

А.Г.Слизкин, С.Д.Букин, А.А.Слизкин
(ТИНРО–центр, г. Владивосток; СахНИРО, г. Южно–Сахалинск;
Дальрыбвтуз, г. Владивосток)

**ЧЕТЫРЕХУГОЛЬНЫЙ ВОЛОСАТЫЙ КРАБ (*ERIMACRUS*
ISENBECKII) СЕВЕРОКУРИЛЬСКО–КАМЧАТСКОГО
ШЕЛЬФА: БИОЛОГИЯ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, ЧИСЛЕННОСТЬ**

Четырехугольный волосатый краб имеет амфипацифический ареал, в азиатских водах он встречается у побережья Корейского полуострова, Приморья, у о-вов Хоккайдо, Курильских, южного Сахалина и Камчатки. В прикамчатских водах не проникает севернее мыса Хайрюзова (57° с.ш.) с охотоморской стороны и Кроноцкого залива (55° с.ш.) с тихоокеанской стороны. *E. isenbeckii* — единственный вид рода *Erimacrus* семейства *Atelecyclidae*. Обитает он на жестких грунтах при температуре воды от минус 1 до плюс 16 °С, на глубинах преимущественно от 10–15 до 50–70 м, иногда проникает до 200 м.

В научной литературе отсутствуют сведения о популяции четырех–угольного волосатого краба камчатско-курильского шельфа. В настоящей работе изложены результаты восьмилетних исследований этого вида по материалам, собранным авторами, а также сотрудниками ТИНРО В.Л.Абрамовым, В.Н.Долженковым, Д.В.Ковачем, В.И.Мясоедовым, О.А.Петровым, К.М.Прокопенко, Е.И.Слободским. *Выражаем искреннюю благодарность коллегам за оказанное содействие в сборе данных в полевых условиях.*

По зоогеографической природе четырехугольный волосатый краб является низкорореальным видом. Только в северных участках ареала зимой его можно встретить при отрицательной температуре воды. Восточноохотоморские воды, омывающие северные Курильские острова и западную Камчатку, имеют сравнительно высокую температуру. Поверхностный изотермический слой достаточно динамичен, холодная вода зимой распространяется на глубину максимум 180–220 м (Винокурова, 1972). Слой остаточного зимнего охлаждения весной и летом быстро трансформируется, и температура его ядра в зоне соприкосновения с дном на западнокамчатском шельфе к осени, как правило, имеет положительную составляющую. Этот слой резко сужается на юге, где расширяется зона соприкосновения с дном слоя летнего прогрева (Давыдов, Куцых, 1967; Меновщиков, Яричин, 1987). Здесь богаче, чем в других районах моря, содержание биогенных элементов, величина первичной продукции, биомасса планктона, рыб, бентоса и других групп животных. Это обуславливает захоронение на дне значительных запасов органики — источника питания разнообразных донных животных, составляющих по типу питания целую иерархическую систему. Вершат эту систему представители так называемого вагильного бентоса — различные виды крабов (Виноградов, Нейман, 1969; Нейман, 1988).

На шельфе юго-западной Камчатки среди животных бентоса преобладают низкоарктическо-бореальные формы, а южнее, у северных Курильских островов, отмечены участки с преобладанием бореальных животных, приуроченных к теплomu промежуточному слою. Для рассматриваемого района характерна узкая материковая отмель в две — пять миль, переходящая в крутой свал глубин. К югу от Авачинского залива восточной Камчатки и мыса Камбального западной Камчатки доминируют жесткие грунты, вследствие чего здесь, как правило, отсутствуют детритофаги. В прибрежной зоне наибольшего развития достигают сестонофаги песчаных грунтов и развита эпифауна каменисто — галечных грунтов (Кузнецов, 1958; Нейман, 1969; Надточий, 1984).

В местах обитания четырехугольного волосатого краба юго-восточной и юго-западной Камчатки, и в особенности у северных Курильских островов, очень динамичная водная среда. В проливах северных Курильских островов при водообмене между океаном и морем образуются сильные течения. Последние обеспечивают перемещение взвешенной в воде органики и планктона и улучшают возможности для питания многочисленных видов — фильтраторов: актиний, асцидий, усонюгих раков, губок, гидроидов, моллюсков и др. Эти, как правило, прикрепленные на дне животные составляют основу биоценозов эпифауны жестких грунтов мелководий (Тарвердиева, 1976, 1981; Нейман, 1988).

Весьма неоднородная гидрология, разнообразие биотопов рассматриваемого района обуславливают проникновение сюда представителей различных фаун. В этом локальном районе дальневосточных морей обитают все виды крупных (промысловых) крабов семейств *Lithodidae*, *Majidae* и *Atelecyclidae*.

Материал и методика

Отбор проб для исследования четырехугольного волосатого краба в период с 1991 по 1996 г. производился из специализированных конических ловушек для лова волосатого краба (высота — 450, нижний диаметр — 1000, диаметр входного отверстия — 250 мм, ловушка обтянута делью, размер ячеей — 30 мм). В период с 1996 по 1998 г. использованы данные учетных траловых съемок западнокамчатского шельфа (см. таблицу).

Материалы, положенные в основу работы
Materials fixed in a basis of work

Год	Период сбора данных	Район	Объем, экз.	Сборщики материала
1991	Август — ноябрь	Камчатско-курильский *	15028	С.Д.Букин, А.Г.Слизкин
1991	Август	Юго-восток Камчатки*	400	А.Г.Слизкин
1992	Май — сентябрь	Камчатско-курильский *	9695	С.Д.Букин, А.А.Слизкин
1992	Май	Юго-восток Камчатки*	944	С.Д.Букин, А.Г.Слизкин
1993	Июнь — октябрь	Камчатско-курильский *	8030	А.Г.Слизкин, Е.И.Слободской
1994	Апрель — ноябрь	Камчатско-курильский *	11900	В.Л.Абрамов, Д.В.Ковач
1995	Май — июнь	Камчатско-Курильский*	5050	К.С.Прокопенко
1996	Сентябрь — октябрь	Камчатско-курильский*	8800	О.А.Петров,
	Июль — август	Западнокамчатский **	351	В.И.Мясоедов
1997	Июнь — июль	Западнокамчатский **	445	Д.В.Ковач, В.И.Мясоедов
1998	Июль — август	Западнокамчатский **	236	В.Н.Долженков, В.И.Мясоедов

*Ловушечная съемка.

**Траловая съемка.

Статистически значимой ловушечной станцией считался показатель среднего улова крабов на ловушку из промыслового порядка. Порядок состоял примерно из 100 ловушек. Учитывались только те порядки, продолжительность нахождения в воде (застой) которых не превышал трое суток. Для оценки относительного обилия крабов и построения карт распределения уловы из порядков различной продолжительности застоя в воде приводились к односуточному показателю. Траловой станцией считался абсолютный улов крабов за траление продолжительностью 30 мин.

Ловушечные съемки в указанные годы выполнялись на камчатско-курильском шельфе от 49°50' до 52°00' с.ш., а траловые — на западно-камчатском, от 51°00' до 57°00' с.ш. У юго-восточной Камчатки материалы по прибрежным крабам собирали из ловушечных уловов на участке от 51°40' до 53°10' с.ш. (см. таблицу).

При проведении биологических анализов крабов пользовались стандартной методикой согласно "Руководству по изучению десятиногих ракообразных *Decapoda* дальневосточных морей" (1979). Компьютерная обработка материалов исследований проводилась с помощью пакета программ MS OFFICE'98 и MapDesigner (Поляков, 1995).

Результаты исследования и их обсуждение

Распределение

По данным учетных ловушечных съемок, выполненных с 1991 по 1996 г., и стандартной траловой съемки западнокамчатского шельфа в период с 1996 по 1998 г. детально исследованы динамика пространственного распределения, размерного и биологического состава, оценена величина промыслового запаса. Установлено, что четырехугольный волосатый краб образует скопления повышенной плотности на северокурильском мелководье, у юго-западной Камчатки (от зал. Камбального до устья р. Большой) и у восточной Камчатки южнее Авачинского залива. Плотность скоплений промысловых самцов достигает максимума на северокурильском шельфе — до 650 экз./км² (рис. 1) — и у юго-западной Камчатки — до 420 экз./км² (рис. 2).

