

ПЛОДОВИТОСТЬ РАВНОШИПОГО КРАБА *LITHODES AEQUISPINUS* КУРИЛЬСКОЙ ГРЯДЫ

С. А. Низяев

Сахалинский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии (Южно-Сахалинск)

Научных публикаций, посвященных равношипому крабу, немного, а работы по исследованию его плодовитости единичны (Jewett et al., 1985; Otto, Gummiskey, 1985; Sloan, 1985; Somerton, Otto, 1986; Клитин, Низяев, 1999). Между тем исследование плодовитости как одной из биологических характеристик, описывающих темпы воспроизводства популяции, представляется важным как с научной, так и с прикладной точки зрения. И параметры икринок, и потенциальная численность потомства определяются репродуктивной стратегией вида, что делает их видовыми признаками. Плодовитость у разных видов крабов существенно различается, что дает основание уже по этой стадии жизненного цикла предполагать различия в интенсивности смертности, а следовательно, и в жизненной стратегии. Зависимость процессов воспроизводства от условий обитания особей является причиной снижения и увеличения плодовитости среди популяций, что косвенным образом может свидетельствовать об оптимальности условий существования отдельных популяционных группировок.

Цель данной работы — исследование количественной характеристики плодовитости равношипного краба, варьирования плодовитости и формы икры на разных стадиях эмбрионального развития, различий в плодовитости между отдельными поселениями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирался крабовыми ловушками американского типа с промысловых судов в период с 1994 по 1999 г. Для взятия проб на плодовитость самки равношипного краба отбирались с трех основных промысловых районов Курильской гряды — у южной части о. Итуруп, севернее о. Симушир и у о. Шиашкотан. Отбор особей производился из расчета около 5 экз. на 5-миллиметровый размерный класс для каждой из трех визуально выделяемых категорий эмбрионального развития икры. Штангенциркулем с точностью до 1 мм измерялись ширина и длина карапакса самок, и с точностью до 50 г фиксировался вес тела с кладкой. Затем кладку вместе с плеоподами отделяли от тела и фиксировали в 7%-ном растворе формалина, приготовленном на морской воде.

Стадии эмбрионального развития икры определялись визуально:

1. Икра светло-оранжевая, недавно отложенная (стадия «IO» — икра новая);
2. Икра светло-оранжевая, но внутри можно разглядеть крохотную точку — глазок эмбриона (стадия «NG» — икра с начальным глазком);
3. Икра немного теряет свой первоначальный светло-оранжевый цвет, тускнеет, глазок эмбриона виден отчетливо (стадия «IG» — икра с глазком).

В камеральных условиях икру отделяли от плеопод и взвешивали на электронных весах ($\pm 0,01$ г) после просушки фильтровальной бумагой. Икринки просчитывали в навеске 1 г и в соответствии с весом кладки оценивали индивидуальную плодовитость. Размер 10 икринок измерялся окуляр-микроскопом, из чего рассчитывался средний размер икры в кладке. Поскольку икринка равношипового краба имеет форму, приближенную к эллипсу, для анализа размерного соотношения у части проб брали два размера — ширину и длину. В этом случае измерение проводили индивидуально для каждой икринки. Расчеты индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) и индивидуальной относительной плодовитости (ИОП) проводили в соответствии с методикой, предложенной Иванковым (1974, 1985).

Следует заметить, что наши данные не строго соответствуют определению индивидуальной плодовитости, которое подразумевает потенциальную численность потомства непосредственно перед нерестом. Мы рассматриваем плодовитость, как это принято для ракообразных, только в период инкубации оплодотворенных яиц, когда уже включены механизмы редукации численности поколения (Nizyaev, Fedoseev, 1996).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты показали, что индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) равношипового краба закономерно возрастает с увеличением размеров самок (рис. 1). Поскольку в литературе для аппроксимации зависимости «плодовитость — линейные размеры» у крабов-литодид пользуются как линейной (Haynes, 1968), так и степенной (Somerton, 1980) функцией, мы сравнили величины корреляции по нашим данным из района о. Шиашкотан (IO). Результаты показали, что для аппроксимации зависимости между ИАП и шириной карапакса можно использовать обе функции. Однако несколько лучше она описывается линейной функцией ($N=42$, линейная — $r=0,8929$, степенная — $r=0,8597$).

