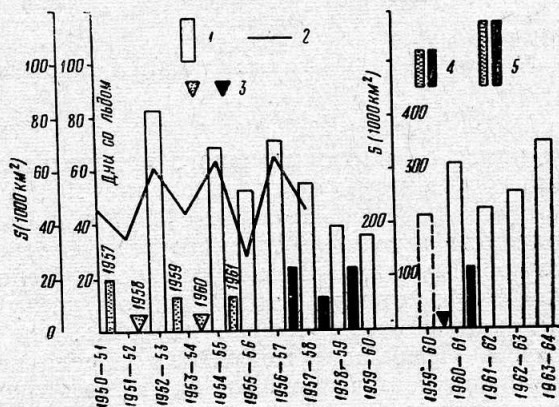


Рис. 7. Связь урожайности поколений криветок с ледовитостью зим и урожайностью родительского стада. В левой части графика — данные о ледовитости западной части Берингова моря и о числе дней со льдом по Крындину (1964). Правая часть графика — данные о ледовитости всего Берингова моря (личное сообщение А. И. Каракаша):

1 — площадь, покрытая льдом; 2 — дни со льдом; 3 — малоурожайное поколение; 4 — среднее по урожайности поколение; 5 — урожайнее поколение (заштриховано — предполагаемая урожайность родительских поколений; черное — наблюдаемые поколения).



Т а б л и ц а 7

Взаимосвязь между урожайностью поколения, характером зимы в течение первого года жизни и предполагаемой урожайностью родительского поколения

Покоче- ние	Год рождения родитель- ского поколения	Характер зимы в течение первого года жизни родительского поколения	Предполагаемая урожайность роди- тельского поколения	Характер зимы в течении первого года жизни данного поколения	Урожайность поколения
1957	1951	Мягкая	Урожайное	Умеренная	Урожайное
1958	1952	Суровая	Бедное	Мягкая	Ниже нормы
1959	1953	Умеренная	Среднее	Мягкая	Урожайное
1960	1954	Суровая	Бедное	Суровая	Крайне бедное
1961	1955	Умеренная	Среднее или богатое	Мягкая	Урожайное

родились от многочисленного родительского стада и пережили на первом году мягкую (как поколение 1959 г.) или по крайней мере умеренную зиму (как поколение 1957 г.). Мы не имеем наблюдений за поколением от многочисленного родительского стада, но пережившим суровую зиму на первом году жизни. Вероятно, урожайность его будет невысокой, хотя и не такой низкой, как у поколения 1960 г.

Таким образом, можно полагать, что урожайность поколения креветок в Прибыловском районе определяется характером зимы, которую переживают креветки на первом году их жизни, и численность производителей, т. е. родительского стада. Поскольку креветки Прибыловского района обитают в открытом море и в случае ухудшения гидрологических условий могут отойти в более теплые воды, ближе к материковому склону, даже в суровые зимы, не происходит гибели всей популяции креветок, как это случается в изолированных фьордах Гренландии. Но характер зимы сильно влияет на урожайность отдельных поколений в Прибыловском районе.

Разумеется, наши наблюдения немногочисленны. Возможно, на урожайность поколения влияют такие факторы, как обеспеченность пищей личинок, совпадение массового нереста и цветения фитопланктона, обилие рыб-планктофагов, поедающих личинок и т. п. Мы рассматриваем результаты наших работ как предварительную схему для дальнейшего изучения, проверки и корректировки, как схему, которая может помочь выбрать дальнейшие направления в изучении креветок.

До сих пор мы рассматривали только естественные причины, влияющие на мощность разных поколений. Однако, исходя из наших предварительных данных о том, что численность родительского стада влияет на урожайность потомства, можно полагать, что интенсивный промысел, изымающий большую часть самок, может подорвать запас креветок. В этом случае вследствие медленного роста и созревания креветок в Беринговом море и заливе Аляска для восстановления их запасов потребуется несколько лет.