Вычисленные величины плотности запаса относительны, поскольку площадь эффективного облова специализированных ловушек для лова четырехугольного волосатого краба неизвестна. Она зависит от множества факторов, в числе которых качество приманки, индивидуальная реакция крабов на орудия лова и др. (Низяев, Букин, наст. сб.).

Более надежны результаты траловой съемки, на основании которых построены карты распределения запаса волосатого краба у западной Камчатки (рис. 2). По данным траловой съемки 1998 г., максимальная плотность скоплений промысловых самцов (более 80 мм по ширине карапакса) отмечена у 54-й параллели и на участке 52°30'–53°00' с.ш. (рис. 2, А). Самцы менее 80 мм смещены южнее, а максимальные скопления располагались на 52° с.ш. (рис. 2, В).

В 1991–1993 гг. абсолютные уловы промысловых самцов на шельфе северных Курильских островов достигали 450–470 экз. на порядок из 100 ловушек. У юго-западной Камчатки (зал. Камбальный — мыс Сивучий) уловы были ниже — 150–170 экз. В зал. Камбальном крабы преобладали на глубинах 10–30 м. При понижении глубин до 40–50 м уловы сокращались до 50–90 экз./порядок.

Северокурильское мелководье характеризуется обилием молодежи — самцов менее 80 мм. Максимальные уловы — до 400–500 экз. на поря-

док из 100 ловушек — отмечаются весной (апрель — май) и в начале зимы (ноябрь — декабрь). В летний период прилов молодежи сокращается, что, по-видимому, обуславливается смещением молодых крабов на глубины менее 30–40 м. Данные о распределении крабов на глубинах менее 30 м северокурильского шельфа отсутствуют, поскольку промысел и учетные работы в заповедной трехмильной прибрежной зоне запрещены.

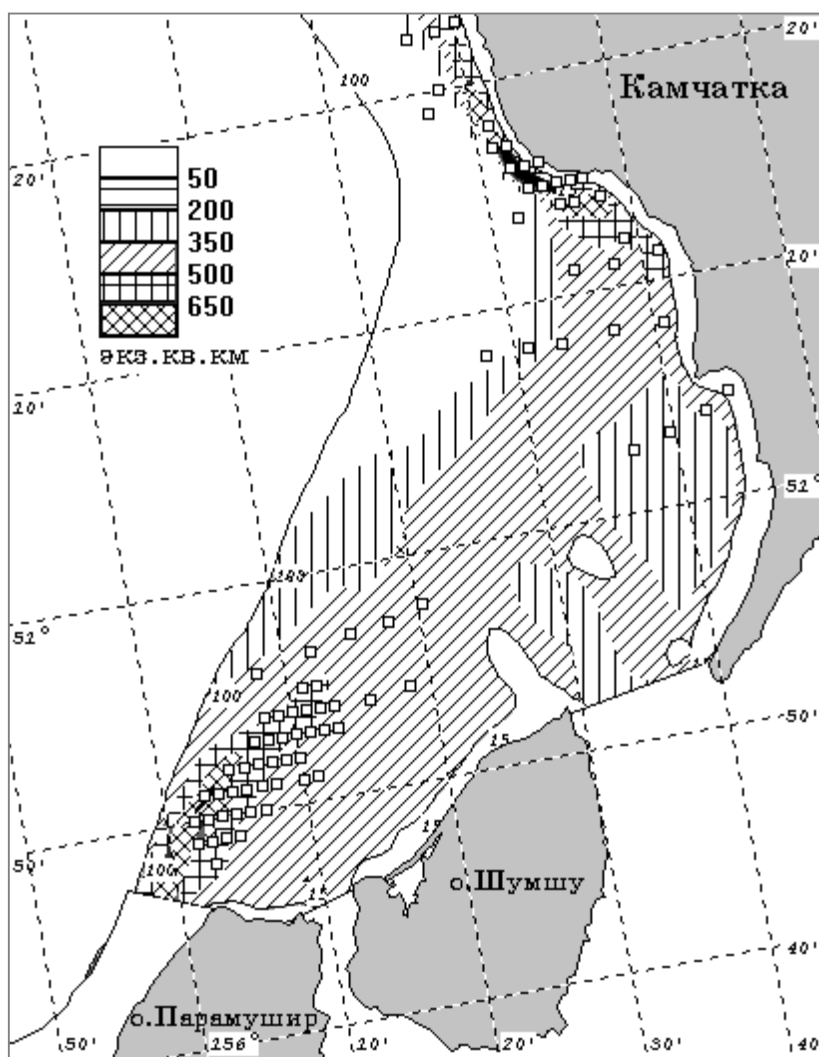


Рис. 1. Распределение плотности скоплений (экз./км²) промысловых самок четырехугольного волосатого краба на шельфе у северных Курильских островов и у юго-западной Камчатки по данным ловушечной съемки 1994 г.

Fig. 1. Distribution of accumulations' density (sp./km²) of commercial Korean Horsehair Crab males of the northern Kuril Islands shelf and at the southwest Kamchatka by the data of crab pot survey in 1994

Самки в уловах крабовых ловушек встречались очень редко — по 0,05–0,1 экз. на ловушку, что связано с особенностями поведения, о чем пойдет речь ниже, их малыми размерами и селективными свойствами орудий лова. Максимальные уловы самок отмечались со второй декады мая до первой декады июня. В это время они доминировали на глубинах 30–50 м.

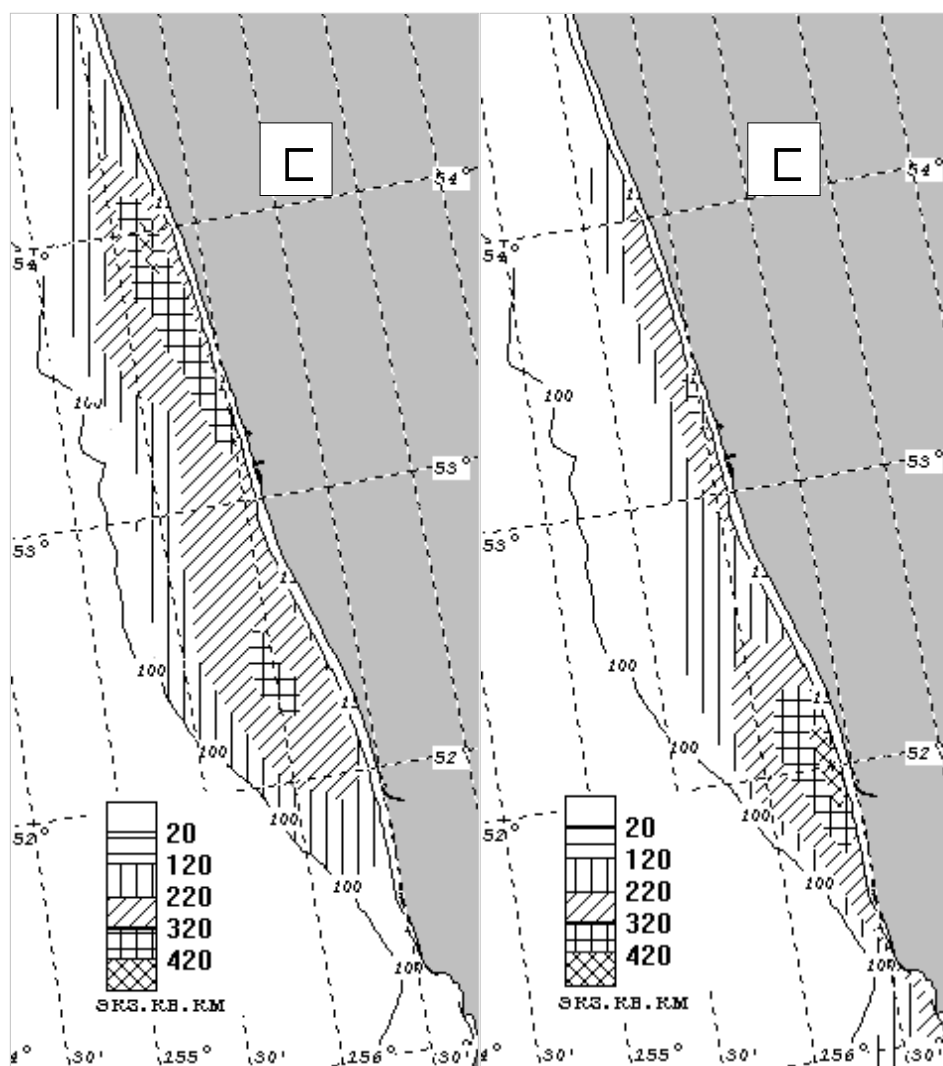


Рис. 2. Распределение плотности скоплений (экз./км²) промысловых (А) и непромысловых (В) самцов четырехугольного волосатого краба у западной Камчатки по данным траловой съемки, выполненной в июле 1998 г. на СРТМ-К "Шурша"