По нашим данным, минимальная и максимальная ИАП отличались больше чем на порядок, от 2,0 до 40,7 тыс. икринок (табл. 1). Мы не стали приводить среднее значение ИАП, поскольку, на наш взгляд, при наличии достоверной зависимости между плодовитостью и размером самок эта величина, в свою очередь, находится в зависимости от размерной структуры выборки. Поэтому для иллюстрации отличий ИАП между группировками мы использовали величину плодовитости одноразмерных особей (130 мм по ширине карапакса), а сравнение проводили по средним значениям, взвешенным линейным размером самок. Парное сравнение средних значений ИАП самок из трех районов показало, что группировка у о. Итуруп достоверно отличается от двух других, шиашкотанской и симуширской ($t_{\text{факт}}=2,96$ и $t_{\text{факт}}=3,21$ соответственно при $t_{\text{крит}}=2,04$, $P=0,05$) (рис. 2). Различия средних ИАП между районами Шиашкотан и Симушир оказались незначимыми ($t_{\text{факт}}=0,34$, $t_{\text{крит}}=2,04$ при $P=0,05$). Те же закономерности прослеживались при сравнении индивидуальной относи-

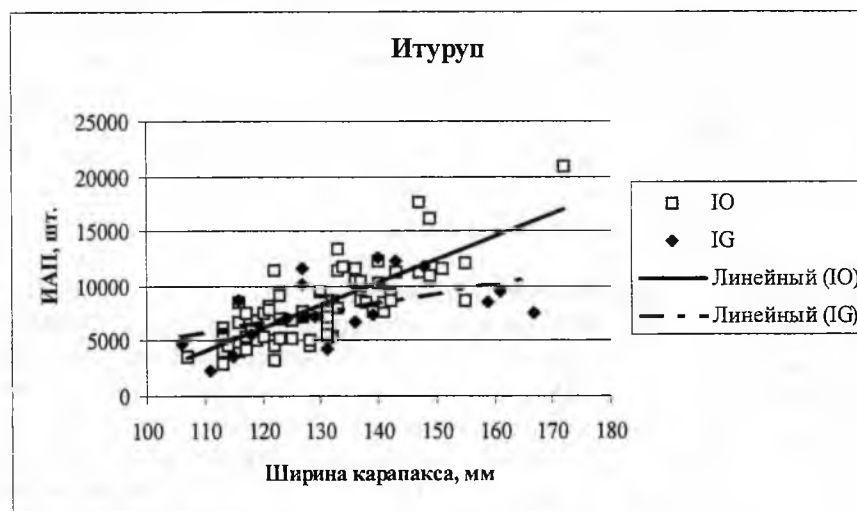
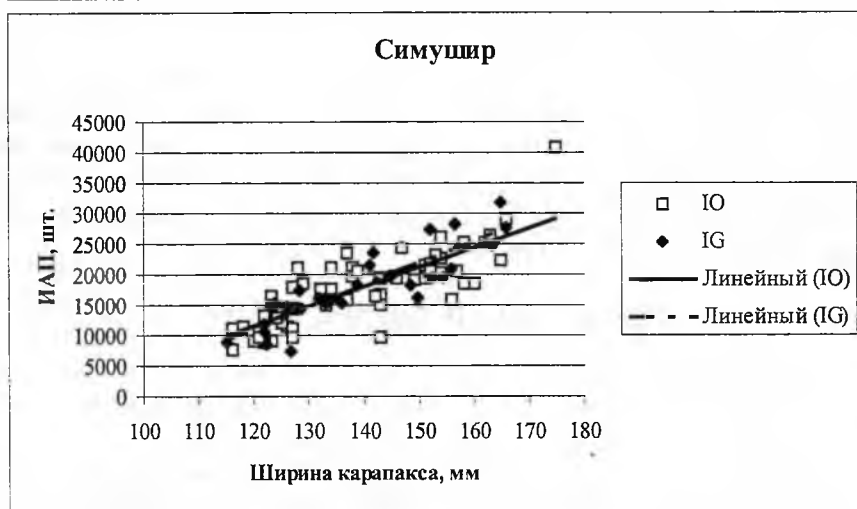


Рис. 1. Зависимость ИАП от ширины карапакса у самок равношипого краба из трех основных участков Курильской гряды.

