

УДК 595.384.12–116(265.53)

О.Г. Михайлова, П.Ю. Иванов*

Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 683600, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

ПЛОДОВИТОСТЬ СЕВЕРНОЙ КРЕВЕТКИ *PANDALUS BOREALIS*, ОБИТАЮЩЕЙ У ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАМЧАТКИ

Впервые представлены результаты исследования плодовитости северной креветки *Pandalus borealis* на основании материалов, собранных в 2013–2014 гг. у берегов западной Камчатки. Представлены данные по индивидуальной абсолютной и относительной плодовитостям северной креветки. Проведен анализ связи плодовитости с размерно-возрастными параметрами. Установлено, что индивидуальная плодовитость самок находится в пределах 1395–4648 шт., со средним количеством икринок в кладке, равным 2799 ± 190 шт. Показано, что максимальная плодовитость отмечается у самок в возрасте 7+. Потери икры у северной креветки, обитающей у западного побережья Камчатки, не превышают 12 %.

Ключевые слова: плодовитость, северная креветка, икра, западная Камчатка, размерно-возрастные параметры.

Mikhailova O.G., Ivanov P.Yu. Fecundity of northern shrimp *Pandalus borealis* dwelling at the west coast of Kamchatka // Izv. TINRO. — 2015. — Vol. 182. — P. 81–87.

Fecundity of northern shrimp *Pandalus borealis* is investigated for the first time on the data collected from the depth 200–400 m near the coast of West Kamchatka in 2013–2014. The absolute and relative individual fecundity are determined, their relationship with size and age of the shrimp is analyzed. The individual fertility of females changes in limits of 1395–4648 eggs, with average number in the laying 2799 ± 190 eggs. The maximum fecundity is noted for females at the age of 7+. Losses of eggs for the northern shrimp at the west coast of Kamchatka don't exceed 12 %.

Key words: fecundity, northern shrimp, egg, West Kamchatka, size-weight parameters.

Введение

Одним из важных этапов в исследовании северной креветки является изучение плодовитости, которую можно отнести к одному из основных показателей способности популяции к воспроизводству. Наиболее точное определение этого физиологического признака описано И.И. Дедю (1989): «Плодовитость — эволюционно сложившаяся способность животных организмов компенсировать естественную смертность размножением, скорость, с которой особь продуцирует потомков». Анализу плодовитости посвящено большое количество трудов, ни одно полноценное исследование не обходится без изучения этого вопроса. Работы по северной креветке не являются исключением.

* Михайлова Оксана Геннадьевна, научный сотрудник, e-mail: mikhailova.o.g@kamniro.ru; Иванов Павел Юрьевич, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, e-mail: ivanov.p.u@kamniro.ru.

Mikhailova Oksana G., researcher, e-mail: mikhailova.o.g@kamniro.ru; Ivanov Pavel Yu., Ph.D., head of laboratory, e-mail: ivanov.p.u@kamniro.ru.

На настоящий момент плодовитость северной креветки описана довольно подробно, в литературе имеются материалы о её плодовитости в Каспийском, Балтийском, Баренцевом, Японском морях, есть данные по северной части Охотского моря (Кузнецов, 1964; Беренбойм, 1992; Судник, 2000; Букин, 2003; Михайлов и др., 2003). В зарубежной литературе также есть работы, посвященные изучению плодовитости северной креветки (Ito, 1976; Parsons, Tucker, 1986; Mena, 1991).

Основной целью работы является описание плодовитости популяции северной креветки, обитающей у берегов западной Камчатки: абсолютной индивидуальной плодовитости, относительной индивидуальной плодовитости и других параметров.