Fig. 2. Distribution of accumulations' density (sp./km²) of commercial (A) and noncommercial (B) Korean Horsehair Crab males at the western Kamchatka by the data of trawl survey executed in July, 1998 aboard MRT "Shursha"

У юго-восточной Камчатки четырехугольный волосатый краб был обнаружен на глубинах от 7 до 25 м в северной части Авачинского залива и южнее в бухтах Велючинской и Лиственничной, в небольших открытых заливах восточного побережья до широты 51°40'. Скопления волосатого краба у восточной Камчатки весьма немногочисленны, сосредоточены по мелким заливам и бухтам, где материковая отмель сужается до одной и менее мили и резко переходит в крутой материковый склон.

Глубины обитания

На северокурильском шельфе основные промысловые скопления четырехугольного волосатого краба располагаются в диапазоне глубин

30–80 м. По данным учетных работ 1992 г., самыми продуктивными являлись глубины от 40 до 70 м, где уловы промысловых самцов достигали 300–500 экз. на 100 лов. (рис. 3, А). Непромысловые самцы (менее 80 мм) и самки держались на меньших глубинах. Максимальные уловы промысловых самцов зафиксированы на глубинах 30–40 м (до 1400 экз./100 лов.), а самок — на глубинах 40–50 м (до 110 экз./100 лов.). В рассматриваемом районе уловы непромысловых самцов в два раза и более превышали уловы промысловых самцов. Глубже 70 м картина менялась на прямо противоположную: здесь уловы молоди резко сокращались (до нескольких экземпляров на 100 лов.), уменьшались уловы промысловых самцов до 150–200 экз. на 100 лов. (рис. 3, А).

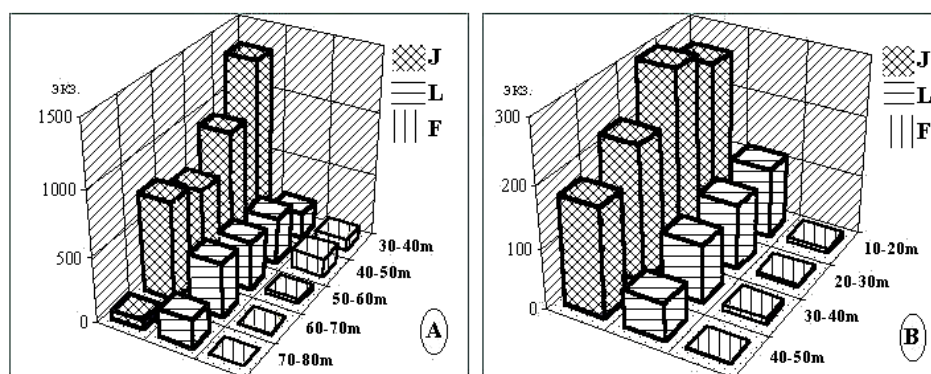


Рис. 3. Распределение уловов четырехугольного волосатого краба по глубинам (м) на северокурильском шельфе (А) и у юго-западной Камчатки (В) в июле 1992 г.: L — самцы промысловые; J — самцы непромысловые; F — самки. По оси ординат — уловы крабов, экз./100 лов.

Fig. 3. Distribution of Korean Horsehair Crab catches by the depths (m) at the north Kurilsk shelf (A) and at the southwest Kamchatka (B) in July, 1992: L — commercial males; J — noncommercial males; F — females. On an axis of ordinates — catches of crabs, sp./100 of pots

Скопления волосатого краба у юго-западной Камчатки были примерно в 4–5 раз меньше, чем на северокурильском шельфе (рис. 3, В). Соотношение функциональных групп в этом районе примерно такое же, как и на северокурильском шельфе, — в уловах доминировали непромысловые самцы во всех диапазонах (10–50 м) обследованных глубин. Максимальные уловы самцов приходились на глубины 10–30 м, самок было очень мало, и они по несколько экземпляров на 100 лов. встречались на всех глубинах (рис. 3, В).

Отметим, что самым продуктивным участком шельфа по обилию четырехугольного волосатого краба и встречаемости всех функциональных групп (промысловые, непромысловые самцы и самки) являются глубины менее 50 м северокурильского шельфа. Следует ожидать, что на закрытых для исследования глубинах северокурильского шельфа менее 30 м сохраняется та же тенденция, т. е., возрастает плотность скоплений молоди и, возможно, самок и сокращается плотность скоплений промысловых самцов.

В целом в Камчатско-Курильском районе в уловах крабовых ловушек преобладают самцы над самками, а уловы их соотносятся как 30: 1. Надо полагать, что основной причиной такой большой диспропорции являются селективные свойства орудий лова, поскольку у рассматриваемого вида велик половой диморфизм и мелкие самцы легко уходят из ловушек.