Параметры зависимости ИАП от ширины карапакса у самок равношипового краба из трех основных промысловых участков Курильской гряды

Участок	Категория	$a(\pm a)$	$b(\pm b)$	$r(\pm r)$	N, экз.	ИАП ₁₃₀ , тыс. шт.	Ширина карапакса (min-max), мм	ИАП (min-max), тыс. шт.
Шиашкотан	IO	$-37,3 \pm 4,3092$	$0,4024 \pm 0,0321$	$0,8929 \pm 0,0712$	42	15,0	105–154	2,7–27,9
	NG	$-36,7 \pm 5,3371$	$0,3976 \pm 0,0401$	$0,9001 \pm 0,0908$	25	15,0	112–151	6,1–26,7
	IG	$-28,7 \pm 4,7751$	$0,3288 \pm 0,0345$	$0,8741 \pm 0,0918$	30	14,1	111–179	5,9–28,3
Симушир	IO	$-26,8 \pm 3,1505$	$0,3196 \pm 0,0224$	$0,8033 \pm 0,0563$	114	14,8	116–175	7,5–40,7
	NG	$-31,8 \pm 5,3873$	$0,3655 \pm 0,0386$	$0,9003 \pm 0,0950$	23	15,7	118–167	10,7–32,6
	IG	$-32,9 \pm 5,4836$	$0,3644 \pm 0,0391$	$0,8736 \pm 0,0936$	29	14,5	115–166	7,4–31,8
Итуруп	IO	$-19,1 \pm 2,6418$	$0,2098 \pm 0,0203$	$0,7791 \pm 0,0755$	71	8,2	107–172	2,9–20,9
	NG	$-21,9 \pm 5,4659$	$0,2309 \pm 0,0393$	$0,7812 \pm 0,1331$	24	8,1	113–169	2,0–21,1
	IG	$-4,0 \pm 4,8633$	$0,0889 \pm 0,0336$	$0,5103 \pm 0,2086$	19	7,6	106–167	2,3–12,6
Британская Колумбия*	IO	-18,8	0,294	0,6245	21	18,3**	113–155**	10,6–27,0
	IG	-20,5	0,294	0,7550	37	16,6**	109–143**	9,3–22,6
Алеутские острова***	IO	-26,1	0,323	0,8602	68	14,6**	—	—
о. Святого Матвея***	IO	-24,815	0,323	0,8888	59	16,0**	—	—

ИАП₁₃₀ – значение ИАП при 130 мм по ширине карапакса; * – коэффициенты a и b даны для уравнения зависимости между ИАП и длиной карапакса (Jewett et al., 1985); ** – значения получены пересчетом по опубликованным в соответствующих работах уравнениям; *** – коэффициенты a и b даны для уравнения зависимости между ИАП и длиной карапакса (Somerton, Otto, 1986).