Материалы и методы

Сбор материала на плодовитость осуществлялся в 2013–2014 гг. у берегов западной Камчатки на глубине 200–400 м. В работе использованы данные, отобранные в различные сезоны. Первый сезон сбора относился к летнему периоду, когда в популяции северной креветки у берегов западной Камчатки происходит откладка новой икры на плеоподы. Сбор материала во второй сезон осуществлялся в ранний весенний период, когда после осенне-зимней инкубации икры наблюдаются первые появления икринок на плеоподах на второй стадии развития, в которых наблюдается глазок с еще несформировавшимся эмбрионом. И наконец, третий сбор осуществлялся в апреле-мае перед выпуском личинок, когда икринки находятся на третьей стадии развития с уже сформировавшимся эмбрионом. Одновременно фиксировали размер (промысловая длина тела) и массу самки с икрой. Собранный материал, во избежание потери икры, помещали в марлю и фиксировали 4 %-ным раствором формалина. Метод исследования плодовитости является в целом стандартным и общепринятым (Низяев и др., 2006). Определение индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) осуществлялось путем подсчета вновь отложенной икры на плеоподы самки. Дополнительно производился подсчет количества икры на 2 и 3-й стадиях развития. Относительная индивидуальная плодовитость (ОИП) находилась как отношение количества икры на плеоподах к длине тела самки и ее общей массе. Дополнительно измеряли размер икры, ее длину и диаметр с помощью бинокля, оснащенного окуляр-микрометром с точностью до 0,1 мм.

Результаты и их обсуждение

В первую очередь была рассчитана индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП). Для определения данного вида плодовитости была подсчитана вновь отложенная икра у самок, собранных в летний период. Исследования показали, что количество преднерестовых гонад сопоставимо с количеством вновь отложенной икры, что свидетельствует об отсутствии значимой потери икры при откладке ее на плеоподы у самок северной креветки (Судник, 2000) и позволяет анализировать плодовитость по икре, отложенной на плеоподы. Подсчет икры на первой стадии развития (вновь отложенная) относят к истинному значению плодовитости, так как впоследствии в процессе вынашивания по различным причинам происходят потери икры (Хмелева, Голубев, 1984). Крайние границы диапазона количества такой икры были равны 1395–4648 шт., со средним количеством икринок в кладке, равным 2799 ± 190 шт. Также было подсчитано количество икринок на 2 и 3-й стадиях развития у самок, собранных в весенний период. В марте-апреле завершается процесс инкубации икры, который у креветки данного района длится 8–10 мес. В этот сезон основная часть икры находится на 2 или 3-й стадии (соответственно икра с начальным глазком и икра с глазком). При подсчете икринок у самок на этих стадиях развития получены следующие значения. Среднее количество икринок на 2-й стадии у самок составляет 2638 шт., с экстремальными значениями 1470–3862 шт., на 3-й стадии среднее количество икринок равно 2485 шт. (1074–3910 шт.). Рассчитанная ИАП северной креветки у берегов западной Камчатки оказалась несколько ниже, чем для креветки других популяций Охотского моря — североохотоморской и сахалинской. Согласно данным С.Д. Букина (2003), средняя ИАП

креветок в Татарском проливе была равна 3366 шт. В северной части Охотского моря (притауйский район) этот показатель немного ниже и равен 3067 шт. (Михайлов и др., 2003). Согласно литературным материалам, описывающим другие районы, отмечаются и более низкие показатели ИАП. К примеру, по данным В.В. Кузнецова (1964), в Баренцевом море средние значения ИАП в различные годы колебались от 1214 до 1459 шт. икринок.

На изменение абсолютной плодовитости в разных районах могут влиять различные окружающие факторы. Но к наиболее важному стрессору многие исследователи относят температуру воды. Согласно исследованиям В.И. Дулепова (1995), креветка *P. borealis* на холодноводных участках имеет репродуктивный потенциал меньше, чем в более теплых водах. Схожая ситуация описана в работе Parsons и Tucker (1986) на примере различных районов северо-западной Атлантики.

Изменение параметров окружающей среды также может оказывать значительное влияние на изменение количества икринок у самок, собранных в одном районе, где большое воздействие проявляет температура воды в момент откладки и оплодотворения икры (Методы определения ..., 1968; Дулепов, 1995). Также у пойкилотермных животных отмечена зависимость изменения плодовитости от трофических условий в среде обитания (Методы определения ..., 1968). Но в большей степени эти изменения связаны с размером икринной самки. На эту связь обращают внимание все авторы, изучавшие плодовитость северной креветки. Такая же взаимосвязь была обнаружена в результате наших исследований. Это соотношение описывается простым линейным уравнением:

$$ИАП = a + b * \text{длина тела},$$

где a, b — коэффициенты линейной регрессии.