Влияние промысла по разному сказывается на разных популяциях креветок и зависит от условий их обитания. В норвежских и гренландских фьордах, где площадь траловых банок невелика по сравнению с районами обитания креветок, несмотря на интенсивный промысел в течение многих лет, нет никаких серьезных признаков перелова, так как вылов креветок с траловых банок компенсируется притоком креветок из соседних участков, непригодных для траления. Ледовый покров в Гренландии также хорошо защищает креветок от промысла в период икроношения и нереста (Расмуссен, 1965; Смиidt, 1965).

В изолированных заливах, где большая часть популяции сосредото-

чена, видимо, на участках с ровным дном, промысел может привести к перелову, что уже имело место в исландских фьордах (Sigurdsson and Hallgrimsson, 1965). В популяции, находящейся в море на некотором расстоянии от побережья, например в Скагерраке, у Нортумберленда, а также в обследованных нами скоплениях у о-вов Шумагина и о-ва Кадьяк, видимо, большая часть креветок, за исключением молодежи, обитает на удобном для траления дне и может облавливаться промысловым флотом. Вылов в Скагерраке в последние годы увеличивался только из-за возрастающих усилий. Улов на траление упал, что заставило промысловиков увеличить размеры тралов, уменьшился и средний размер креветок (Jensen, 1965). В 1965 г. вылов в Норвегии и Швеции снизился.

Учитывая, что продуктивность шримсовых банок в Скагерраке выше, чем в западной части залива Аляска, так как северный шримс у берегов южной Норвегии растет и развивается гораздо быстрее, чем креветки в исследованных нами частях Аляскинского залива, следует полагать, что скопления креветок у о-вов Шумагина и о. Кадьяк более чувствительны к воздействию промысла, чем скопления у Южной Норвегии. Это справедливо и в отношении Прибыловского скопления. Вследствие удаленности этого скопления от побережья в Беринговом море молодежь и взрослые креветки обитают часто в одних и тех же районах.

В связи с тем, что ровное дно восточной части Берингова моря позволяет вести лов во всех районах обитания креветок и молодежь креветок не имеет, видимо, естественных убежищ, особенно важно избегать здесь прилова мелких особей. В Беринговом море креветки растут и созревают еще медленнее, чем в западной части залива Аляска, а урожайность поколений подвержена сильным колебаниям в зависимости от гидрологических особенностей отдельных лет — все это заставляет с осторожностью относиться к запасам креветок Прибыловского района.

Состояние запасов креветок Прибыловского района вызывает сейчас серьезное беспокойство. Это беспокойство связано с резким падением японского вылова в этом районе, что иллюстрируется следующими цифрами (Sakai, 1967): 1961—10,2; 1962—21,0; 1963—31,6; 1964—20,9; 1965—8,8; 1966—2,9 тыс. т. Весной 1965 г. мы сами смогли убедиться, что запасы креветок Прибыловского района сильно уменьшились по сравнению с 1962 и 1963 г. Вблизи от о-ва Св. Павел, где в 1962 и 1963 г. уловы были около 3 ц/ч, в 1965 г. они не превышали несколько килограммов. Это падение в уловах можно объяснить только переловом. Охрана запасов креветок этого района становится актуальной задачей.

В отличие от крабового промысла, при ловле креветок невозможно рекомендовать брать преимущественно самцов, так как, во-первых, самцы гораздо меньше самок, во-вторых, самцы у протерандрических гермафродитов в будущем становятся самками. Таким образом, вылавливая самцов, мы подрываем будущее стадо самок. Однако, добывая самок, как нам кажется, давать им возможность оставить потомство, т. е. необходимо прекращать лов по крайней мере за 1,5—2 месяца до вылупления личинок. Май—август в Беринговом море или май—сентябрь в заливе Аляска являются периодами, когда самки креветок не имеют икры на плеоподах, и с этой точки зрения это время наиболее благоприятно для промысла.