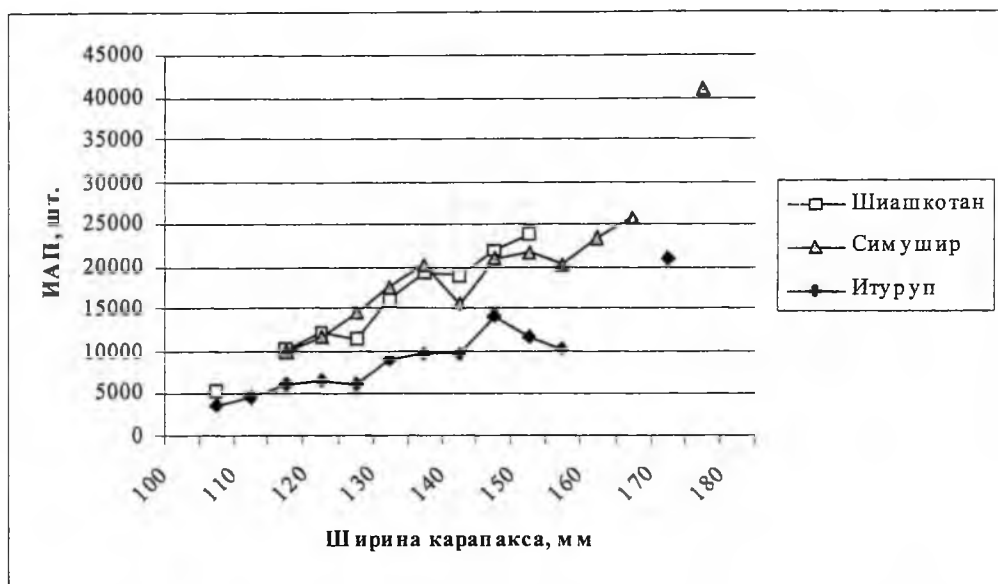


Рис. 2. Зависимость ИАП самок равношипого краба Курильских островов от ширины карапакса.



Рис. 3. Зависимость ИОП самок равношипого краба Курильских островов от ширины карапакса.

тельной плодовитости (ИОП) самок (рис. 3). Средние значения как ИАП, так и ИОП самок у о. Итуруп были значительно ниже, чем таковые северных районов. Подобная широтная зависимость, хотя и не в таком масштабе, отмечена Д. Сомертоном и Р. Отто (Somerton, Otto, 1986) для равношипого краба западной части Берингова моря (см. табл. 1). У Алеутских островов самки в среднем несут на 1330 яиц меньше, чем самки такого же размера из района о. Святого Матвея. Данные по плодовитости равношипого краба из Британской

Колумбии, района находящегося южнее Алеутских островов, можно рассматривать как исключение из выявленной закономерности, поскольку здесь плодовитость еще выше, чем у Алеутских островов (Jewett et al., 1985). Плодовитость самок из Британской Колумбии является максимальной из всех известных районов обитания равношипного краба.

В результате трения абдомена о грунт, выедания, паразитизма или по каким-либо другим причинам самка за период инкубации может терять часть эмбрионов. Изменение ИАП, связанное с потерей икры в процессе их инкубации, было незначительным и в среднем не превышало 6% (см. рис. 1). Это несколько расходится с данными, полученными другими исследователями для популяций Британской Колумбии, где потеря икры в среднем колебалась от 8 до 13% (Jewett et al., 1985). Различия в ИАП между самками, носящими новую икру (IO) и икру перед выклевом личинок (IG), были существенны только для района о. Итуруп (свыше 8%), что, скорее всего, связано с некорректностью выборки самок с икрой в стадии IG. Отсутствие существенных потерь икры при эмбриональном развитии может быть следствием низкой мигрантности самок, локализация скоплений которых круглый год остается практически неизменной (Nizyaev, 1996).

Размеры икринок у равношипного краба слабо связаны с размером тела самок (рис. 4). При вычислении коэффициента корреляции по трем вышеуказанным районам для каждой стадии эмбрионального развития связь обнаружилась лишь в 4 случаях из 9. Отмечена слабая корреляция для эмбрионов в стадии IO, IG Шиашкотана и IO, NG Симушира ($N=42$, $r=0,5631$; $N=30$, $r=0,5194$; $N=108$, $r=0,2882$; $N=23$, $r=0,5343$ соответственно, $P=0,05$). Во всех остальных случаях связь отсутствовала.

При сравнении группировок и стадий эмбрионального развития по диаметру икринок существенных различий не выявлено (табл. 2). Отмечено незначительное превышение среднего размера икринок у самок группировки краба о. Симушир относительно двух других районов, что может быть вызвано более высоким минимальным размером яиц в этой группировке. Однако это превышение вряд ли можно назвать существенным.