Эта линейная зависимость представлена на рис. 1, где достаточно наглядно видно, что при увеличении размера самок количество икры у них растет. Исключение составляет самка с длиной тела свыше 130 мм, у которой наблюдается снижение численности икринок.

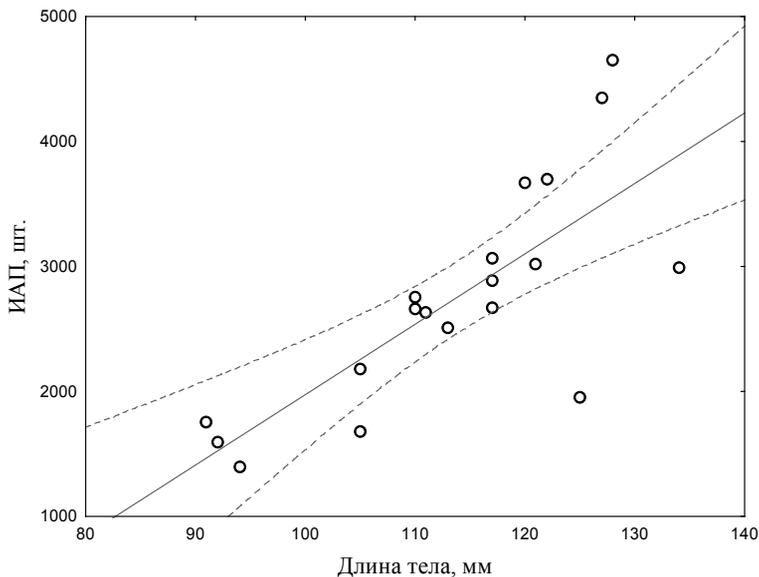


Рис. 1. Линейная зависимость ИАП от длины тела самок

Fig. 1. Linear dependence of individual absolute fecundity on body length of female for northern shrimp at West Kamchatka

При построении линейной зависимости выяснено, что достоверность аппроксимации ИАП с размерами тела самок северной креветки равна 0,8547.

При подсчете икринок на 2 и 3-й стадиях развития также определена прямая зависимость количества икринок от размера самки (рис. 2, 3).

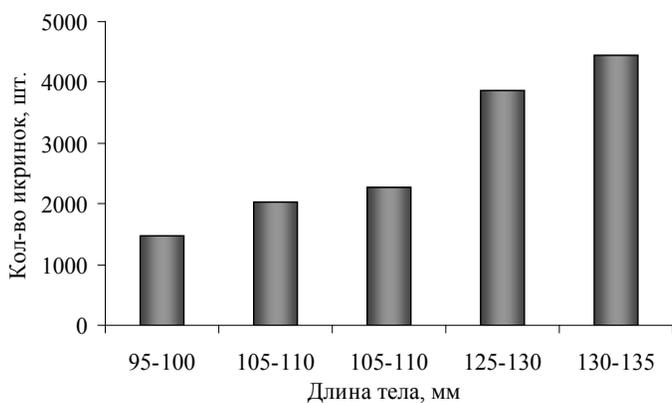


Рис. 2. Динамика изменения ИАП северной креветки в зависимости от длины тела самок с икрой на 2-й стадии развития

Fig. 2. Dependence of individual absolute fecundity for females with the eggs on 2nd stage on their body length for northern shrimp at West Kamchatka