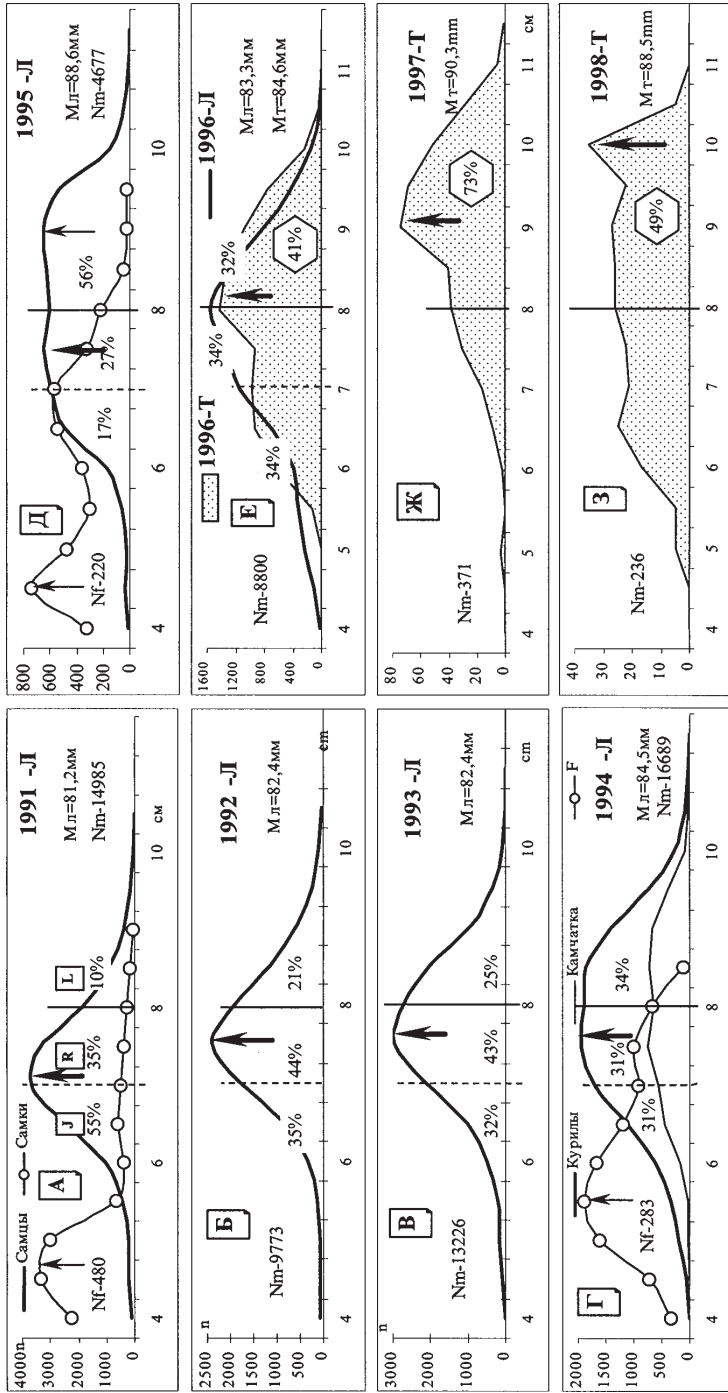
Размерный состав

В настоящей работе при анализе материалов в группу рекрутов отнесены предпромысловые особи размерами от 70 до 80 мм, в группу молодых самцов — особи менее 70 мм по ширине карапакса. Как в ловушечных, так и в траловых уловах размеры четырехугольного волосатого краба варьируют от 40–50 до 110 мм по ширине карапакса. Из трех выделенных нами функциональных групп (промысловые самцы, рекруты и пререкруты) в период с 1991 по 1998 г. в ловушечных уловах в основном доминировали рекруты (27–44 %). Доля промысловых самцов с 1991 по 1995 г. возрастала с 10 до 56 % (рис. 4). Молодь преобладала только в 1991 г. в начале освоения ресурсов камчатско-курильской популяции волосатого краба, когда в общем улове на долю самцов менее 70 мм по ширине карапакса приходилось 55 %. В период с 1994 по 1996 г. произошло увеличение размеров самцов и их доли в составе функциональных групп. Отметим, что такое явление наблюдалось при достаточно интенсивном промысле. Как правило, интенсивный промысел ведет к измельчению промысловой группы и сокращению ее доли в общем улове. В камчатско-курильской популяции волосатого краба это связано, по-видимому, с постепенным освоением крабов на юге западнокамчатского шельфа, где размеры самцов несколько крупнее. По данным 1994 г., у самцов волосатого краба более четко выделялись две моды в размерных классах около 75 и 85–90 мм (рис. 4, Г). Эти доминанты ясно выражены в выборке крабов из района шельфа юго-западной Камчатки. В 1995 г. доля промысловых самцов равнялась 56 %, а доля рекрутов была самой низкой с 1991 г. Соответственно в 1995 г. размеры самцов достигли максимума, мода промысловых самцов равнялась 90 мм. Размеры рекрутов оставались практически такими же, т.е. прослеживалось дальнейшее формирование бимодальной кривой (рис. 4, Д). По данным траловых и ловушечных уловов, в 1996 г. кривые размерного состава самцов были близкими, с небольшим преобладанием доли промысловых самцов из ловушечных уловов. Позже в траловых уловах из района западнокамчатского шельфа доля промысловых самцов возросла до 73 % в 1997 г., а в 1998 г. понизилась до 49 %.

По данным траловых уловов, в последние годы наблюдалось смещение пика максимальной частоты встречаемости самцов. По этому показателю можно косвенно судить о величине годового прироста. Выборки из траловых уловов за 1996–1998 гг. не “затушеваны” промысловым изъятием и могут свидетельствовать о величине группового прироста определенного урожайного поколения, которое выявилось на представленных графиках размерного состава в 1995 г. (мода 75 мм) и прослеживалось до 1998 г. (рис. 4, Д–З). Судя по смещению пиков мод, годовой прирост промысловых самцов составляет 9–10 мм, что практически совпадает с величиной индивидуального прироста особей промыслового размера.

В выборках с 1991 по 1995 г. значение моды массового поколения самцов северокурильского шельфа не менялось, что является необычным для особей средних размеров биологического вида. Максимальная частота встречаемости приходилась на классовый промежуток 65–75 мм (рис. 4, А–Д). Их размерный состав за рассматриваемый период наблюдения практически не изменился. Такое явление обычно не свойственно долгоживущим видам, какими являются крабы. При столь представительной выборке, какой располагаем мы при анализе материалов, годовой прирост доминирующей группы был бы выявлен. Тем более в

Рис. 4. Динамика размерного состава четырехугольного волосяного краба в камчатско-курильском районе за 1991–1998 гг. по данным ловушечных (А) и траловых (Т) уловов; F – самки; J – молодь; R – рекруты; L – промысловые самцы и их доля в ловушечных уловах в процентах (в многоугольнике — доля промысловых самцов — доля промысловых самцов из траловых уловов); Мл, Мт — средний размер промысловых самцов из ловушечных и траловых уловов; Nл, Nт — число самок, самок, взятых на биоанализ; л — число крабов в 5-миллиметровом размерном классе; см — ширина карапакса, см. Пунктирная линия — граница молоди и рекрутов, сплошная линия — отметка промысловой меры. В Стрелка — отметка мод. В



1994 г. (Г) показан размерный состав волосяного краба северокурильского (Курилы) и западнокамчатского (Камчатка) шельфов

Fig. 4. Dynamics of size composition of Korean Horsehair Crab in Kamchatka—Kuril area for 1991–1998 according to data of pot (Л) and trawl (Т) catches; F — females; J — juveniles; R — recruits; L — commercial males and their share in pot catches in percentage (in polygon it is marked a share of commercial males in trawl catches); Mл, Mт — the average size of crabs in 5-mm size class; cm — width of carapace. A dotted line — the boundary of juveniles and recruits, continuous line — a mark of a trade measure. An arrow — a mark of styles. In 1994 (Г) it is shown the size composition of Korean Horsehair Crab from the north Kurilsk (Курилы) and west Kamchatka (Камчатка) shelves

рассматриваемые годы максимальная частота встречаемости приходилась на крабов среднего возраста, т.е. на особей, регулярно линяющих и соответственно растущих ежегодно. По-видимому, стабилизация размерного состава явилась следствием интенсивного промыслового лова крабов в 1991 – 1993 гг., когда годовой прирост промысловых самцов (в особенности максимальных размеров) в основном изымался.

Наиболее представительные данные по самкам четырехугольного волосатого краба были получены в 1991 г. На графиках размерного состава четко выражено доминирование группы молодых особей размерных классов 40 – 50 мм (рис. 4, А). В материалах 1994 и 1995 гг. отмечались две модальные группы самок — 45 – 55 и 65 – 75 мм (рис. 4, Г, Д). Диапазон размеров самок немного меньше, чем у самцов, их максимальные размеры достигали 90 мм и более. Вместе с тем преобладали молодые особи 40 – 60 мм по ширине карапакса. При анализе размерного состава самок обращает на себя внимание диспропорция их размеров, когда на долю молодых самок приходилось до 80 % всей выборки. Доля молодых самцов таких же размеров в их общей выборке составляла весьма малую величину — 1 – 5 %. Таким образом, ловушками не улавливаются те размерные группы самцов, максимум которых характерен для самок. Объясняется такое явление тем, что мелких самок “заносят” в ловушки половозрелые самцы, что связано с особенностями их поведения в брачный период.

Линька

Панцирь этого небольшого, но сильного и подвижного краба покрыт мелкими острыми шипами, по верхнему краю карапакса располагаются более крупные шипы. На карапаксе и ногах имеется густой волосяной покров.

Описанные Л.Г.Виноградовым (1945) четыре линочные стадии (межлиночные категории) для тестирования упитанности камчатского краба по внешним признакам панциря (чаще принято говорить “наполнение” ног мясом) применяются исследователями и для других видов, в том числе и для четырехугольного волосатого краба (Родин, 1985; Букин и др., 1988). В момент линьки, когда у краба за счет обводнения внутренних тканей резко прирастает масса тела и увеличиваются размеры, мышцы приобретают разжиженное состояние. Таких крабов называют “пустыми”. В весенне-летний и осенний периоды, когда проводились наблюдения за четырехугольным волосатым крабом, у него четко выделялись все четыре линочные стадии.