Таблица 2

Диаметр икринок равношипного краба из районов островов Шиашкотан, Симушир и Итуруп на разных стадиях эмбрионального развития

	Шиашкотан			Симушир			Итуруп		
	IO	NG	IG	IO	NG	IG	IO	NG	IG
Хср.	2,11	2,11	2,12	2,16	2,17	2,22	2,12	2,12	2,14
min	1,94	1,95	1,95	2,08	2,07	2,05	1,94	1,97	1,97
max	2,21	2,21	2,29	2,3	2,26	2,33	2,33	2,40	2,34
N	42	25	30	108	23	29	71	24	19

Поскольку икра равношипного краба имеет яйцевидную форму, мы провели сопоставление длины и ширины яиц, находящихся в средней (NG) и конечной (IG) стадиях развития эмбриона (рис. 5). Выбирая эти стадии, мы руководствовались только наличием данных (для стадии IO такие данные отсутствовали). Оказалось, что между линейными размерами икринок существует значимая связь, которая изменяется при развитии эмбриона. В нашем случае связь имела линейную зависимость и описывалась следующими уравнениями:

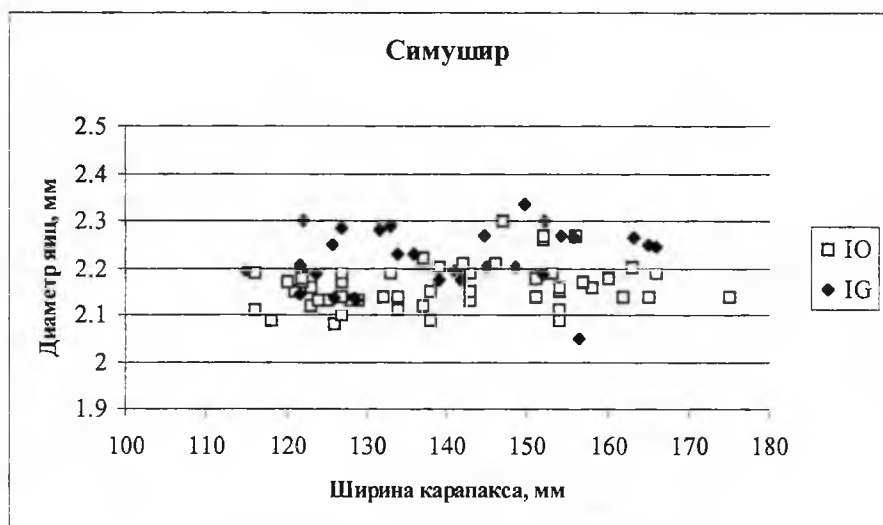


Рис. 4. Отношение между шириной карапакса самок равношипого краба и размером продуцируемых ими яиц.

$$E_L = 1,1041E_W + 0,1309 \text{ (NG)} \text{ (N=19, } r=0,6046, P=0,05);$$

$$E_L = 0,6444E_W + 1,0368 \text{ (IG)} \text{ (N=29, } r=0,6440, P=0,05),$$

где E_L — длина яйца, E_W — ширина яйца.

Изменения в форме икринок при их созревании не были существенными. При сравнении параметров регрессий значимые различия выявлены только по коэффициенту a ($t_{\text{крит}} = 2,0154$, $t_{\text{факт}} = 11,7914$, $P=0,05$). Можно отметить слабые тенденции к увеличению размеров икринки при развитии эмбриона и к увеличению ее ширины при постоянной длине, т. е. стремление к шаровидной форме.

При сравнении равношипного с некоторыми видами крабов, обитающими в Сахалино-Курильском районе, по ИАП и размерам икры четко выделяются две группы (табл. 3). Первая группа крабов имеет высокую плодовитость в сочетании с мелкими размерами икринок. К ней относятся крабы-стригуны и два вида литодид — камчатский и синий. Вторая группа имеет низкую плодовитость и крупную икру. К этой группе вместе с равношипным крабом относится *Lithodes couesi* (Somerton, 1981). Даже на основе визуального осмотра к ним можно причислить и оба вида рода *Paralomis* (*P. verrilli*, *P. multispinus*), обитающих в дальневосточных морях на глубинах от 450 до 2000 м (Виноградов, 1950; Низяев, 1992). Размер икринок говорит о степени накопления в них желтка, что, в свою очередь, характеризует степень «автономности» личиночного развития. Полученные результаты сравнения полностью соответствуют современным представлениям о типе питания и развития личинок этих видов. Если камчатский, синий и крабы-стригуны, характеризующиеся высокой плодовитостью и мелкими размерами икринок, в своем жизненном цикле имеют развивающуюся в фотическом слое планктотрофную личинку (Takeuchi, 1962; Kurata, 1964; Pereira, 1967; Hoffman, 1968), то питание личинок равношипного краба проходит в димерсальном слое полностью лецитотрофно вплоть до мальковой стадии (Shirley, Zhou, 1997).