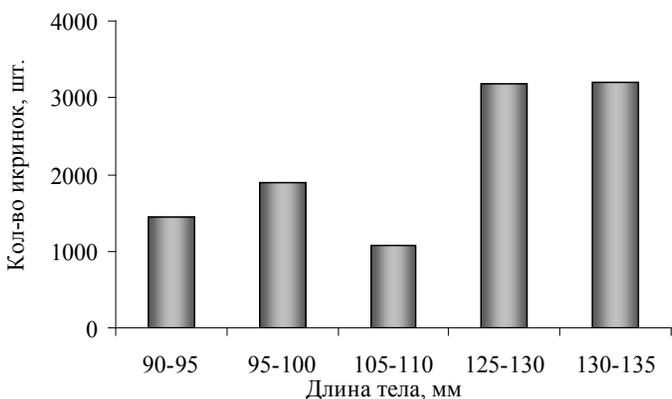


Рис. 3. Динамика изменения ИАП северной креветки в зависимости от длины тела самок с икрой на 3-й стадии развития

Fig. 3. Dependence of individual absolute fecundity for females with the eggs on 3rd stage on their body length for northern shrimp at West Kamchatka

Исключение было выявлено у самок с икрой на третьей стадии развития в размерном диапазоне 105–110 мм. В настоящее время на основе имеющегося объема полученных материалов не представляется возможным выявить явные причины низкой плодовитости этой группы креветки. Работы в этом направлении планируется продолжить.

Хорошо известно, что ИАП меняется с возрастом. Такую зависимость рассмотрел в своей работе С.Д. Букин (2003). На основании этих данных нами также была предпринята попытка рассмотреть изменение плодовитости по мере взросления особей северной креветки, обитающей у берегов западной Камчатки. В результате выяснено, что младшевозрастные самки имеют меньшую плодовитость в отличие от старшевозрастных. На рис. 4 хорошо видно, что с возрастом наблюдается увеличение количества икры и соответственно ИАП, за исключением последней возрастной группы 8+, у которой отмечается снижение количества икринок. Такая ситуация характерна для ракообразных: снижение плодовитости у старшевозрастных групп не раз отмечалось в литературе (Хмелева, Голубев, 1984; Дулепов, 1995).

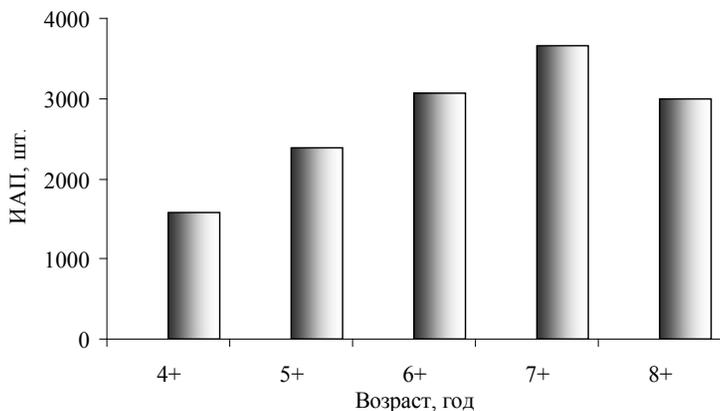


Рис. 4. Динамика изменения численности икры у самок северной креветки в зависимости от возраста у берегов западной Камчатки

Fig. 4. Dependence of northern shrimp fecundity on age of female for northern shrimp at West Kamchatka

Помимо ИАП была определена относительная плодовитость северной креветки у берегов западной Камчатки. ОИП, рассчитанная как отношение количества икры к длине тела креветки, имеет критические значения 14,8–36,3 шт./мм со средним значением 23,4 шт./мм (ошибка от среднего равна 1,1). При нахождении ОП по отношению к массе креветки было выяснено, что минимальное значение составило 101,9, а максимальное — 199,9 шт./г. Среднее значение равно 160,8 шт./г при ошибке 4,9. Согласно литературным данным, значения ИОП креветки у западной Камчатки несколько ниже, чем в других районах исследований. К примеру, в Баренцевом море средние показатели на разных участках составляют от 167 до 199 икр./г, в районе о-вов Ян-Майен — 155 икр./г (Иванов и др., 1988). В Татарском проливе этот показатель варьирует в среднем от 174,7 до 192,7 икр./г (Букин, 2003).

