

УДК 595.384.51(265.5)

Е.Р. Первеева, С.Д. Букин*

Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии, 693023, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ САМОК ГЛУБОКОВОДНЫХ КРАБОВ-СТРИГУНОВ САХАЛИНО-КУРИЛЬСКОГО РАЙОНА

Проанализированы имеющиеся данные по плодовитости и некоторым другим параметрам, характеризующим особенности репродуктивной биологии глубоководных крабов-стригунов *Chionoecetes angulatus* и *C. japonicus*. В сахалинских водах животные были собраны ловушками в 1996 г. и за период с 2000 по 2003 г. (краб-стригун ангулятус) и в 2001, 2002, 2006 гг. (японский краб-стригун), ангулятус Курильских островов — тралом в 2000 г. Средняя индивидуальная плодовитость стригуна ангулятуса варьировала в разные годы от 22 до 91 тыс. икринок, японского стригуна — от 54 до 64 тыс. икринок. Наибольший вклад в формирование плодовитости обоих видов крабов вносят размерные группы самок от 80 до 90 мм. Размер половозрелости был наименьшим для самок ангулятуса северных Курильских островов, наибольшим — для японского краба-стригуна западного Сахалина. О принадлежности батимальных стригунов по репродуктивной стратегии к r-стратегам свидетельствуют высокая плодовитость, относительно высокие величины Kг-коэффициента, малые размеры икринок, планктотрофные личинки, способствующие широкому расселению этих видов.

Ключевые слова: о. Сахалин и Курильские острова, батимальные крабы-стригуны, самки, абсолютная и относительная плодовитость, Kг-коэффициент, размер достижения половозрелости.

Perveeva E.R., Bukin S.D. Reproductive parameters of female deepwater red snow crabs in the area of Sakhalin and Kuril Islands // Izv. TINRO. — 2013. — Vol. 172. — P. 106–118.

Fecundity and some other parameters of reproductive biology are investigated for deepwater red snow crabs *Chionoecetes angulatus* and *C. japonicus* on the trap and trawl samplings collected at Sakhalin (trap samplings of *C. angulatus* in 1996 and 2000–2003 and *C. japonicus* in 2001, 2002 and 2006) and at Kuril Islands (trawl samplings of *C. angulatus* in 2000). The mean individual absolute fecundity of *C. angulatus* varied from 22 to 91 thousand eggs in different years, the fecundity of *C. japonicus* — from 54 to 64 thousand eggs. The bulk of population fecundity is formed by the female size groups between 80–90 mm for both species. The smallest maturation size was found for *C. angulatus* from northern Kuril Islands; the largest maturation size — for *C. japonicus* from western Sakhalin. High fecundity, relatively high K_r-coefficient, small size of eggs, and planktotrophic larvae allow to consider the deepwater red snow crabs as r-strategists.

Key words: *Chionoecetes angulatus*, *Chionoecetes japonicus*, reproduction of crab, Sakhalin Island, Kuril Islands, absolute fecundity, relative fecundity, K_r-coefficient, maturation size.

* Первеева Екатерина Романовна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: perveeva@sakhniro.ru; Букин Сергей Дмитриевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: bukin@sakhniro.ru.

Perveeva Ekaterina R., Ph.D., leading researcher, e-mail: perveeva@sakhniro.ru; Bukin Sergey D., Ph.D., leading researcher, e-mail: bukin@sakhniro.ru.

Введение

Плодовитость — эволюционно сложившаяся способность организмов регулярно компенсировать естественную смертность в нормальных условиях посредством размножения, будучи видовым свойством, она может изменяться в неблагоприятных условиях, находясь под сильным влиянием внешних воздействий. Плодовитость популяции определяется числом особей, участвующих в размножении, частотой этого процесса и индивидуальной плодовитостью. Это важное адаптивное свойство вида, направленное на поддержание его численности, являющееся одним из важнейших механизмов ее авторегуляции (Анохина, 1969; Никольский, 1974). От числа жизнеспособной молодежи, вышедшей из яиц, во многом зависит будущее популяции в целом, ее процветание или гибель (Хмелева, 1988).

Величина будущего пополнения и в конечном итоге темпы воспроизводства популяций крабов определяются репродуктивной стратегией вида в целом, в том числе параметрами яиц и величиной плодовитости, которая в связи с этим является весьма важной биологической характеристикой.

В литературе имеются сведения в основном об индивидуальной абсолютной плодовитости шельфовых крабов-стригунов *Chionoecetes opilio* и *C. bairdi* из различных районов их обитания (Haynes et al., 1976; Jewett, 1981; Elner, Gass, 1984; Davidson et al., 1985; Кочнев, Галимзянов, 1986; Огородников, 2001) и ее зависимости от размеров животных. Для глубоководных видов краба-стригуна ангулятуса *Chionoecetes angulatus* и японского стригуна *C. japonicus* Сахалина и Курильских островов такие данные немногочисленны (Первеева, 2002а, 2010).

Общеизвестно, что потенциальные возможности репродуктивных процессов не могут быть в полной мере оценены по какому-то одному параметру. Они складываются из комплекса показателей как на организменном, так и на популяционном уровне. По характеру стратегии репродуктивный потенциал направлен на поддержание численности популяции, ее устойчивости и сохранение вида и может быть оценен с помощью использования таких показателей, как Кг-коэффициент, величина репродуктивного усилия, размер наступления половозрелости и др.

В связи с этим для оценки репродуктивных возможностей можно использовать теорию Кг-стратегии, которая в данном контексте отражает именно усиление приспособленности и выражается в увеличении массы икринки и соответственно массы тела молодежи; г-стратегия характеризуется увеличением числа потомков. Величина репродуктивного усилия определяется как вклад организма в каждый данный акт размножения (Пианка, 1981). Размеры наступления половозрелости у самок используются при расчетах величин пополнения, а также для оценки численности зрелых самок в популяции, что необходимо при расчетах эффективной репродуктивной биомассы в моделях запас-пополнение (Лысенко, 2005).

Настоящая работа подготовлена с целью обобщения имеющихся к настоящему времени данных по абсолютной (ИАП), относительной (ИОП) плодовитости и прочим характеристикам (репродуктивное усилие, диаметр и масса икринок), описывающим особенности репродуктивной биологии батимальных крабов-стригунов *C. japonicus* и *C. angulatus*, обитающих у о. Сахалин и северных Курильских островов. Статья служит продолжением исследования особенностей репродуктивной биологии шельфовых и батимальных крабов-стригунов сахалино-курильского региона (Первеева, 2002а, б, 2010).