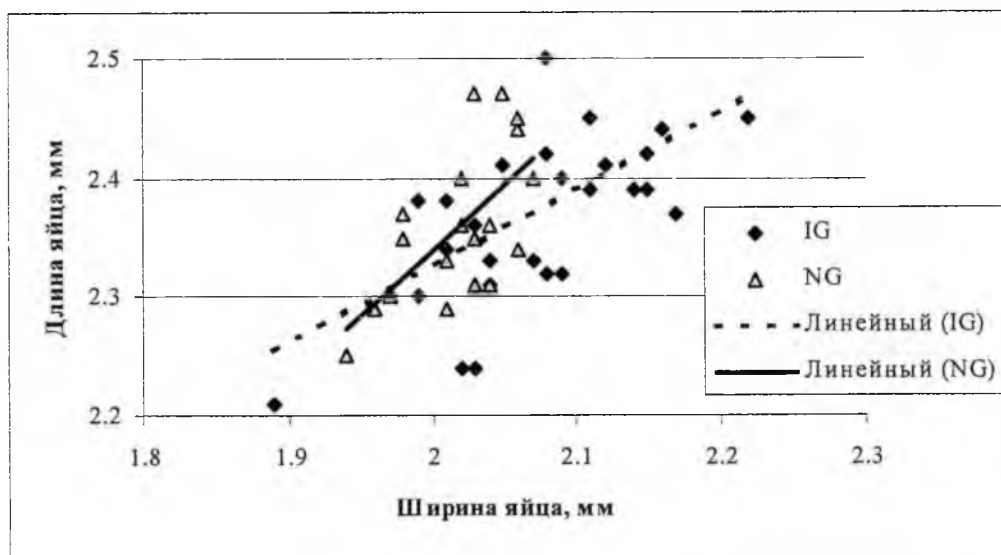


Рис. 5. Соотношение длины и ширины яиц средней (NG) и конечной (IG) стадий эмбрионального развития (участок Симушира).

**Плодовитость и размеры длины икринок у некоторых крабов
северной части Тихого океана**

Вид (батиметрический диапазон)	ИАП, тыс. шт.	Длина икринки, мм
<i>Paralithodes camtschaticus</i> (5—200 м)	57—396 (Hauney, 1968; Клитин, Низяев, 1999)	0,76—1,16
<i>P. platypus</i> (50—200 м)	40—297 (Sasakawa, 1975; Клитин, Низяев, 1999)	0,92—1,24
<i>L. aequispinus</i> (200—800 м)	2,6—27,0 (Somerton, Otto, 1986; Jewett et al., 1985; Клитин, Низяев, 1999)	1,9—2,4
<i>L. couesi</i> (600—1200 м)	2,6—5,5 (Somerton, 1981)	2,1—2,4
<i>Chionoecetes opilio</i> (50—300 м)	14,2—74,4	Данные не известны
	(Кочнев, Галимзянов, 1986)	

* Батиметрический диапазон приведен по данным Виноградова (1950).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

К основным результатам наших исследований следует отнести установление существенных отличий в плодовитости самок равношипного краба между Шиашкотаном и Симуширом, с одной стороны, и Итурупом — с другой, отсутствие значимых потерь эмбрионов при инкубации, а также сходство всех районов по линейным размерам икринок, независимо от стадии развития эмбрионов.