При попытке выявить линейную зависимость ИОП от длины тела и массы креветки выяснено следующее. Индивидуальная относительная плодовитость, рассчитанная как отношение количества икринок у самки к длине тела, имела выраженную линейную зависимость от длины тела, которую хорошо описывает линейное уравнение (см. таблицу). При расчете ИОП, вычисленной как отношение количества икринок к массе особи, выяснено, что данный вид относительной плодовитости не имеет линейной связи. Более наглядно это можно увидеть в графическом изображении (рис. 5, 6).

Параметры линейного уравнения, описывающего связь ИОП с размерными параметрами (длина тела, масса) северной креветки
Parameters for linear dependence of individual relative fecundity on body length and weight for northern shrimp at West Kamchatka

Зависимость	a	b	R
ИОП (шт./мм) — длина тела (мм)	-13,31	0,32392	0,73603
ИОП (шт./мм) — масса (г)	11,087	0,72052	0,73664
ИОП (шт./г) — длина тела (мм)	202,65	-0,3692	-0,1833
ИОП (шт./г) — масса (г)	182,68	-1,280	-0,2858

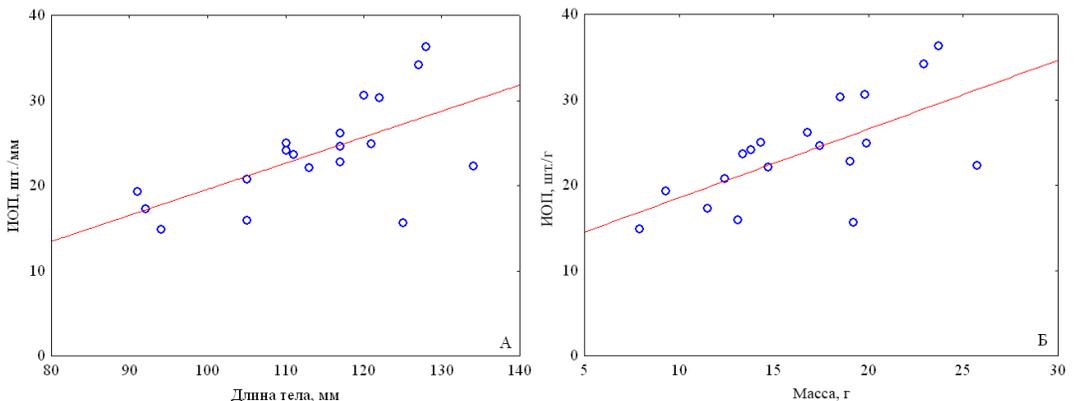


Рис. 5. Линейная зависимость ИОП северной креветки от длины (А) и массы тела (Б) у берегов западной Камчатки

Fig. 5. Linear dependence of individual relative fecundity (eggs/mm) on body length (А) and weight (Б) for northern shrimp at West Kamchatka

Благодаря тому, что данные были собраны в разные периоды, появилась возможность проследить динамику изменения количества икры на разных стадиях развития. Согласно исследованиям в Баренцевом море, абсолютная плодовитость перед выклевом личинок снижается на 27,6 %, а относительная — на 32,6 % (Беренбойм, Шевелева, 1988). Северную креветку относят к креветкам с хорошо развитой заботой о потомстве, к К-стратегам (Судник, 2008), о чем свидетельствуют икринки, которые находятся на плеоподах вплоть до выклева личинок. Вследствие этого показатель снижения абсолютной плодовитости сравнительно низкий. В районе нашего исследования потери отложенной икры на плеоподах в период инкубации очень низкие. Согласно средним