Материалы и методы

Для определения плодовитости были обработаны и проанализированы сборы наружной оплодотворенной икры глубоководных крабов-стригунов, полученные из траловых и ловушечных уловов. Районы сбора материала в присваловых водах о. Сахалин и северных Курильских островов показаны на рис. 1.

В сахалинских водах пробы для определения плодовитости были собраны в 1996 г. и за период с 2000 по 2003 г. (краб-стригун ангулятус) и в 2001, 2002, 2006 гг. (япон-

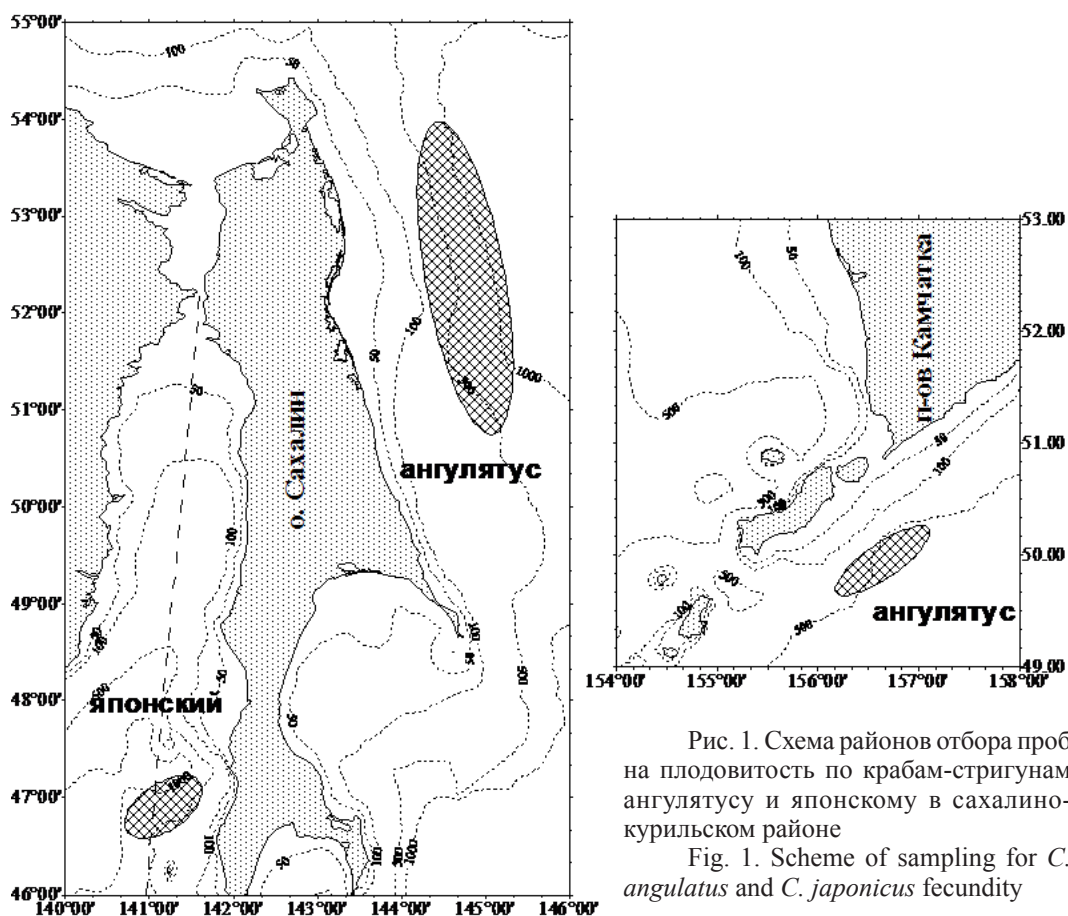


Рис. 1. Схема районов отбора проб на плодовитость по крабам-стригунам ангулятусу и японскому в сахалино-курильском районе

Fig. 1. Scheme of sampling for *C. angulatus* and *C. japonicus* fecundity

ский стригун) при проведении мониторинговых исследований крабовыми ловушками. Материалы по ангулятусу Курильских островов получены в 2000 г. при выполнении траловой учетной съемки. В сборе материала принимали участие преимущественно сотрудники СахНИРО.

Определение количества икринок выполняли весовым методом. Сбор, камеральную обработку и анализ проб проводили по общепринятым методикам (Спановская, Григораш, 1976; Низяев и др., 2006). Нами была просчитана икра на плеоподах в общей сложности у 372 самок глубоководных стригунов. Массу самок и икры определяли с точностью до 0,1 г. Взятая для определения индивидуальной абсолютной плодовитости навеска икры составляла 200–300 мг. Суммарный диаметр 10 икринок определяли с помощью окуляра-микрометра, а затем рассчитывали средний размер яйца в кладке. Объем собранного материала приведен в табл. 1.

Под индивидуальной абсолютной плодовитостью понимали начальную реализованную плодовитость — количество свежееотложенных икринок на плеоподах самок в начале инкубационного периода (Низяев и др., 2006).

Относительная абсолютная плодовитость представляет собой отношение абсолютной плодовитости к массе самки. Для оценки жизненной стратегии батимальных крабов-стригунов рассчитывали Кг-коэффициент, понимаемый как отношение начальной реализованной плодовитости к массе икринки, в миллиграммах, репродуктивное усилие — как отношение массы яйцекладки (совокупность яиц, откладываемых самкой при однократном икрометании) к массе самки после удаления икры (Хмелева, 1988). Репродуктивный потенциал (общее количество икринок на 1000 особей в популяции), также как и популяционную плодовитость, не оценивали ввиду отсутствия оценок численности по данным учетного трала для исследуемых видов крабов.

Таблица 1

Объем собранного материала по батимальным крабам-стригунам в сахалино-курильском районе

Table 1

Collected data on female deepwater red snow crab fecundity in Sakhalin-Kuril region

Вид краба-стригуна	Орудие лова	Год сбора	Район сбора	Кол-во, экз.
Аnguлятус	Трал	2000	СК	127
Аnguлятус	Ловушки	1996	ВС	40
Аnguлятус	Ловушки	2003	ВС	70
Всего				237
Японский	Ловушки	2001	ЗС	55
Японский	Ловушки	2002	ЗС	35
Японский	Ловушки	2006	ЗС	45
Всего				135
Итого				372

Примечание. СК — северные Курильские острова, ВС — восточный Сахалин, ЗС — западный Сахалин.