Самцы в состоянии I линочной стадии (с мягким панцирем) встречались редко. Чаще таких крабов можно было наблюдать непосредственно в момент линьки, которая наступала у краба в ловушке. Таких крабов отбирали, помещали в емкости с морской водой для наблюдения за состоянием линьки и, по окончании ее, фиксировали размеры старого и нового панциря. Таким образом была установлена величина прироста крабов за одну линьку. Особи размерами более 80 мм по ширине карапакса прирастают на величину 11 – 12 мм, а средневозрастные особи (70 – 80 мм) — около 10 мм.

В апреле наибольшее количество самцов (90 %) находилось в III линочной стадии (рис. 5, А). В это время продукция из волосатого краба имела самую высокую технологическую кондицию. В апреле же отмечается начало линьки некоторой части самцов (10 %), в основном промысловых особей (II стадия). В мае интенсивность линочного процесса увеличивается и доля II стадии повышается до 39 % (рис. 5, Б).

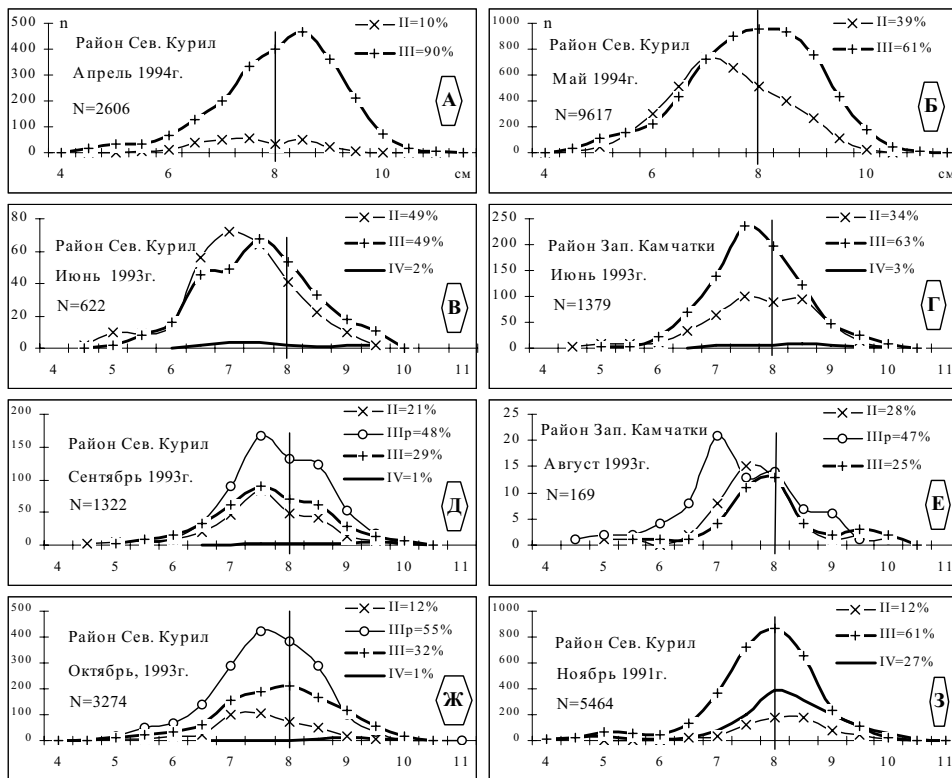


Рис. 5. Размерный состав и личинные стадии членистоногого волосатого краба из районов северных Курильских островов и юго-западной Камчатки в апреле – мае 1994 г., июне – октябре 1993 г. и ноябре 1991 г.: II, IIIр, III, IV — личинные стадии самцов и их доля (%); по оси абсцисс — ширина карапакса, см; по оси ординат (n) — значения размерного класса, экз.; N — величина выборки

Fig. 5. Size composition and larvae stages of Korean Horsehair Crab from the northern Kuril Islands area and the southwest Kamchatka in April – May, 1994, June – October, 1993 and November, 1991: II, IIIр, III, IV — larvae stages of males and their share (%); by the axis of abscisses — width of carapace, cm; by the axis of ordinates (n) — value of size class, sp.; N — size of sample

В июне соотношение II и III личинных стадий начинает выравниваться, раньше этот процесс наступает в районе северокурильского шельфа и позже у западной Камчатки, где доля III стадии составляла уже 63 % (рис. 5, В, Г). В июле – августе промысел четырехугольного волосатого краба не проводится по причине наступления массовой линьки самцов. По прошествии одного – двух месяцев у полинявших ранее крабов панцирь постепенно крепнет и состояние мышечной ткани улучшается. В августе и сентябре в уловах начинают доминировать III ранняя и III личинные стадии, достигая 47 и 25 – 30 % (рис. 5, Д, Е). Доля недавно полинявших самцов (II стадия) к этому времени сокращается до 21 – 28 %. В дальнейшем, в октябре – ноябре, процесс “старения” панциря продолжается, доля III ранней и III стадий увеличивается соответственно до 55 и 61 %, а доля II стадии сокращается до 12 % (рис. 5, Ж, З). В начале зимы у северных Курильских островов возрастает доля IV стадии, и в ноябре ее доля достигает 27 %.

Таким образом, за период наблюдения с 1991 по 1998 г., который приходился на различные сезоны года, были исследованы изменения биологического состояния самцов волосатого краба. Установлено, что самцы начинают линять весной, в апреле. Личинный процесс развивается до –

статочно равномерно, полинявшие в текущем году самцы достигают 50 % и более в конце июня — июле. По мере "старения" панциря особей II стадии они пополняют группу крабов III ранней, а затем III стадий. К концу осени панцирь у значительной части крабов III стадии подвергается обрастанию обычными для камчатско-курильского района представителями сесильного бентоса (преимущественно гидроидами и баянусами), и эти особи начинают фиксироваться как IV личная стадия. Судя по динамике линьки массовых размерных групп самцов, представленных в наших выборках, в летний период линяют практически все крабы указанных размеров. Исключение составляли особи IV стадии, которые не линяли более одного года. Их доля не превышала 1–3 % (рис. 5, В–Д). При этом IV стадию имели особи не только и не столько старшего поколения, а разных размеров, от 60 до 100 мм. По-видимому, отсутствие линьки у таких крабов является отклонением от нормы, как следствие травм или заболеваний.

Следует особо отметить сезонную четкость (июль — август) и массовость линьки камчатско-курильской популяции четырехугольного волосатого краба, которая сохранялась во все годы исследования. У других видов крабов, в частности у камчатского, наблюдается изменение сроков линьки в зависимости от возрастного состава рассматриваемой субпопуляционной группировки (Румянцев, 1945; Галкин, 1963; Родин, 1985; Слизкин и др., наст. сб.). Такое постоянство важных биологических признаков у четырехугольного волосатого краба является свидетельством однородности популяционной структуры и стабильности ее биологического состава. С учетом накопленной информации о сроках линьки самцов камчатско-курильской популяции волосатого краба установлен срок запрета на его промысел в период с 1 июля по 31 августа.

У четырехугольного волосатого краба из Авачинского залива и камчатско-курильского района личинный ритм самцов близок. Как видно на рис. 6, в июне 1991 г. самцов II личинной стадии было 48 %, т.е. максимум линьки приходится на лето. Вместе с тем сравнительно недавно полинявшие особи (II личинная стадия) имели меньшие размеры, чем особи III и IV стадий. В целом у юго-восточной Камчатки самцы имели большие размеры, чем у юго-западной, особенно на участке южнее Авачинского залива, где средний размер промысловых самцов равнялся 96 мм. Обусловлено это отсутствием промысла на востоке Камчатки, который изымает преимущественно крупноразмерных особей. Следовательно, при более широком диапазоне размерно-возрастного состава волосатого краба в первую очередь начинают линять особи относительно меньших размеров (рис. 6).