Объяснить факт сравнительно низкой плодовитости крабов, отнесенных нами к итурупской группировке пока не представляется возможным. Ввиду отсутствия различий в величине икринок достаточно очевидно, что северные и южное поселения несхожи по величине относительных репродуктивных затрат. Наиболее вероятной причиной наблюдаемых различий являются соответствующие различия в условиях обитания южной и северных группировок. Поскольку нет никаких оснований утверждать о деградированности итурупской группировки (Низяев, Клитин, наст. сб.), можно предполагать, что в южном районе смертность краба на ранних этапах жизненного цикла значительно ниже, чем в северных. В этом случае такой низкий уровень плодовитости итурупской группировки достаточен для поддержания ее численности. Видимо, для решения этого вопроса исследования должны вестись, прежде всего, в этом направлении.

Отсутствие существенных потерь в потомстве при инкубации эмбрионов говорит о лучшей защищенности начальных стадий жизненного цикла у равношипного краба по сравнению с другими крабами (например, камчатским, синим, стригунами). Наряду с низкой плодовитостью высокая защищенность потомства является признаком К-стратегиста — вида, наиболее оптимально приспособившегося к условиям, в которых он существует.

ЛИТЕРАТУРА

1. Иванков В. Н. К методике определения плодовитости пойкилотермных животных // Гидробиол. журн. — 1974. — Т. 10. — № 1. — С. 99—102.
2. Иванков В. Н. Плодовитость рыб. Методы определения, изменчивость, закономерности формирования. — Владивосток : Изд-во Дальневост. гос. ун-та, 1985. — 87 с.

3. Клитин А. К., Низяев С. А. Особенности распространения и жизненной стратегии некоторых промысловых видов дальневосточных крабидов в районе Курильских островов // Биология моря. — 1999. — Т. 25. — С. 221–228.
4. Кочнев Ю. Р., Галимзянов К. Г. Особенности созревания и плодовитость некоторых промысловых видов крабов в Сахалино-Курильском районе // Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоноч. (Севастополь, апр. 1986 г.). — М. : ВНИРО, 1986. — Ч. 1. — С. 59–61.
5. Низяев С. А., Клитин А. К. Пространственная структура поселений равношипого краба *Lithodes aequispinus* Курильских островов // Наст. сб. — 2002. — С. 173–191.
6. Низяев С. А. Распределение и численность глубоководных крабов Охотского моря // Промыслово-биол. исслед. мор. беспозвоноч. : Сб. науч. тр. — М. : ВНИРО, 1992. — С. 26–37.
7. Haynes E. B. Relation of fecundity and egg length to carapace length in the king crab, *Paralithodes camtschatica* // Proc. Nat. Shellfish. Assoc. — 1968. — Vol. 58. — P. 60–62.
8. Hoffman E. G. Description of laboratory reared larvae of *Paralithodes platypus* // J. Fish. Res. Board Can. — 1968. — Vol. 25. — P. 439–455.
9. Jewett S. C., Sloan N. A., Somerton D. A. Size at sexual maturity and fecundity of the fjord-dwelling golden king crab *Lithodes aequispina* Benedict from northern British Columbia // J. Crust. Biol. — 1985. — Vol. 5. — No. 3. — P. 377–385.
10. Kurata H. Larvae of decapod Crustacea of Hokkaido Lithodidae (Amomura) // Bul. of the Hokkaido Regional Fish. Research Lab. — 1964. — No. 29. — P. 49–65.
11. Nizyaev S. A., Fedoseev V. Ya. Causes of Reduction in Crab Brood Abundance and Role in Reproductive Strategy // Proc. of the Intern. Symp. on Biology, Management, and Economics of Crabs from High Latitude Habitats, Anchorage, Alaska, USA, Oct. 11–13, 1995. — Fairbanks, 1996. — P. 365–382.
12. Nizyaev S. A. Difference of dwelling conditions of golden king crab (*Lithodes aequispina*) in the open areas of the Okhotsk Sea and near Kuril Islands // Proc. of the Workshop on the Okhotsk Sea and Adjacent Areas. PICES Scientific Report. — 1996. — Vol. 6. — P. 371–373.
13. Otto R. S., Gummiskey P. A. Observations on the reproductive biology of golden king crab (*Lithodes aequispina*) in the Bering Sea and Aleutian Islands // Proc. of the Intern. King Crab Symp., Jan. 22–24, 1985, Anchorage, Alaska, USA. — Fairbanks, 1985. — P. 123–135.
14. Pereira W. T. Distribution of juvenile tanner crab *Chionoecetes tanneri*, Rathbun, life history model, and fisheries management // Proc. Nat. Shellfish. Assoc. — 1967. — Vol. 58. — P. 66–70.
15. Sasakawa Y. Studies on blue king crab resources in the western Bering Sea — III. Ovarian weights, egg numbers carried and diameters // Bul. Jpn. Soc. Sci. Fish. — 1975. — Vol. 41. — P. 941–944.
16. Shirley T. C., Zhou S. Lecithotrophic development of the golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae) // J. of Crust. Biol. — 1997. — Vol. 17. — P. 207–216.
17. Sloan N.A. Life history characteristics of fjord-dwelling golden king crabs, *Lithodes aequispina* // Mar. Ecol. Prog. Ser. — Vol. 22. — P. 219–228.
18. Somerton D. A. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs // Can. J. of Fish. and Aquat. Sci. — 1980. — No. 37. — P. 1488–1494.
19. Somerton D. A. Contribution to the life history of the deep-sea king crab, *Lithodes couesi*, in the Culf of Alaska // Fish. Bull. — 1981. — Vol. 79. — No. 2. — P. 259–269.
20. Somerton D. A., Otto R. S. Distribution and reproductive biology of the golden king crab, *Lithodes aequispina*, in the eastern Bering sea // Fish. Bull. — 1986. — Vol. 84. — No. 3. — P. 571–584.
21. Takeuchi I. On the distribuion of zoeae larvae of king crab, *Paralithodes camtschatica*, in the southeastern Bering sea in 1960 // Bull. Hok. Reg. Fish. Res. Lab. — 1962. — Vol. 24. — P. 163–170.