Статистическую обработку данных проводили по общепринятым методикам (Лакин, 1990). Связь ширины карапакса (классовый интервал 5 мм) и доли половозрелых самок аппроксимировали логистической S-образной кривой, коэффициенты которой находили по уравнению Ферхюльста (Лакин, 1990): $P = 100 / (1 + 10^{a+bW_c})$, где W_c — ширина карапакса, a и b — коэффициенты, P — доля крабов, %. Отсюда получаем, что при $P = 50\%$ $W_c = -a/b$. Определяли размер 50 %-ной половозрелости, поскольку наступление половозрелости у крабов-стригунов жестко не связано с размерами. Указанный размер рассчитывали по найденным коэффициентам a и b уравнения.

По тексту, в иллюстрациях и табличных материалах приняты следующие сокращения, не считая общепринятых: $SMM_{50\%}$ — размер 50 %-ной половозрелости (от Size of Morthometry Maturation), ЗС — западный Сахалин, ВС — восточный Сахалин, СК — северные Курильские острова, ЮК — южные Курильские острова.

Результаты и их обсуждение

У многих видов крабов-стригунов на различных участках их ареала ИАП в разные годы колеблется в довольно широких пределах. По нашим данным, средняя ИАП ангулятуса восточного Сахалина изменялась от 21,6 до 90,5 тыс. икринок, японского стригуна западного Сахалина — от 53,6 до 64,2 тыс. икринок. Наименьшая ИАП отмечена у самки стригуна ангулятуса размером 41 мм — 5,7 тыс. икринок (северные Курильские острова), наибольшая — 231,0 тыс. икринок — у самки краба размером 97 мм (восточный Сахалин) (табл. 2).

В Японском море плодовитость эндемичного японского (красного) краба-стригуна *S. japonicus*, по данным разных исследователей, варьирует в меньшей степени, чем ИАП родственного краба-стригуна ангулятуса *S. angulatus*, обитающего в Охотском море. Отмечено (Слизкин, 2008), что численность икринок японского стригуна в кладке одной самки в водах Приморья изменялась от 5,8 до 132,5 тыс., в среднем составляла $63,4 \pm 0,8$ тыс. шт., а по другим данным (Деминов и др., 2008), колебалась от 9,4 до 83,4 тыс. икринок. В водах о. Хонсю количество икры в среднем достигало 60,8 тыс. шт. (Yosho, 2000).

Наибольшая вариабельность ИАП, свойственная стригуну ангулятусу по сравнению с японским, в особенности ангулятусу северных Курильских островов, может свидетельствовать о воздействии на популяцию неблагоприятных факторов, в данном случае, возможно, — пресса хищников (Низяев, 1992). Величина ИАП ангулятуса восточного Сахалина и северных Курильских островов различается довольно значительно,

Таблица 2
 Линейные размеры и некоторые репродуктивные параметры самок глубоководных крабов-стригунов сахалинских и курильских вод
 Table 2
 Linear size and some reproductive parameters of female deepwater red snow crabs at Sakhalin and Kuril Islands

Вид краба-стригуна	Год сбора	Район сбора	Ширина карапакса, мм		ИАП, тыс. икринок		ИАП _{max} /ИАП _{min}	Масса кладки, г		ИОП, шт./г	
			Пределы	Ср ± m	Пределы	Ср ± m		Пределы	Ср ± m	Пределы	Ср ± m
Ангюлятус*	2000	СК	40–87	54,3±0,8	5,7–65,1	21,6±0,9	11,4	1,0–12,9	4,2±0,2	171,3–756,2	457,0±10,6
Ангюлятус*	2000	ЮК	24–78	66,8±3,9	Н.д.	Н.д.	Н.д.	Н.д.	Н.д.	Н.д.	Н.д.
Ангюлятус	1996	ВС	72–97	84,6±0,8	39,9–231,0	90,5±6,1	5,8	Н.д.	Н.д.	333,1–699,9	423,5±8,3
Ангюлятус	2003	ВС	74–92	83,0±0,5	20,1–133,9	76,9±2,6	6,7	3,6–19,5	11,9±0,4	118,4–667,8	380,4±14,6
Японский*	2001	ЗС	74–87	84,1±0,7	39,5–73,6	53,6±0,9	1,9	5,7–32,0	15,7±1,0	216,0–353,9	284,2±4,4
Японский	2002	ЗС	67–89	77,5±1,9	31,4–116,7	61,2±5,5	3,7	9,9–26,5	14,9±1,2	285,5–614,4	468,2±24,1
Японский	2006	ЗС	72–93	83,7±0,8	29,9–93,8	64,2±2,7	3,1	8,2–25,1	18,2±0,7	148,1–622,0	354,1±15,7
Ангюлятус*			Диаметр икринки, мм		Масса 1000 икринок, мг		SMM _{50%} , мм	Кг-коэффициент, тыс. икр./мг		Репродуктивное усилие (масса кладки/масса ♀)	
			Пределы	Ср ± m	Пределы	Ср ± m		Пределы	Ср ± m	Пределы	Ср ± m
			0,63–0,81	0,69±0,01	153–259	195±2	47**	32–372	113,2±5,1	0,5–14,1	4,8±0,3
			0,45–0,69	0,61±0,05	102–266	157±4	65	183–1289	517,2±24,3	1,0–7,6	2,6±0,1
			0,59–0,78	0,68±0,07	150–348	233±7	64**	106–546	282,6±12,3	3,3–16,9	9,1±0,6
Японский	2002	ЗС	0,55–0,65	0,65±0,07	150–321	228±6	65	142–734	363,9±38,6	3,3–7,5	7,6±0,1
Японский	2006	ЗС	0,63–0,77	0,69±0,05	209–413	291±8	66	74–402	231,8±12,8	4,6–20,6	9,7±0,6

Примечание. Н.д — нет данных. * Данные Е.Р. Первеевой (2002а). ** Данные Е.Р. Первеевой (2002б).

что в первую очередь обусловлено различиями в размерной структуре самок, поскольку существует линейная связь между размерами тела и количеством продуцируемых икринок (Первеева, 2002а). В среднем размер первых более чем в 1,5 раза превышал данную величину для вторых (табл. 2).