Как указывает Jensen (1965), тралы обладают большой селективностью в отношении креветок. В Скагерраке размер у креветок (в мм), которые на 50% вылавливаются тралом и на 50% ускользают сквозь



ячею, превышает размер ячеи в 3,3 раза. Согласно шведско-норвежско-датской конвенции 1952 г., минимальная ячея в кутке трала в Скагерраке — Каттегате установлена в 17 мм от узла до узла, или 30 мм по стандартному измерению (Jensen, 1965, Rasmussen, 1965). В Беринговом море и заливе Аляска шримс крупнее и имеет другие пропорции тела, чем в норвежских водах. Поэтому в Северной Пацифике в креветочных тралах размер ячеи должен быть, видимо, больше, чем в Скагерраке. Специальных исследований в этом направлении пока не проведено, но можно полагать, что размер ячеи в кутке должен быть не меньше 20 мм от узла до узла. Кроме этого, желательно запретить лов на участках, где наблюдается большая примесь особей непромыслового размера, даже в том случае, когда часть креветок промыслового размера обеспечивает неплохие уловы. Установление максимального допустимого прилова маломерных креветок требует специального изучения.

Таким образом, основным мероприятием по охране запасов креветок на первом этапе мы считаем установление запретных сезонов промысла: в Беринговом море с начала февраля до середины мая и в западной части залива Аляска с января до середины мая, т. е. за 1,5—2 месяца до начала нереста, а также на весь период нереста.

#### Выводы

1. В западной части залива Аляска северный шримс откладывает икру в сентябре—октябре, а личинки в основном вылупляются в апреле. В Беринговом море откладывание икры происходит в августе—начале сентября, т. е. примерно на месяц раньше, а вылупление личинок — в апреле — начале мая, примерно на 0,5 месяца позже, чем в заливе Аляска.

2. В Западной части залива Аляска северный шримс в возрасте 1,5 года остается неполовозрелым и впервые принимает участие в размножении в качестве самца в возрасте 2,5 года. Смена пола у большинства особей происходит в возрасте 4 года, и креветки впервые откладывают икру в возрасте 4,5 года.

3. В водах от о-ва Санак до Кенайского полуострова основные черты биологии северного шримса, видимо, весьма схожи несмотря на то, что Кенайский полуостров расположен значительно севернее, чем Санак. Это сходство объясняется, видимо, тем, что теплое течение вдоль западной части залива Аляска идет с севера на юг. Поэтому, термические условия обитания креветок в западной части залива Аляска по мере продвижения на север не становятся суровой и процессы роста и созревания вследствие этого не замедляются, как это происходит у берегов Норвегии и в восточной части залива Аляска.

4. В Беринговом море креветки часто до 2,5 лет остаются неполовозрелыми и многие впервые принимают участие в размножении в качестве самцов в возрасте 3,5 года. В возрасте 4,5 года большая часть креветок вторично функционирует в качестве самцов. Смена пола происходит в основном в 5 лет и первое откладывание икры — в 5,5 лет.

5. По диаграммам размерного состава можно судить об урожайности поколений и примерно прогнозировать размерный состав уловов на 2—3 года вперед.

6. В качестве рабочей гипотезы выдвигается положение о том, что урожайность поколения зависит от характера первой в жизни креветок зимы и от численности родительского стада.