Низяев С. А. Плодовитость равношипного краба *Lithodes aequispinus* Курильской гряды // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Труды Сахалинского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. — Ю-Сах. : СахНИРО, 2002. — Т. 4. — С. 192—201.

Для определения плодовитости самок равношипного краба использовались данные, собранные из трех промысловых районов Курильских островов за период 1994—1999 гг. Отмечены существенные различия в плодовитости самок. У о. Итуруп плодовитость почти в два раза ниже, чем в обоих северных районах. Установлено сходство всех районов по линейным размерам икринок, независимо от стадии развития эмбрионов. Различия в плодовитости и сходство северных и южной группировок по величине икринок в кладках дают основание полагать, что на юге гряды относительные репродуктивные траты самок существенно ниже, чем на севере. Отсутствие существенных потерь при инкубации свидетельствует о лучшей защищенности начальных стадий жизненного цикла у равношипного краба по сравнению с другими видами (например, камчатским, синим, стригунами). Наряду с низкой плодовитостью высокая защищенность потомства является признаком *K*-стратегиста — вида, наиболее оптимально приспособившегося к условиям, в которых он существует.

Табл. — 3, ил. — 5, библиография — 21.

Nizyaev S. A. Fecundity of golden king crab *Lithodes aequispinus* off the Kuriles Islands // Water life biology, resources status and condition of inhabitation in Sakhalin-Kuril region and adjoining water areas : Transactions of the Sakhalin Research Institute of Fisheries and Oceanography. — Yuzhno-Sakhalinsk : SakhNIRO, 2002. — Vol. 4. — P. 192—201.

For determination of golden king crab female fecundity data, collected in three commercial regions of the Kuriles Islands for the 1994—1999 period were used. There were marked essential distinctions in female fecundity. Near Iturup island fecundity almost 2 times lower than in two northern regions. Resemblance of all regions was determined by eggs line sizes irrespective of embryo stage development. Fecundity distinctions and resemblance of northern and southern groups by eggs size in clutches suggest, that on the south of range relative reproductive wastes of females essentially lower than on the north. Deficiency of considerable waste in incubation period indicates about better protection of life cycle initial stage of golden king crab in comparison with other species (for example: king crab, deep blue crab, snow crab). Along with low fecundity, high protection of progeny is the sign of K-strategy — species the most accommodating to the conditions where it lives.

Tabl. — 3, fig. — 5, ref. — 21.