По данным С.А. Низяева (2001), наибольший размер самок краба-стригуна ангулятуса с океанской стороны северных Курильских островов не превышал 74 мм, в то время как в западной части Охотского моря — 97 мм, а минимальный размер половозрелых самок составлял соответственно 42 и 65 мм. Такие параметры, как соотношение между предельным и минимальным количеством икринок в кладке ($ИАП_{max}/ИАП_{min}$) и изменчивость плодовитости в одноразмерном ряду самок, характеризуют популяцию и могут служить для оценки ее состояния (Хмелева, 1988).

Высказывалось мнение, что особи со средними значениями $ИАП_{max}/ИАП_{min}$, не превышающими 2,0–2,5, наиболее экономно расходуют энергию, предназначенную для репродуктивного процесса (Хмелева, 1988). Так, величина соотношения $ИАП_{max}/ИАП_{min}$ для краба-стригуна ангулятуса восточного Сахалина в 1996 и 2003 гг. составляла соответственно 6 и 7. Наименьшим соотношение $ИАП_{max}/ИАП_{min}$ было для японского краба-стригуна (от 2 до 4 в 2001–2002 гг. и 2006 г.). Для ангулятуса северных Курильских островов этот параметр достигал наибольших значений — 11, что свидетельствует о том, что на этом участке ареала плодовитость отличается большой вариативностью (табл. 2).

Для большинства популяций крабов-стригунов отмечено (Хмелева, 1988), что при возрастании затрат энергии на воспроизводство увеличиваются коэффициенты вариации плодовитости, а это говорит о появлении неблагоприятных факторов, на которые популяции необходимо реагировать ростом наибольшей плодовитости средних размерных групп, что, в свою очередь, может подавлять таковую у самок старших возрастов.

Известно, что существует довольно тесная (чаще линейная) связь ИАП с размерами самок (Первеева, 2002а; Деминов и др., 2008). Так, корреляция в нашем случае была довольно высокой (рис. 2), составляя для ангулятуса 0,964 (северные Курильские острова) и 0,991 (восточный Сахалин), для японского краба-стригуна в разные годы — 0,954–0,968.

Средняя плодовитость японского краба-стригуна из разных частей ареала имела сходные значения — порядка 60 тыс. икринок, но размеры самок, диаметр и масса икринок существенно различались, например в сахалинских и приморских водах. При

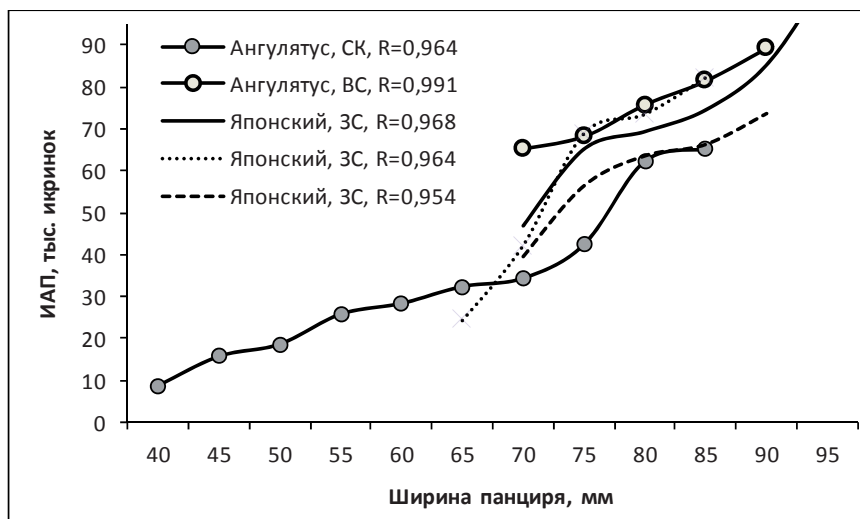


Рис. 2. Эмпирические кривые зависимости ИАП от ширины панциря самок крабов-стригунов ангулятуса и японского

Fig. 2. Empirical curves of individual absolute fecundity dependence on carapace width for females of *C. japonicus* and *C. angulatus* at Sakhalin and Kuril Islands

этом самки японского стригуна западного Сахалина в наших сборах имели существенно большие размеры — в среднем от 78 до 84 мм (наибольший — 93 мм) в разные годы исследований (табл. 2). Средняя ширина панциря самок, отобранных в приморских водах для определения плодовитости, не превышала 64 мм (Деминов и др., 2008).

Для самок глубоководных стригунов из ловушечных уловов величина абсолютных приростов ИАП с увеличением линейных размеров изменялась от 0,9 до 29,0 тыс. икринок (японский стригун) и от 0,4 до 27,9 тыс. икринок (стригун ангулятус) на каждую размерную группу с интервалом в 5 мм (рис. 3).

Для исследуемых видов крабов наибольший вклад в формирование плодовитости вносили размерные группы от 80 до 90 мм — суммарный прирост ИАП составлял около 49 тыс. икринок для японского стригуна и более 60 тыс. икринок для ангулятуса. Имеющиеся в литературе и собственные данные по плодовитости шельфовых и батимальных крабов-стригунов для сравнения сведены в табл. 3.

Различия в плодовитости объясняются в основном неодинаковой скоростью роста, а следовательно, и размерами самок стригуна из разных частей ареала (Haynes et al., 1976). Впервые размножающиеся самки обладают меньшей плодовитостью, что объясняется как энергетическими затратами на пубертатную линьку, так и меньшим объемом полости тела, где развиваются будущие икринки. Таким образом, от соотношения самок, размножающихся впервые и участвующих в размножении повторно, зависит популяционная плодовитость.

Очевидно, что разная величина ИАП ангулятуса восточного Сахалина и северных Курильских островов обусловлена как особенностями сбора первичных данных (соответственно крабовые ловушки и учетный трал), так и изначальной разницей в размерной структуре самок крабов с наружной икрой из указанных частей ареала.

Так, например, предельный размер самок ангулятуса в сборах траловых учетных съемок с тихоокеанской стороны северных Курильских островов в 1989 г. не превышал 88 мм (Низяев, 1992), а в 2000 г. — 87 мм (см. табл. 2).

У восточного Сахалина наибольший размер самок ангулятуса в уловах трала в 1989 г. достигал 94 мм, в ловушечных сборах (2000–2007 гг.) — 96 мм. Показатели уравнения зависимости ИАП от линейных размеров самок краба-стригуна ангулятуса восточного Сахалина и северных Курильских островов свидетельствуют о более высокой скорости увеличения ИАП по мере роста для первых, что наряду с различиями в размерной структуре и обуславливает столь существенную разницу в плодовитости (табл. 3).