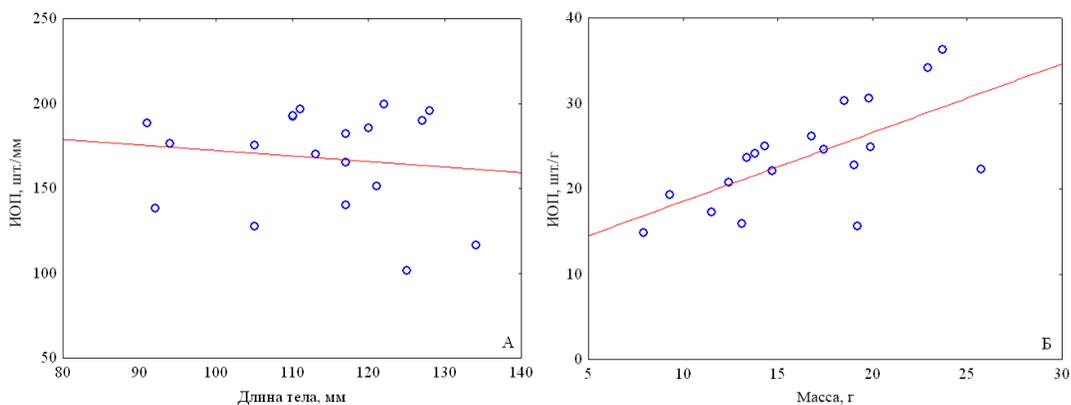


Рис. 6. Линейная зависимость ИОП северной креветки от длины (А) и массы тела (Б) у берегов западной Камчатки

Fig. 6. Linear dependence of individual relative fecundity (eggs/g) on body length (А) and weight (Б) for northern shrimp at West Kamchatka

показателям количества икры на плеоподах, при переходе с 1-й стадии развития икры на 2-ю и в последующем на 3-ю стадию в обоих случаях потери составляют не более 6 %. В целом за весь период инкубации, с откладки икры на плеоподы до выклева личинок, потери икры составляют около 11 %. При сравнении с другими районами данный показатель достаточно низкий, что свидетельствует о хорошей сохраняемости икры в районе. Согласно литературным данным, у западного побережья о. Сахалин потери икры при выживании составляют не менее 44 % (Букин, 2003).

Также были проанализированы размеры икринок в зависимости от стадии зрелости. При накоплении большого объема материала данные о размерах икринок позволяют определить индивидуальную плодовитость. Согласно литературным данным, связь индивидуальной плодовитости с размером икринки хорошо описывается гиперболической зависимостью, которая показывает, что чем больше плодовитость, тем значительно меньше размер яйца (Дулепов, 1995). Такая же закономерность была обнаружена П.Ю. Андроновым (2003). Было отмечено, что при повышении АИП размер икринок снижался, в результате чего масса кладки не претерпевала значительных изменений. Как не раз отмечалось другими исследователями, икринки северной креветки имеют форму эллипса. В результате исследования получены следующие размерные показатели: длина икринок на 1-й стадии развития в среднем равна 0,9 мм, диаметр — 0,7 мм; длина икринок на 2-й стадии в среднем равна 1,5 мм, диаметр — 1,0 мм; размеры икринки на 3-й стадии, когда уже отчетливо определяются глазки эмбриона, увеличиваются (соответственно — 1,6 и 1,1 мм). При сравнении среднего размера икринок северной креветки в изучаемом районе на 1-й стадии развития с данными других исследований можно сделать вывод, что показатель индивидуальной плодовитости креветок у западной Камчатки несколько выше. Так, согласно материалам по размеру икринок в Баренцевом море было выяснено, что эти показатели составляют 1,2–1,3 и 1,0–1,1, в районе о-вов Ян-Майен — 1,5 и 1,1 мм (Иванов и др., 1988). В Беринговом море средние значения равны 1,3 и 1,0 мм (Андронов, 2003). В Татарском проливе длина икринок в среднем равна 1,08 мм, а диаметр — 0,80 мм (Букин, 2003). Как правило, на данный показатель наиболее значимое влияние оказывает окружающая среда. Как отмечает В.И. Дулепов (1995), более крупные яйца самки имеют на границах ареала и у видов, размножающихся в неблагоприятных условиях. Такая же связь была описана в работе П.Ю. Андронova (2003), где отмечена зависимость размера икринок от места сбора материала. Согласно этим данным, на материковом склоне средний размер икринок креветок достоверно выше, чем у креветок, обитающих на шельфе. Дополнительное влияние на размер яиц может оказывать температура воды. При более высоких ее показателях размер яиц меньше, чем при низких (Дулепов, 1995). Между размерами икринок и длиной и массой самок закономерности обнаружено не было.