У самок различных видов крабов характер личинных процессов сопряжен с нерестовыми циклами. Для самок волосатого краба это явление имеет четкие видоспецифические признаки. Выше было упомянуто, что в ловушки молодые самки волосатого краба попадают в основном вместе с самцом в период спаривания. В ловушечных уловах встречаются только половозрелые либо аттрактивные самки перед первым нерестом. Как видно на рис. 6, именно такие самки (до копуляции) в выборках составляют абсолютное большинство. В августе — сентябре и в октябре — ноябре 1991 г., когда были собраны наиболее репрезентативные данные, размерный и биологический состав самок волосатого краба мало различается. Мы не располагаем статистической информацией по биологическому составу уловов самок в весенний период, однако и в апреле — мае среди самок доминируют особи тех же минимальных размеров. Следует упомянуть, что самки в ловушках встречаются очень редко

(см. рис. 3). За указанный в 1991 г. период исследований была собрана и проанализирована основная часть ловушечного улова самок. Как видно из приведенных данных, особи размером 35 мм по ширине карапакса являются уже половозрелыми, а самки размером 40 мм встречаются как оплодотворенные, так и с выметанной на плеоподы икры. При этом большинство самок находилось в состоянии до копуляции (рис. 7, график А), т.е. аттрактивной, когда самцы проявляют к ним интерес.

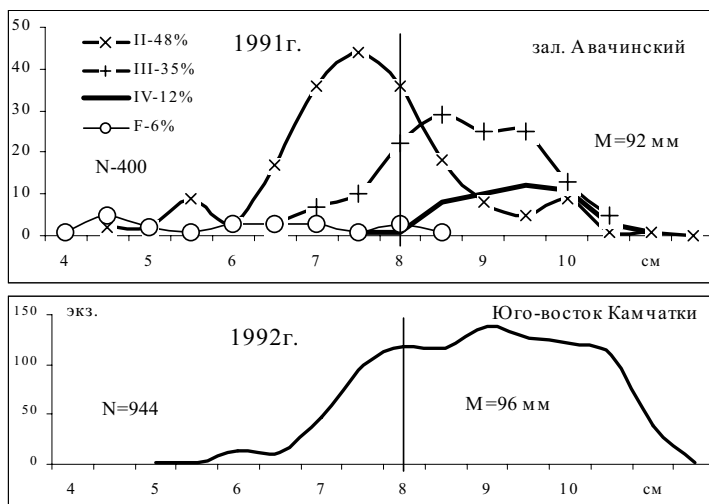


Рис. 6. Раз – мерный состав и личинные стадии четырехугольного волосатого краба в июне 1991 г. в Авачинском заливе и в июле 1992 г. у юго-восточной Камчатки по данным ловушечных уловов РС "Агат": II, III, IV — личинные стадии самцов; M — средний размер промысловых самцов; N —

величина выборки. Вертикальная черта — отметка промысловой меры

Fig. 6. Size composition and larvae stages of Korean Horsehair Crab in June, 1991 in Avachinsky gulf and in July, 1992 at the southeast Kamchatka by the data of pot catches aboard FS "Agat": II, III, IV — larvae stage of males; M — the average size of commercial males; N — size of sample. Vertical line — a mark of a trade measure

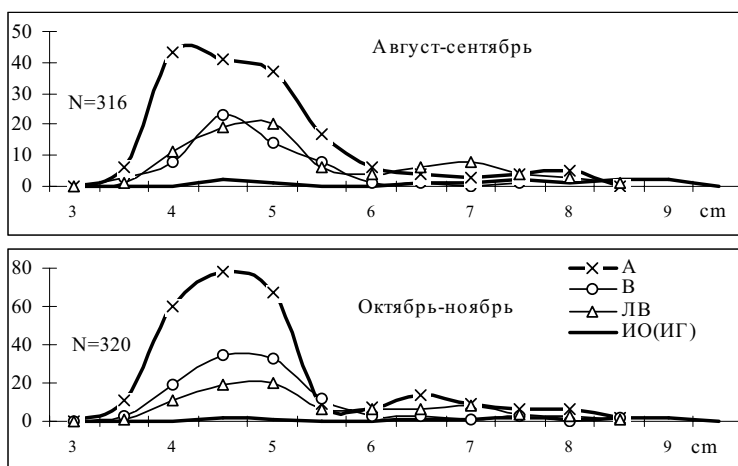


Рис. 7. Размерный состав и биологические стадии самок четырехугольного волосатого краба в камчатско-курильском районе в августе-ноябре 1991 г. по результатам ловушечной съемки, выполненной на СРТМ "Чебаркуль": самки в брачный период,

находящиеся под покровительством самцов до копуляции — А и после копуляции — В; самки без покровительства самцов с новой развивающейся икрой на плеоподах — ИО(ИГ); после выклева личинок — АВ

Fig. 7. Size composition and biological stages of Korean Horsehair Crab females in Kamchatka-Kuril area in August-November, 1991 by the results of pot survey executed aboard MRT "Chebarkul": females in the breeding period being under protection of males up to copulation — A and after copulation — B; females without protection of males with new developing caviar on pleopods — ИО (ИГ); after larvae hatch — АВ

Особенности воспроизводства

Нередко в крабовых ловушках встречаются самцы в состоянии ухаживания. При этом они держат самок, прижав их клешнями к нижней части головогруды, и, извлеченные из воды, не отпускают самок еще длительное время, до оцепенения. Самки настолько малы, что ловушку большинство из них могут спокойно покинуть через ячеи дели. Поэтому мы считаем, что практически все пойманные самки менее 50 мм по ширине карапакса занесены в ловушки самцами.

Половое созревание у четырехугольного волосатого краба камчатско-курильской популяции, судя по самкам, наступает при достижении размеров около 40 мм по ширине карапакса и при массе 50–80 г. По нашим наблюдениям, функционально половозрелыми самцы становятся при размерах карапакса от 70 мм и более и массе 350–400 г. Однако чаще всего в ухаживании принимают участие самцы более крупных размеров. Ухаживание у волосатого краба больше напоминает "объятие", нежели "рукопожатие" — признанный термин, характеризующий брачный период у камчатского краба (Виноградов, 1945). В этот период самка под защитой самца линяет, и только с полинявшей самкой самец спаривается.

У волосатого краба внутреннее оплодотворение, при спаривании самец помещает в семяприемник (сперматеку) самки половые продукты, а половое отверстие закупоривает секретом скорлуповой железы. В затвердевшем состоянии этот секрет напоминает пенопласт. По наличию у самок своеобразной пробки в половом отверстии легко отличить девственную самку от оплодотворенной. Из рис. 7 видно, что в группе молодых самок доминируют девственные особи (до копуляции). По-видимому, после копуляции самки долго в ловушках не задерживаются.

Поскольку в состоянии ухаживания в уловах встречались особи волосатого краба с весны до начала зимы (рис. 7), мы склонны считать, что эта биологическая акция для данного вида не имеет сезонных рамок. Как и у крабов — стригунов, истинное оплодотворение икры происходит готовым запасом сперматозоидов в момент икрометания (Kurata, 1963; Сапелкин, Федосеев, 1981; Федосеев, Слизкин, 1988). Этот биологический акт у волосатого краба, надо полагать, имеет определенный сезонный ритм. Однако ввиду малого числа наблюдений по самкам волосатого краба камчатско-курильской популяции мы не можем дать его характеристику.

Исследованиями японских специалистов установлено, что инкубация выметанной на плеоподы икры у волосатого краба тихоокеанского побережья о. Хоккайдо длится около 14 мес (Sasaki, Ueda, 1992; Nagao et al., 1996). В камчатско-курильской популяции четырехугольного волосатого краба, которая обитает в иных биогеографических условиях, продолжительность инкубации может быть иной.

Для видов, обитающих в умеренных водах, с ярко выраженной термической зональностью, наиболее ответственным моментом в воспроизводстве является вымет потомства в окружающую среду. У крабов такой стадией в жизненном цикле является выклев личинок. Именно эта стадия, как и у многих других видов морских донных животных с пелагическим типом развития, имеет жизненно важное значение (Милейковский, 1970, 1976; Слизкин, 1982, 1988). У крабов спаривание (оплодотворение) и выклев личинок — два этапа одного цикла воспроизводства. По времени они дистанцированы друг от друга примерно на один год, как у камчатского краба, либо на больший срок, как на то указывают японские ученые для волосатого краба. И самцы, и самки камчатского краба совершают протя —

женные миграции, чтобы в нужном месте и в нужное время выпустить в окружающую среду молодое поколение. Непосредственно за этим актом следует спаривание. Как показали наблюдения последних лет, даже у синего краба этот процесс не ярко выражен, поскольку некоторая часть самок нерестует не ежегодно (Sasakawa, 1973; Somerton, Macintosh, 1985; Букин и др., 1988; Федосеев, Баранова, 1996). Настоящие крабы (*Majidae*, *Atelecyclidae*), самки которых имеют малые размеры по сравнению с самцами, сезонных миграций, связанных с нерестом, не совершают. Самки крабов этих таксономических групп, имея сперматеку, являются своеобразными накопителями половых продуктов обоих полов и инкубаторами икры при эмбриогенезе.