Индивидуальная относительная плодовитость японского стригуна в водах Приморья варьировала от 92 до 1117 икр./г, составляя в среднем 305 икр./г. Наибольшую ИОП имели самки этого вида крабов-стригунов с шириной карапакса от 60 до 69 мм (Слизкин, 2008). У самок японского стригуна, меньших по размеру (55–60 мм по ширине панциря), ИОП составляла около 200 икр./г, достигая максимума (порядка 380

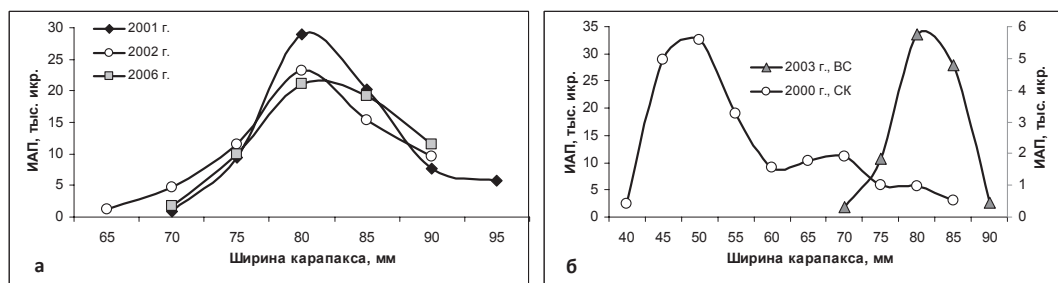


Рис. 3. Зависимость абсолютных приростов ИАП от ширины панциря самок японского краба-стригуна ЗС (а), самок краба-стригуна ангулятуса СК и ВС (б)

Fig. 3. Dependence of individual absolute fecundity increments on female carapace width for *C. japonicus* at western Sakhalin (а) and *C. angulatus* at northern Kuril Islands and eastern Sakhalin (б)

Таблица 3

Индивидуальная абсолютная плодовитость (Y) и уравнения ее зависимости от ширины карапакса (X) у самок крабов-стригунов в разных частях ареалов

Table 3

Individual absolute fecundity (Y) and its dependence on carapace width (X) for females of red snow crab from different areas

Район	ИАП, тыс. икринок		Уравнение регрессии	Источник данных
	Средняя	Диапазон	$Y = aX^b$	
Краб-стригун опилио				
О. Ньюфаундленд	52,1	37,9–81,2	$Y = 6,408X^{2,169}$	Davidson et al., 1985
Зал. Св. Лаврентия	Н.д	20,0–40,0	$Y = 0,0012X^{4,299}$	Haynes et al., 1976
Восточная Канада	58,1	23,1–85,4	$Y = 147,2X^{1,420}$	Elner, Gass, 1984
Берингово море	36,3	Н.д	$Y = 0,490X^{2,721}$	Haynes et al., 1976
Чукотское море	Н.д	12,9–37,1	$Y = 0,025X^{3,482}$	Jewett, 1981
Северная часть Охотско-го моря	60,5	10,5–132,7	$Y = 0,0015X^{2,736}$	Карасев, 2009
Северо-восток Сахалина	46,8	8,7–130,8	$Y = 0,003X^{2,323}$	Первеева, 2002а
Юго-восток Сахалина	72,2	29,1–145,5	$Y = 0,0013X^{2,548}$	«
Северо-восток Сахалина	58,8	14,3–74,5	Н.д	Кочнев, Галимзянов, 1986
Западный Сахалин	94,8	43,9–174,4	$Y = 0,065X^{1,641}$	Первеева, 2002а
Краб-стригун Бэрда				
Северные Курильские острова	151,3	51,6–295,5	Н.д	Огородников, 2001
Краб-стригун ангулятус				
Восточный Сахалин	90,5	39,9–231,0	Н.д	Первеева, 2002а
Восточный Сахалин	76,9	20,1–133,9	$Y = 0,064X^{1,623}$	Наши данные
Северные Курильские острова	21,6	5,7–65,1	$Y = 0,001X^{2,362}$	Наши данные
Японский краб-стригун				
Западный Сахалин	53,6	39,5–73,6	$Y = 0,012X^{1,888}$	Первеева, 2002а
Западный Сахалин	61,2	31,4–116,7	$Y = 0,001X^{2,446}$	Наши данные
Западный Сахалин	64,2	29,9–93,8	$Y = 0,004X^{2,179}$	Наши данные
Приморье	63,4	5,8–132,5	Н.д	Слизкин, 2008
О. Хонсю	60,8	Н.д	Н.д	Yosho, 2000

Примечание. Н.д — нет данных.

икр./г) у особей размером около 65 мм, снижаясь по мере увеличения размеров до первоначальных значений (Деминов и др., 2008).

По нашим данным, у западного Сахалина ИОП также уменьшалась по достижении ширины панциря 65 мм, составляя в среднем 284 икр./г (Первеева, 2002а). Позднее (в 2002 и 2006 гг.) для японского краба-стригуна эта величина достигала 354–468 икр./г. ИОП стригуна ангулятуса у восточного Сахалина имела сходные значения (380–424 икр./г), достигая максимума у северных Курильских островов — 457 икр./г (см. табл. 2).

Значимая корреляционная связь ИОП с размерами тела для большинства районов и видов батиальных крабов-стригунов, как и для шельфовых (Первеева, 2002а), обычно отсутствовала. Однако для старших размерных групп обоих глубоководных крабов-стригунов из уловов ловушек, она, как правило, снижалась начиная с ширины панциря 70–75 мм, хотя и незначительно (рис. 4).

Ранее было отмечено, что если фиксируется существенное уменьшение ИОП с увеличением размеров самок в ряде популяций, это предполагает преобладание пластического обмена (рост) над генеративным (образование половых продуктов) (Спановская, 1976).