7. Основными мерами в регулировании промысла мы считаем уста-

новление запретных сезонов промысла (особенно период вылупления личинок), установление минимального размера ячеи в тралах и максимально допустимого прилова особей непромыслового размера.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Булгаков Н. Предельная граница льдов в дальневосточных морях. Результаты исследований по программе МГГ. Океанологические исследования, № 13, 1965.
- Иванов Б. Г. Некоторые данные о биологии креветок западной части залива Аляска. Труды ВНИРО. Т. 48. Известия ТИНРО. Т. 49, 1963.
- Иванов Б. Г. Предварительные итоги изучения биологии и распределения креветок в Прибыловском районе Берингова моря. Труды ВНИРО. Т. 49. Известия ТИНРО. Т. 50, 1964 а.
- Иванов Б. Г. О биологии и распределении креветок в зимний период в заливе Аляска и Беринговом море. Труды ВНИРО. Т. 53. Известия ТИНРО. Т. 52, 1964 б.
- Крындин. Сезонные и межгодовые изменения ледовитости и положения кромки льда на дальневосточных морях в связи с особенностями атмосферной циркуляции. Труды Государственного океанографического института. Вып. 71, 1964.
- Кузнецов В. В. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей. М.—Л. «Наука», 1964.
- Паленичко, З. Г. Распределение и биология креветки в Баренцевом море. «Зоологический журнал». Т. 20. Вып. 3, 1941.
- Плахогник А. Ф. Гидрологическая характеристика Аляскинского залива. Труды ВНИРО. Т. 49. Известия ТИНРО. Т. 50, 1964.
- Allen I. A. On the biology of *Pandalus borealis* Kröyer, with reference to a population off the Northumberland Coast. J. Mar. Biol. Ass. U.K. Vol. 38, 1959.
- Alverson D. L. How exploratory surveys help the U. S. industry. World Fishing. Vol. 11, N 4, 1962.
- Anonymous, Bering Sea shrimp fishery trends. Comm. Fish. Rev. Vol. 27, N. 9, 1965 а.
- Anonymous. Shrimp life history studies. Comm. Fish. Rev. Vol. 27, No. 11, 1965 б.
- Berkeley A., Sex reversal in *Pandalus danae*. Am. Nat., 63, 1929.
- Berkeley A., The post—embryonic development of the common pandalids of British Columbia. Contrib. Canadian Biology and Fisheries. N. S., Vol. 6, No. 6, 1930.
- Butler T. H., Growth, reproduction, and distribution of pandalid shrimps in British Columbia. J. Fish. Res. Board of Canada. Vol. 21, No. 6, 1964.
- Carlisle D. B. On the sexual biology of *Pandalus borealis* (Crustacea, Decapoda). J. Histology of incretory elements. J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 38, No. 2, 1959 а.
- Carlisle D. B., On the sexual biology of *Pandalus borealis* (Crustacea, Decapoda). II. Histology of incretory elements. J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 38, No. 3, 1959 б.
- Carlisle D. B., On the sexual biology of *P. borealis*. III. The initiation of the female phase. J. Mar. Biol. Ass. U. K. Vol. 38, No. 3, 1959 в.
- Dons C., Nord—Norges decapoden. Tromsø' Museums Arshefter, N. 37, Tromsø—1915 (цитировано по Rasmussen, 1953).
- Dow R. L., Fluctuations in Maine shrimp landings. Comm. Fish. Rev., Vol. 25, No. 4, 1963.
- Dow R. L., A comparison among selected marine species of an association between sea water temperature and relative abundance.
- J. Conseil Perman. Intern. Explor. Mer., 28, N. 3, 1964.
- Greenwood M., Bottom trawling explorations off Southeastern Alaska, 1956—1957. Comm. Fish. Rev. Vol. 20, No. 12, 1958.
- Greenwood M., Shrimp exploration in Central Alaskan Waters by m/v John N. Cobb, July—August 1958. Comm. Fish. Rev. Vol. 20, No. 7, 1959.
- Hjort J. and Ruud J. T., Deep-sea prawn fisheries and their problems. Hvalradets skrifter. Det norske Videnskaps—Akademi i Oslo, N 17, 1938.
- Hofsten N., Die Decapoden Crustaceen des Eisfjordes. Svenska Vetensk. Akad. Handl., Bd. 54, N 7, 1916.
- Horsted S. and Smidt E., The deep—sea prawn (*Pandalus borealis* Kr.) in Greenland waters. Meddelelser fra Danmarks fiskeri og Havundersgelser. Ny serie, Bind I, N II, 1956.
- Horsted S. A. and Smidt E., Influence of cold water on fish and prawn stocks in West Greenland. Internat. Commission for the Northwest Atlantic Fisheries. Spec. Publ., No. 6, 1965.
- Hynes F. W., Shrimp fishery of South—east Alaska. Rep U. S. Comm. Fish. Year 1921, Appendix I, 1929.
- Igarashi T., Studies on *Pandalus hypsinotus* Brandt in Funka Bay, Hokkaido. Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ., 2 (1), 1951.