Промысел

Четырехугольный волосатый краб для жителей о. Хоккайдо и японских рыбаков является важной статьей дохода. Первые сведения по биологии и воспроизводству этого вида в хоккайдско-курильских водах были опубликованы Марукавой и Зеном (Marukawa and Zen, 1933). В предвоенные годы вылов этого вида у южных Курильских островов, Сахалина и Хоккайдо достигал 8 тыс. т (Domon et al., 1956). В настоящее время запасы южных популяций волосатого краба находятся в депрессивном состоянии и исследования ученых направлены на восстановление численности вида.

В камчатско-курильском районе четырехугольного волосатого краба промышленно преимущественно на северокурильском мелководье, на который приходится 70–80 % всей его добычи. Вторым по значимости промысловым районом является участок шельфа от зал. Камбального до устья р. Большой у юго-западной Камчатки (см. рис. 1, 2). Камчатско-курильская популяция волосатого краба до 1991 г. практически не эксплуатировалась промыслом. Крабы этой популяции имеют меньшие размеры и массу, чем у южных Курильских островов и у южного Сахалина (рис. 8). Средняя масса самцов более 80 мм по ширине карапакса камчатско-курильской популяции составляет 625 г, в то время как южнокурильской — около 1 кг.

На японском рынке в первую очередь пользуется спросом парной краб. При заготовке такого вида продукции облавливались популяции, близко расположенные от потребителя на о. Хоккайдо. Возросший спрос на этого краба в начале 90-х гг., наряду с применением технологии заготовки варено-мороженой продукции, послужил причиной промышленного освоения удаленных популяций, в частности камчатско-курильской. В 1991 г. максимальный вылов волосатого краба камчатско-курильской популяции составил более 600 т, позже уровень добычи стал сокращаться и с 1994 г. не превышал 100 т за год (рис. 8, А). Примерно в той же пропорции сокращалась и плотность скоплений этого вида на основном участке промысловых скоплений — северокурильском шельфе. Осредненные уловы на ловушку промысловых порядков показывают, что с 1991 по 1996 г. уловы на усилие сократились в 3–4 раза. Этот показатель немного возрос только в 1997 г. (рис. 8, В).

На северокурильском шельфе промысловые участки волосатого краба сужены до размеров полосы вдоль побережья шириной 2–3 мили. Севернее, на западнокамчатском шельфе, крабы рассредоточены на большой площади. Вместе с тем численность крабов напрямую зависит от той площади, на которой они концентрируются. Сравнительно большая площадь распространения волосатого краба на севере ареала и сравнительно низкие уловы на усилие ограничивают возможности рентабельного

специализированного промысла этого краба на севере. Краболовы стремятся реализовать выделенные им объемы лимита на юге ареала, где плотность скоплений крабов выше. Таким образом, все остальные участки концентрации волосатого краба, где краболовам запрещено или неэкономично работать (трехмильная зона от берега, на участке от зал. Камбального и вокруг северных Курильских островов и северные участки низких уловов крабов на усилии), служат своеобразными буферными зонами воспроизводства и нагула волосатого краба.

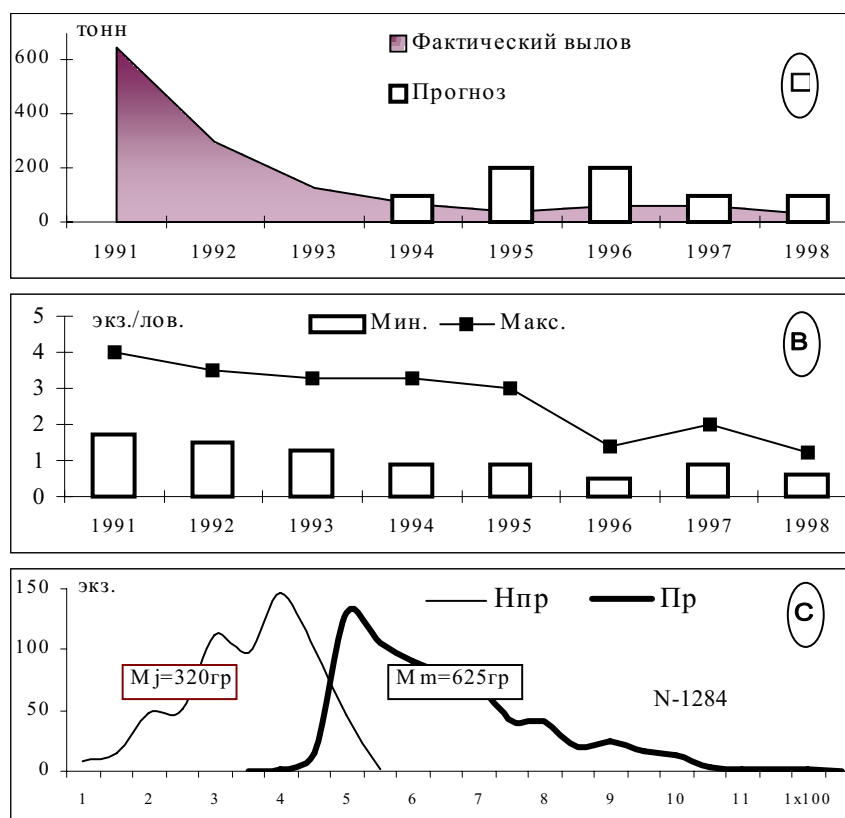


Рис. 8. Фактический вылов и прогноз (А), осредненные уловы на одну ловушку промыслового порядка (В) за период с 1991 по 1998 г. и масса (С) четырехугольного волосатого краба в камчатско-курильском районе: *Пр* — промысловые, *Нпр* — непромысловые самцы; *M_m* — средняя масса промысловых самцов; *M_j* — средняя масса непромысловых самцов; *N* — величина выборки. На графике С по шкале абсцисс — масса, г

Fig. 8. Actual removal and forecast (A), average catches per one pot of the trade order (B) for the period from 1991 till 1998 and weight (C) of Korean Horsehair Crab in Kamchatsk – Kuril area: *Пр* — commercial, *Нпр* — noncommercial males; *M_m* — average weight of commercial males; *M_j* — average weight of noncommercial males; *N* — size of sample. On the diagram C on a scale of abscisses — weight, g

Заключение

Прогнозирование ОДУ четырехугольного волосатого краба весьма проблематично как по данным учетных траловых, так и ловушечных съемок. И ловушечная (см. рис. 1), и траловая (рис. 2) съемки охватывают только некоторую часть ареала популяции рассматриваемого вида. В особенности это касается северокурильского шельфа, богатого рифами и

поэтому представляющего большие затруднения для навигации исследовательских судов и соответственно для отбора количественных и биологических проб. Трехмильная заповедная зона ограничивает ведение исследований и промысел в самой мелководной зоне, где концентрируется подрастающее поколение четырехугольного волосатого краба.

При таком расположении промысловых участков рациональная эксплуатация или равномерный облов всех субпопуляционных группировок промысловых крабов зависит от того, насколько динамичен, миграционно активен волосатый краб. На этот вопрос можно ответить утвердительно, поскольку замечено (Низяев, Букин, наст. сб.), что весной на северокурильском шельфе при усиленном систематическом вылове крабов на ограниченной площади около 50 миль² наступает устойчивое снижение уловов на усилие. Однако при возобновлении промысла через два-три месяца здесь восстанавливается примерно та же плотность скопления промысловых самцов, какая была в начале промыслового сезона. Поэтому можно предположить, что пространственные группировки волосатого краба на северокурильском и западнокамчатском шельфе взаимосвязаны, а миграционные группировки являются структурами единой (структурированной) популяции.