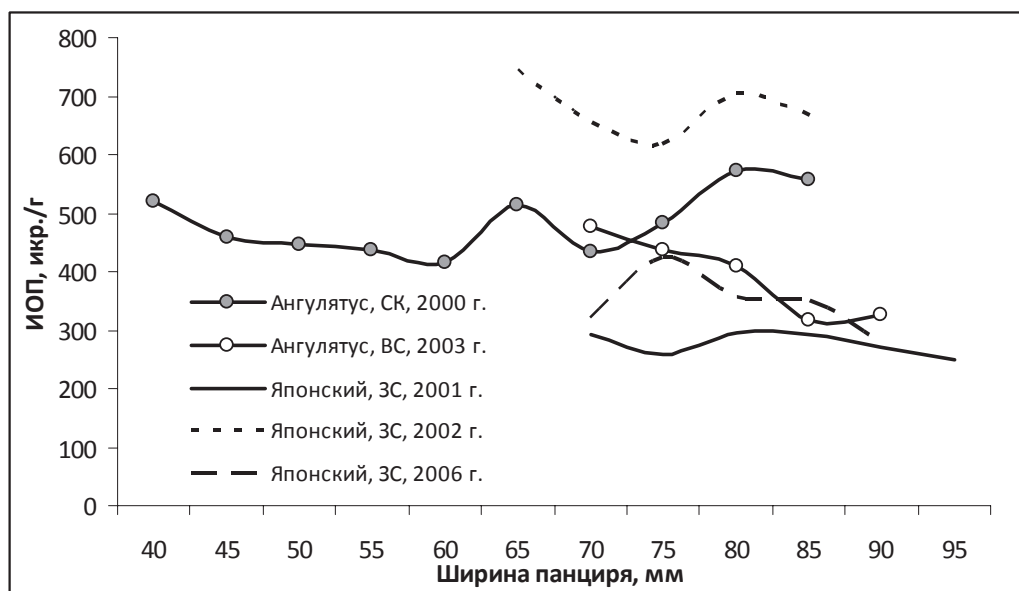


Рис. 4. Эмпирические кривые зависимости ИОП от ширины панциря самок японского краба-стригуна и ангулятуса. Обозначения как на рис. 2

Fig. 4. Fitted curves of individual relative fecundity dependence on carapace width for females of *C. japonicus* and *C. angulatus*. Legend as for Fig. 2

Установлено, что в целом икринки у батиальных крабов-стригунов в сахалинских водах мало различаются по размерам, за исключением ангулятуса восточного Сахалина в 2003 г. Средний диаметр икринки стригуна ангулятуса северных Курильских островов находится примерно в тех же пределах, а ее масса варьирует от 0,153 до 0,259 мг, составляя в среднем 0,195 мг. Самые мелкие икринки у ангулятуса восточного Сахалина, средний диаметр которых не превышает 0,61 мм, а масса 0,157 мг (табл. 2). В водах Приморья наибольший диаметр эллипсовидной икринки японского краба-стригуна составлял 0,49–0,60 мм, при этом индивидуальная масса икринок различалась довольно значительно — от 0,034 до 0,124 мг (Деминов и др., 2008; Слизкин, 2008).

По нашим данным, у западного Сахалина икринки этого вида крабов-стригунов существенно больше по размерам, в среднем 0,68–0,69 мм (наибольший — 0,78 мм). Средняя масса икринки варьировала по годам от 0,228 до 0,291 мг (пределы — 0,150–0,413 мг). Возможно, более мелкие икринки в Приморье в данном случае сохраняют плодовитость краба на некоем оптимальном для существования популяции уровне, учитывая, что самки краба там мельче, а ИАП находится на том же уровне, что и в пределах западносахалинской группировки.

Масса наружной икры в среднем для стригуна ангулятуса (восточный Сахалин) составляла 12 г, изменяясь от 4 до почти 20 г. Средняя масса кладки японского краба стригуна была выше — 16–18 г в разные годы, что составляет около 11,3 % массы тела самок без икры. Минимальная масса икры наблюдалась у самок ангулятуса северных Курильских островов, как, впрочем, и средний размер самок и ИАП (табл. 2). Для шельфового краба-стригуна опилио этот показатель составлял 9,4 и 12,4 % массы тела самок соответственно у восточного и западного Сахалина (Первеева, 2002а).

Размер 50 %-ной половозрелости имеет большое значение для получения представления о репродуктивных особенностях популяции. Половина самок японского краба-стригуна западного Сахалина достигают половой зрелости при сходных размерах 65–67 мм (табл. 2, рис. 5).

Ранее было отмечено резкое снижение многих размерных характеристик краба-стригуна ангулятуса, обитающего с океанской стороны северных Курильских островов, в том числе и размера 50 %-ной половозрелости самок (рис. 5), который там значительно

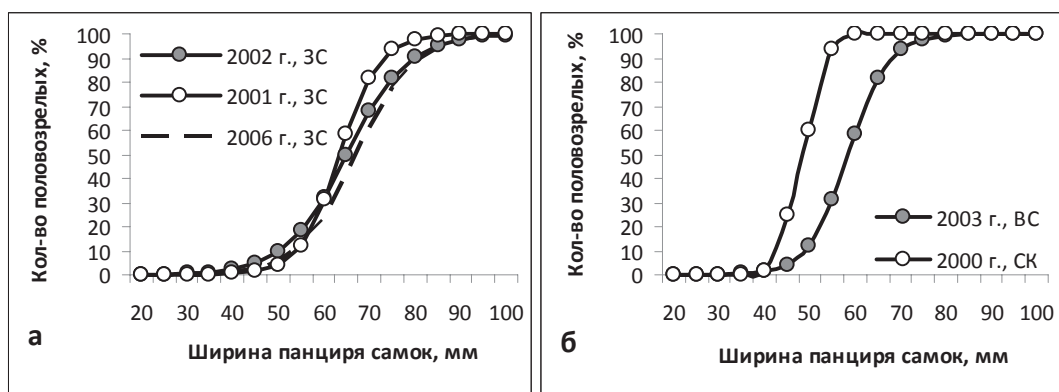


Рис. 5. Изменение доли половозрелых самок с увеличением линейных размеров у японского краба-стригуна (а) и стригуна ангулятуса (б) (данные по: Первеева, 2002б)

Fig. 5. Dependence of the portion of mature females on carapace width for *C. japonicus* (а) and *C. angulatus* (б) (from: Первеева, 2002б)

ниже (47 мм) (Первеева, 2003), чем у особей с охотоморской стороны северных Курильских островов (60 мм), восточного Сахалина (65 мм) и западной части Охотского моря (65 мм) (Низяев, 2001).