Jägersten G., Über die Geschlechts — verhältnisse und das Wachstum bei *Pandalus*. Ark. Zool., 28, A (20), 1936.

Jensen A., *Pandalus borealis* in the Skagerak (length, growth, and changes in the stock and fishery yield). Rapports et Proces — Verbaux des Reunions. Vol. 156, 1965.

Johnson H., King crab, shrimp and bottom fish explorations conducted in certain waters from Shumagins Islands to Unalaska, Alaska, by m/v Tordenskjold, Summer and Fall, 1957. Comm. Fish. Rev. Vol. 21, No. 3, 1959.

Kiaer H., Om Forekomster av Dybvandsraeker ved Tromsø, Norsk Fiskeritidende, 12 hefte, Bergen 1903 (utr. no Rasmussen, 1953).

Kubo I., Bionomics of the prawn, *Pandalus kessleri* Czerniavski. J. Tokyo Univ. Fish. Vol. 38, No. 1, 1951.

Lebour M., The larval stages of Crangon, with a description of a new species, *C. steveni*. Proc. Zool. Soc. Lond., 1930.

Poulsen E. M., Investigations on the Danish Fishery for, and the biology of the Norway lobster and the deep — sea prawn. Report Danish Biol. Station., N. 48, 1946.

Rasmussen B., Om dypvannsreken ved Spitsbergen. Fiskeridirektoratets Skrifter, Serie Havundersøkelser. Vol. 7, N. 4, 1942.

Rasmussen B., Trekk fra dypvannsrekens biology i norske kystfarvann. I. Vigralfjorden, More. Fiskeridirektoratets Skrifter, Serie Havundersøgelser. Vol. 8, N 2, 1945.

Rasmussen B., Notes on the biology of the deep — sea prawn in a Norwegian Fjord. Annales Biologiques. Vol. II. Copenhagen, 1947.

Rasmussen B., On the geographical variation in growth and sexual development of the deep — sea prawn. Fiskeridirektoratets Skrifter. Vol. 10, N 3, 1953.

Rasmussen B., The fishery for deep — sea prawn in Norway. The Marine biol. Ass. of India, Symposium on Crustacea, Abstracts of Papers, 1965.

Rathjen W. F. and Mitsuo Yesaki., Alaska Shrimp Explorations, 1962—64. Comm. Fish. Rev. Vol. 28, No. 4, 1966.

Roncholt L. L., Distribution and relative abundance of commercially important pandalid shrimps in the northeastern Pacific Ocean. Spec. Sci. Report—Fisheries, No. 449, 1963, Wash., D. C.

Sars G. O., Account of the post — embryonal development of *Pandalus borealis*. Rep. Norweg. Fish. Invest. Vol. I, N 3, 1900.

Shaeffers E. A. and Smith K. A., Shellfish explorations in the Yakutat Bay area, Alaska, by the John N. Cobb, Spring, 1953. Comm. Fish. Rev. Vol. 16, No. 3, 1954.

Sigurdsson A. and Hallgrímsson I., The deep — sea prawn (*Pandalus borealis*) in Icelandic waters. Rapports et Procés — Verbaux des Reunions. Vol. 156, 1965.

Smidt E., Deep-sea prawn and the prawn fishery in Greenland waters. Rapports et Procés — Verbaux des Réunions. Vol. 156, 1965.

Smith R. T., Observations of the shrimp fishery in Puget Sound. Wash. State Dept. Fish. Biol. Rept., № 36 D, 1937.

Stephensen K., The Godthab Expedition, 1928. Crustacea, Decapoda. Wathne F. and Johnson H., Shrimp exploration in Central Alaskan waters by the m/v John N. Cobb, October — November, 1959. Comm. Fish. Rev. Vol. 23, No. 1, 1961.

Wollebæk A., Raeker og Raekefiske Årsber Norges Fiskerier for 1903. Bergen 1903.

Wollebæk A., Remarks on Decapod Crustaceans of the North Atlantic and Norwegian Fjords. Bergens Museums Aarbog, N 12, Bergen, 1908.