Центр популяции четырехугольного волосатого краба находится на шельфе камчатско-курильского района, где располагается, по терминологии В.Н.Беклемишева (1960), самовоспроизводящаяся популяция.

Западнокамчатская субпопуляционная группировка волосатого краба, в особенности на всем ее протяжении до мыса Хайрюзова, является полузависимой. В южной ее части крабы воспроизводятся, а северная является зоной выселения.

Юго-восточнокамчатская субпопуляционная группировка в меньшей степени связана с центральной, камчатско-курильской. Узость шельфа в этом районе и юго-западное направление Камчатского течения препятствуют активному обмену генетическим материалом. Вместе с тем ее, по-видимому, следует считать полузависимой. Хотя здесь четырехугольный волосатый краб, несомненно, воспроизводится, встречаются все размерно-возрастные группы особей, однако без пополнения из центральной части субпопуляции может угаснуть.

Литература

- Беклемишев В.Н.** Пространственная и функциональная структура популяций // Бюл. МОИП, отдел биологии. — 1960. — Т. 65. — С. 41–50.
- Букин С.Д., Мясоедов В.И., Низяев С.А. и др.** Динамика пространственного распределения и некоторые особенности биологии синего краба северной части Тихого океана // Морские промысловые беспозвоночные: Сб. науч. тр. — М.: ВНИРО, 1988. — С. 4–16.
- Виноградов Л.Г.** Годичный цикл жизни и миграций краба в северной части западнокамчатского шельфа // Изв. ТИНРО. — 1945. — Т. 19. — С. 3–54.
- Виноградов Л.Г., Нейман А.А.** Донное население шельфа восточной части Охотского моря и некоторые черты биологии камчатского краба // Океанол. — 1969. — Т. 9, № 2. — С. 329–340.
- Винокурова Т.Т.** Межгодовая изменчивость придонной температуры у западного побережья Камчатки // Исслед. по биол. рыб и промысл. океанографии. — Владивосток: ТИНРО, 1972. — Вып. 3. — С. 3–11.
- Галкин Ю.И.** О продолжительности межлиночного периода у камчатского краба // Зоол. журн. — 1963. — Т. 42, вып. 5. — С. 763–766.
- Давыдов И.В., Куцых А.Г.** Температура ядра холодного промежуточного слоя как прогностический показатель термического состояния вод, прилегающих к Камчатке // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 61. — С. 301–308.
- Кузнецов А.П.** Поля питания донных промысловых рыб и камчатского краба в районе северных Курильских островов // Рыб. хоз-во. — 1958. — № 1.
- Меновщиков В.А., Яричин В.Г.** Гидрологический режим прикурильского района Охотского моря в декабре 1983 г. // Тр. ДВНИИ. — 1987. — Вып. 36. — С. 22–30.

- Милейковский С.А.** Зависимость размножения и нереста морских шельфовых донных беспозвоночных от температуры воды // Тр. ИОАН СССР. — 1970. — Т. 88. — С. 113–149.
- Милейковский С.А.** Типы личиночного развития морских донных беспозвоночных, их распространенность и экологическая обусловленность: критическая переоценка существующих схем // Тр. ИОАН СССР. — 1976. — Т. 105. — С. 214–248.
- Надточий В.А.** О многолетней изменчивости в количественном распределении бентоса на западнокамчатском шельфе // Изв. ТИНРО. — 1984. — Т. 109.
- Нейман А.А.** Бентос западнокамчатского шельфа // Проблемы промысловой гидробиологии. — М., 1969. — С. 223–232.
- Нейман А.А.** Количественное распределение и трофическая структура бентоса шельфов Мирового океана. — М.: ВНИРО, 1988. — 102 с.
- Низяев С.А., Букин С.Д.** Методологические аспекты использования траповых и ловушечных данных для научных целей // Наст. сб.
- Поляков А.В.** Программа построения карт распределения запаса и планирования съемки. — М.: ВНИРО, 1995.
- Родин В.Е.** Пространственная и функциональная структура популяций камчатского краба // Изв. ТИНРО. — 1985. — Т. 110. — С. 85–97.
- Руководство по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей.** — Владивосток: ТИНРО, 1979.
- Румянцев Л.Е.** Миграции краба у южной части западного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. — 1945. — Т. 19. — С. 55–70.
- Сапелкин А.А., Федосеев В.Я.** Строение половой системы самцов краба-стригуна // Биол. моря. — 1981. — № 6. — С. 37–43.
- Слизкин А.Г.** Распределение крабов-стригунов рода *Chionoecetes* и условия их обитания в северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1982. — Т. 106. — С. 26–33.
- Слизкин А.Г.** Условия формирования структуры популяции крабов (*Lithodidae*, *Majidae*, *Ateleciidae*) в Северной Пасифике // Сырьевые ресурсы и биол. основы рац. использования промысла беспозвоночных: Тез. докл. Всесоюз. совещ. — Владивосток, 1988. — С. 34–35.
- Слизкин А.Г., Кобликов В.Н., Долженков В.Н. и др.** Камчатский краб (*Paralithodes camtschatica*) западнокамчатского шельфа: биология, распределение, динамика численности // Наст. сб.
- Тарвердиева М.И.** Питание камчатского краба *Paralithodes camtschatica*, крабов-стригунов *Ch. opilio* и *Ch. bairdi* в юго-восточной части Берингова моря // Биол. моря. — 1976. — № 1. — С. 41–48.
- Тарвердиева М.И.** О питании крабов-стригунов *Chionoecetes opilio* и *Ch. bairdi* // Зоол. журн. — 1981. — Т. 60, № 7. — С. 991–997.
- Федосеев В.Я., Баранова Н.А.** Гистоморфологическая характеристика гонад камчатского (*Paralithodes camtschatica*) и синего (*Paralithodes platypus*) крабов краба в нерестовый период // ТИНРО. — Владивосток, 1996. — 13 с. — Деп. во ВНИЭРХ, № 1292-рх96.
- Федосеев В.Я., Слизкин А.Г.** Воспроизводство и формирование популяционной структуры у краба-стригуна *Chionoecetes opilio* в дальневосточных морях // Морские промысловые беспозвоночные: Сб. науч. тр. — М.: ВНИРО, 1988. — С. 24–35.
- Domon T., Suzuki H., Yamamoto M. et al.** Resource survey of horsehair crabs in the Okhotsk Sea // J. Hok. Fish. Exp. St. — 1956. — Vol. 23. — P. 8–23 (in Jap.).
- Kurata H.** Larvae of decapod Crustacea of Hokkaido. 1. *Atelecyclidae* (*Atelecyclinae*) // Bull. Hok. Reg. Fish. Res. Lab. — 1963. — Vol. 27. — P. 13–24.
- Marukawa H. and Zen. T.** On the larval stage of the horsehair crab (*Erimacrus isenbeckii* Brandt) // Rakusuisi. — 1933. — Vol. 28. — P. 1–11 (in Jap.).
- Nagao J., Munehara H. and Shimazaki K.** Spawning Cycle of Horsehair Crab (*Erimacrus isenbeckii*) in Funka Bay, Southern Hokkaido, Japan // Symposium on high latitude crabs: biology, management and economics. — Alaska sea grand college program. (2). — 1996. — Vol. 2. — P. 315–331.
- Sasakawa Y.** Studies on blue king crab resources in the western Bering Sea. Spawning cycle // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. — 1973. — № 39. — P. 1031–1037.
- Sasaki J. and Ueda Y.** Pairing size of the hair crab, *Erimacrus isenbeckii* (Brandt), collected in the field // Res. Crust. — 1992. — Vol. 21. — P. 147–152 (in Jap. with Eng. abstract).
- Somerton D.A., Macintosh R.A.** Reproductive biology of the female blue king crab *Paralithodes platypus* near the Pribilof Islands, Alaska // Crustaceana. — 1985. — Vol. 5, № 3. — P. 365–376.