Заключение

Результаты наших исследований показали, что абсолютная индивидуальная плодовитость северной креветки, обитающей вдоль западного побережья Камчатки, составляет 1395–4648 шт., со средним количеством икринок в кладке 2799 ± 190 шт. Это свидетельствует о достаточно высокой плодовитости по сравнению с показателями из иных мест обитания креветки. Выяснено, что имеется линейная зависимость ИАП от длины и массы креветки. Наибольшая плодовитость отмечена у креветок в возрасте 7+. Определена также относительная индивидуальная плодовитость. Рассчитанная ОИП, как отношение количества икры к длине тела креветки, имеет критические значения 14,8–36,3 шт./мм со средним значением $23,4 \pm 1,1$ шт./мм. При нахождении ОП по отношению к массе креветки установлено, что она варьирует от 101,9 до 199,9 шт./г при среднем значении $160,8 \pm 4,9$ шт./г.

За весь инкубационный период икры на плеоподах, который длится у данной популяции 9–10 мес., потери икры не превышают 12 %.

Согласно полученным результатам можно сделать вывод, что популяция северной креветки, обитающая у западной Камчатки, имеет высокие репродуктивные показатели.

Список литературы

Андронов П.Ю. Оценка индивидуальной и популяционной плодовитости северной креветки, *Pandalus borealis* (Decapoda, Pandalidae), в западной части Берингова моря // Зоол. журн. — 2003. — Т. 82, № 1. — С. 13–21.

Беренбойм Б.И. Северная креветка (*Pandalus borealis*) Баренцева моря (биология и промысел) : моногр. — Мурманск : ПИНРО, 1992. — 135 с.

Беренбойм Б.И., Шевелева Г.К. Плодовитость северной креветки *Pandalus borealis* (Kr.) в регионе Баренцева моря и у Западного Шпицбергена // Морские промысловые беспозвоночные : сб. науч. тр. — М. : ВНИРО, 1988. — С. 86–98.

Букин С.Д. Северная креветка *Pandalus borealis* eous сахалинских вод : Бюл. журн. «Вопросы рыболовства». — М. : Нащрыбресурсы, 2003. — 136 с.

Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь. — Кишинев : Гл. ред. Молдавской советской энциклопедии, 1989. — 406 с.

Дулупов В.И. Продукционные процессы в популяциях водных животных : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1995. — 246 с.

Иванов Б.Г., Столяренко Д.А., Беренбойм Б.И. Состояние запасов креветок *Pandalus borealis* в районе Шпицбергена (по результатам исследований ПИНРО и ВНИРО в 1986 г.) // Морские промысловые беспозвоночные : сб. науч. тр. — М. : ВНИРО, 1988. — С. 70–86.

Кузнецов В.В. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей : моногр. — М. ; Л. : Наука, 1964. — 241 с.

Методы определения продукции водных животных / под ред. Г.Г. Винберга. — Минск : Вышэйш. шк., 1968. — 246 с.

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

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

Судник С.А. О репродуктивной биологии креветки *Pandalus borealis* банки Флемиш Кап // Гидробиологические исследования в бассейне Атлантического океана : тр. АтлантНИРО. — 2000. — Т. 2. — С. 85–92.

Судник С.А. Экологические аспекты репродуктивных стратегий креветки : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Калининград, 2008. — 26 с.

Хмелева Н.Н., Голубев А.П. Продукция кормовых и промысловых ракообразных : моногр. — Минск : Наука и техника, 1984. — 216 с.

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

Mena I. Northern prawn (*Pandalus borealis*) length distribution and fecundity in Flemish Cap : NAFO SCR Doc. 91/29. — 1991. — 7 p.

Parsons D.G., Tucker G.E. Fecundity of northern shrimp, *Pandalus borealis*, (Crustacea, Decapoda) in areas of the northwest Atlantic // Fish. Bull. — 1986. — Vol. 84(3). — P. 549–558.

Поступила в редакцию 22.05.15 г.