В работе Н.Н. Хмелевой (1988) предложено использовать отношение плодовитости к массе икринки в качестве одного из количественных критериев в соотношении К- и г-стратегии воспроизводства. Наибольшая величина Кг-коэффициента характерна, по нашим данным, для стригуна ангулятуса восточного Сахалина (517 тыс. икринок/мг), наименьшая — для ангулятуса северных Курильских островов (113 тыс. икринок/мг) (табл. 2). Величина Кг-коэффициента для японского краба-стригуна западного Сахалина занимала промежуточное положение, варьируя от 232 до 364 тыс. икринок/мг. Для приморских вод Кг-коэффициент японского стригуна составлял 584 тыс. икринок/мг (Деминов и др., 2008).

Полученные величины Кг-коэффициента сходны как для шельфовых, так и для батинальных крабов-стригунов. Как было установлено ранее (Карасев, 2009), для шельфового краба-стригуна опилио центрального и северо-восточного участков североохотоморских вод этот параметр достигал в среднем около 385 и 320 тыс. икринок/мг, что на том же уровне, что и для *C. opilio* на присахалинских акваториях (Первеева, 2002а). В то же время аналогичный параметр для равношипого краба побережья Сахалина и южных Курильских островов составлял 1,4–2,4, для колючего краба — 28,2–33,7 тыс. икринок/мг (Клитин, 2002).

Оценивая кумуляты нескольких Кг-признаков для камчатского, равношипого крабов и краба-стригуна опилио, С.А. Низяев (2005) установил, что равношипый краб в наибольшей степени проявляет признаки реализации в жизненном цикле конкурентной стратегии, краб-стригун опилио — рудеральной стратегии, камчатский краб склонен совмещать на разных этапах жизни обе.

Организмы с рудеральной стратегией, воплощаемой при высокой степени нарушаемости среды, возможно, могут более успешно приспосабливаться к воздействию промысла (Низяев, 2005). Действительно, популяции камчатского краба сахалинских и курильских вод после крайне интенсивной многолетней нерациональной эксплуатации почти десятилетие находятся в депрессивном состоянии. Краб-стригун опилио, также подвергавшийся чрезмерному прессу промысла, все еще в состоянии обеспечивать рентабельный лов. Однако крабы-стригуны имеют высокую смертность планктотрофных личинок, низкую защищенность молоди и взрослых самок от выедания хищниками, что отчасти компенсирует высокая плодовитость. Ровношипый краб, как один из типичных представителей К-стратегов, обитая в условиях наиболее постоянной и предсказуемой среды, характеризуется низкой смертностью, т.е. относительно высокой

защищенностью особей на всех стадиях жизненного цикла, низкой плодовитостью и более крупными размерами личинок, чем у камчатского краба и тем более у крабов-стригунов (Низяев, 2005).

Репродуктивное усилие отражает совокупность изменений массы самки и количества икринок, поэтому может являться своеобразным ограничителем изменчивости плодовитости и размеров. Его ограничивающее действие состоит в том, что плодовитость не может увеличиваться до бесконечности, ибо это привело бы к чрезмерному измельчанию яиц (Хмелева, 1988). Репродуктивное усилие варьировало от 2,6 % (стригун ангулятус восточного Сахалина) до 9,7 % (японский краб-стригун западного Сахалина). Для приморских вод репродуктивное усилие японского стригуна составляло 2,3 % (Деминев и др., 2008), что ниже определенной ранее его величины для этого вида в сахалинской части Татарского пролива (Первеева, 2002а). Приморские исследователи объясняют этот факт меньшими массой и размерами икринок японского краба-стригуна в водах Приморья.

В целом для большинства исследуемых популяций отмечены относительно небольшие колебания репродуктивного усилия — не более чем в 1,2 раза для японского стригуна и в 1,8 раза для ангулятуса (табл. 2). По мнению Н.Н. Хмелевой (1990), рост абсолютной плодовитости у десятиногих ракообразных ограничен величиной этого показателя. Следовательно, как уже было показано, большие различия плодовитости стригуна ангулятуса северных Курильских островов и восточного Сахалина в значительной мере обусловлены разницей в темпе роста и массе самок.

Поскольку для краба-стригуна ангулятуса восточного Сахалина была отмечена более низкая масса икринок по сравнению с японским (табл. 2), то и величина репродуктивного усилия для него существенно ниже, чем для второго. Краб-стригун ангулятус северных Курильских островов занимает промежуточное положение по рассматриваемому признаку. У глубоководных крабов икринки крупнее на 6–10 %, чем, например, у шельфовых (Первеева, 2002а), следовательно, и репродуктивное усилие также выше. Таким образом, репродуктивные показатели (относительно высокие плодовитость и величина Kr -коэффициента, малые размеры и масса оплодотворенных яиц), наличие в жизненном цикле планктотрофной личинки как для шельфовых, так и батимальных крабов-стригунов свидетельствуют о приверженности крабов-стригунов к рудеральной стратегии, направленной на увеличение числа потомков и широкое расселение.

Заключение

Плодовитость у разных видов дальневосточных промысловых крабов и крабоидов существенно различается, что дает основание предполагать различия в смертности, а следовательно и в жизненной стратегии. Как параметры икринок, так и потенциальная численность потомства определяются репродуктивной стратегией вида. Зависимость процессов воспроизводства от условий обитания особей является причиной варьирования плодовитости среди популяций. По репродуктивным параметрам от крабов из других местообитаний наиболее сильно отличается краб-стригун ангулятус северных Курильских островов. Кроме того, изменение плодовитости может происходить и в отдельной популяции, что связано с изменениями в условиях существования последней.

Средняя индивидуальная абсолютная плодовитость краба-стригуна ангулятуса варьировала от 22 до 90 тыс. икринок, японского стригуна — от 54 до 64 тыс. икринок. Икринки у японского стригуна крупнее, чем у ангулятуса. Для стригуна ангулятуса восточного Сахалина величина репродуктивного усилия минимальна, а для японского краба-стригуна западного Сахалина достигает наибольших значений. Для обоих видов крабов из ловушечных сборов наибольший вклад в формирование плодовитости вносят размерные группы от 80 до 90 мм — суммарный прирост ИАП составляет около 49 тыс. икринок для японского стригуна и более 60 тыс. икринок для ангулятуса.

Размер 50 %-ной половозрелости достигал наименьших значений для самок ангулятуса северных Курильских островов, наибольших — для японского краба-стригуна

западного Сахалина. Относительно высокие величины Кг-коэффициента свидетельствуют о принадлежности батимальных стригунов в части репродуктивной стратегии к г-стратегам, что подтверждают высокая плодовитость, малые размеры икринок, наличие в жизненном цикле планктотрофных личинок, способствующих широкому расселению как шельфовых, так и глубоководных крабов-стригунов.

Наблюдающаяся незначительная разница в величине репродуктивных показателей батимальных и шельфовых крабов-стригунов свидетельствует о сходстве способов реализации жизненной стратегии, направленной на широкое расселение видов и минимизацию последствий повышенной уязвимости особей на ранних стадиях жизненного цикла. Глубоководные крабы-стригуны несколько отличаются от шельфовых линейными размерами самок, индивидуальной абсолютной плодовитостью, величинами Кг-коэффициентов и репродуктивного усилия.

Относительная индивидуальная плодовитость, размеры икринок, их масса для шельфовых и батимальных видов стригунов имеют сходные значения. Некоторые литодиды, значительно отличающиеся от стригунов по исследованным репродуктивным характеристикам, реализуют на протяжении жизни иную стратегию, имея в жизненном цикле крупную лецитотрофную личинку и обладая низкой плодовитостью.

Список литературы

Анохина Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб на примере весенне-осенней нерестующей салаки : монография. — М. : Наука, 1969. — 270 с.

Демин А.Н., Борилко О.Ю., Архипов А.А. О плодовитости японского краба-стригуна (*Chionoecetes japonicus*) в северо-западной части Японского моря // Мат-лы науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 64–66.

Карасев А.Н. Краб-стригун *Chionoecetes opilio* северной части Охотского моря: особенности биологии, запасы, промысел : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 2009. — 24 с.

Клитин А.К. Плодовитость дальневосточных крабидов (Anomura, Lithodidae) в водах Сахалина и Курильских островов // Вopr. рыб-ва. — 2002. — Т. 3, № 3(11). — С. 428–449.

Кочнев Ю.Р., Галимзянов К.Г. Особенности созревания и плодовитость некоторых промысловых видов крабов в Сахалино-Курильском районе // Тез. докл. 4-й Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным. — Севастополь, 1986. — Ч. 1. — С. 59–61.

Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособ. для биол. спец. вузов. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.

Лысенко В.Н. О размере и возрасте наступления половозрелости у самок камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* на западно-камчатском шельфе // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 143. — С. 128–129.

Низяев С.А. Биологическая характеристика глубоководных крабов-стригунов *Chionoecetes angulatus* и *C. tanneri* северных Курильских островов // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 634–643.

Низяев С.А. Биология равношипного краба *Lithodes aequispinus* Benedict у островов Курильской гряды : монография. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2005. — 176 с.

Низяев С.А. Распределение и численность глубоководных крабов Охотского моря // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. — М. : ВНИРО, 1992. — С. 26–37.

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

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации в воспроизводстве рыбных ресурсов : монография. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 447 с.

Огородников В.С. К плодовитости *Chionoecetes bairdi* у юго-западной Камчатки // Тез. докл. 2-й науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2001. — С. 183–184.

Первеева Е.Р. Биологическая характеристика и современная оценка промыслового запаса японского краба-стригуна (*Chionoecetes japonicus*) в водах Западного Сахалина // Мат-лы 2-й Междунар. конф. «Современное состояние водных биоресурсов». — Новосибирск, 2010. — С. 91–94.

Первеева Е.Р. Некоторые аспекты биологии краба-стригуна ангулятус (*Brachyura*, *Majidae*) Северных Курил // Тез. докл. 4-й науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». — Петропавловск-Камчатский, 2003. — С. 297–301.

Первеева Е.Р. Плодовитость крабов-стригунов (*Brachyura*, *Majidae*) в водах Сахалина и Северных Курильских островов // Вопр. рыб-ва. — 2002а. — Т. 3, № 4(12). — С. 639–653.

Первеева Е.Р. Размер половозрелости и терминальная линька у самок крабов-стригунов (*Brachyura*, *Majidae*) в водах Сахалина и Северных Курильских островов // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов Сахалино-Курильского региона и сопредельных акваторий : Тр. СахНИРО. — 2002б. — Т. 4. — С. 202–211.

Пианка Э. Эволюционная экология : монография. — М., 1981. — 400 с.

Слизкин А.Г. Некоторые черты биологии и проблемы рационального использования глубоководного краба-стригуна *Chionoecetes japonicus* : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2008. — 23 с.

Спановская В.Д. Относительная плодовитость (определение, использование как показателя разнокачественности самок) // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. — Вильнюс : Мокслас, 1976. — Ч. 2. — С. 63–69.

Спановская В.Д., Григораш В.А. К методике определения плодовитости одновременно и порционно икрмечущих рыб // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. — Вильнюс : Мокслас, 1976. — Ч. 2. — С. 54–62.

Хмелева Н.Н. Закономерности размножения ракообразных : монография. — Минск : Наука и техника, 1988. — 208 с.

Хмелева Н.Н. Общие закономерности исследований и закономерности функционирования вида в пределах ареала // Вид в ареале: биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. — Минск : Навука і тэхніка, 1990. — С. 9–15.

Davidson K., Roff J.C., Elner R.W. Morphological, electrophoretic and fecundity characteristics of Atlantic snow crab *Chionoecetes opilio*, and implications for fisheries management // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1985. — Vol. 42. — P. 474–482.

Elner R.W., Gass C.A. Observations on the reproductive of female snow crabs from NW Cape Breton Island : Can. Atl. Fish. Sci. Adv. Comm. Res. Doc. — 1984. — Vol. 84, № 11. — 11 p.

Haynes E., Karinen J.F., Watson J., Hopson D.J. Relation of number of eggs and egg length to carapace width in the Brachyuran crabs *Chionoecetes bairdi* and *C. opilio* from the southeastern Bering Sea and *C. opilio* from the Gulf of St. Lawrence // J. Fish. Res. Board Can. — 1976. — Vol. 3. — P. 2592–2593.

Jewett S.C. Variations in some reproductive aspects of female snow crabs *Chionoecetes opilio* // J. Shellfish Res. — 1981. — Vol. 1. — P. 95–99.

Yosho I. Reproductive cycle and fecundity of *Chionoecetes japonicus* (*Brachyura*: *Majidae*) off the coast of Central Honshu, Sea of Japan // Fish. Science. — 2000. — Vol. 66. — P. 940–946.

Поступила в редакцию 4.09.12 г.