

УДК 639.281.8

Оценка физиологических изменений в популяциях промысловых крабов под воздействием промысла

В.Я. Павлов, Н. Б. Тальберг (ВНИРО)

Несмотря на многолетние исследования камчатского краба мы еще далеки от полного понимания особенностей его биологии. Особенно ясно это стало в последние годы. Все чаще в отчетах и статьях при определении характеристик популяции применяют определения: необычная, нестандартная, аномальная. Особенно популярным стало последнее определение – аномальная линька, аномальное развитие, аномальное распределение, аномальные явления и т.д. Но что скрывается за этими аномалиями? Наше незнание или более серьезные явления, вызванные нерациональным промыслом или “аномальными” океанографическими условиями. От ответа на этот вопрос зависит будущее западнокамчатской популяции краба, которая, по мнению многих специалистов, находится в неблагоприятном состоянии уже много лет.

Еще в 1995 г. наше внимание привлекли изменения в линочном цикле камчатских крабов, и в частности зимняя линька крабов в Хайрюзовском районе, которая впервые была описана по материалам 1987 г. [Низяев и др., 1992]. Ранее, в 60-е годы и в конце 70-х годов, когда промысел полностью перешел на использование ловушек, зимняя линька к северу от Колпаковского района ни разу не была зафиксирована. Южнее она обычна [Румянцев, 1945, Галкин, 1963].

В качестве рабочей нами была высказана гипотеза, объясняющая нарушения линочного цикла и связанное с ним плохое физиологическое состояние популяции особенностями ловушечного промысла [Павлов, Тальберг, 2001]. Они заключаются в том, что вместе с товарным крабом в ловушки попадают в большом количестве (до 75%) маломерные и некондиционные промысловые крабы, которых после сортировки выпускают, вернее, выбрасывают в море [Слизкин, Сафронов, 2000]. Зачастую подобную участь разделяют (и в значительных количествах) самки. Пребывание крабов в ловушках и на палубе, по нашему мнению, вызывает развитие стрессового состояния, особенно у крабов, поднятых с большой глубины. Одним из последствий стресса может стать преждевременная линька крабов, приводящая в дальнейшем к смещению сроков линьки и нереста. Стрессовые состояния у крабов сопровождаются снижением концентрации в гемолимфе (крови) всех электролитов, изменением ионного состава, рН и т.д. [Chang Ernest S., 1995; Takacs P. et al., 1994; Wheatly M.G., Hart M.K. 1994].

Основной целью настоящих исследований была проверка нашей гипотезы – выяснение возможного влияния стресса и преждевременной линьки на популяционные параметры.

Мы предположили, что изменение концентрации кальция в крови крабов на межлиночной стадии может быть показателем их физиологического состояния и служить указанием на перенесенный стресс и предрасположенность таких крабов к преждевременной линьке. В соответствии с этим в задачу исследований входили: сбор проб крови для определения содержания кальция атомно-абсорб-

ционным методом, отработка методов измерения кальция в полевых условиях с помощью ионоселективных электродов, сравнительный анализ обоих методов, наблюдения за изменением содержания кальция после наведенного стресса у крабов в аквариальных условиях, обнаружение последствий стрессового состояния в популяциях камчатского краба.

Материал и методы

Материалом для исследования содержания ионов кальция в гемолимфе камчатских крабов послужили пробы, собранные во время научно-промысловых работ в прибрежных водах Западной Камчатки. В сентябре – октябре 1995 г. пробы крови собраны в Колпаковском районе (47 проб), в декабре 1996 г. – в Озерновском (13 проб); в июне – августе 1997 г. – в районе Шантарских островов (36 проб); в сентябре – октябре 1998 г. – в Хайрюзовском районе (318 проб), ноябре – декабре 1999 г. – в Хайрюзовском районе (196 проб); в марте – апреле, сентябре – ноябре 2000 г. – в Колпаковском и Хайрюзовском районах (203 пробы), в сентябре – октябре 2001 г. – в Хайрюзовском. Границы вышеуказанных районов соответствуют представлениям В.И. Чекуновой [1969]. Подавляющее большинство крабов, кровь которых брали на анализ, пойманы на глубинах от 100 до 200 м. В период исследований в уловах встречались крабы разных межличностных категорий, но преобладали самцы крабов третьей категории (от третьей ранней до третьей поздней).

Кроме того, в нашем распоряжении оказались пробы крови камчатских крабов из баренцевоморской популяции, собранные весной и осенью 2002 г. (50 проб).

Пробы крови брали, вводя иглу с боковым отверстием между задним краем карапакса и абдоменом непосредственно в сердце краба. Кровь собирали в конические пробирки с крышками, в которых она гелировала. Пробирки хранили в бытовом холодильнике при температуре 8 °С. Определение ионного состава и уровня содержания кальция в пробах крови проведено атомно-абсорбционным методом на кафедре аналитической химии МГУ.

При определении весь объем пробирок (количество гелированной крови записывали) переносили в кварцевые тигли и озоляли в муфеле при 450–500 °С. Золи растворяли смесью кислот (HCl и HNO₂ 1:1) и каждую пробу переносили в свою же пробирку. Бидистиллятом доводили объем до первоначального объема геля. Затем проводили разбавление (1:1) с одновременным лантанированием. Эта операция выполнялась на аппарате “Dilutor 401” фирмы “Gilson”, определение элементов – на ААС “Hitachi 180-80”. Стандарты и базовые растворы сравнения были в такой же мере пролантанированы, как и пробы. Среднее квадратичное отклонение при определении составило ± 15,3 мг/кг.

В 1998 г. измерения содержания кальция в крови крабов провели непосредственно в поле с помощью прибора, снабженного ионоселективным электродом. Кровь отбирали из сердца шприцем, в который предварительно набирали ровно 10 см³ антикоагулянта [Sederhail, Smith, 1983]. Каждый раз брали по 10 см³ крови.

Особенностью крови (гемолимфы) крабов является быстрое свертывание и образование геля в асептических условиях. В результате гелеобразования на электроде образуется пленка, что приводит к искажению результатов измерений. Обычно для предотвращения свертывания крови используются антикоагулянты. Но применение антикоагулянтов в полевых условиях сильно осложняет проведение массовых измерений. Поэтому были использованы разные способы предотвращения коагуляции: разбавление крови морской и дистиллированной водой, вибрация, нагревание и т.д. Наиболее эффективным способом оказалось разбавлением крови (1:9) раствором KCl для стабилизации ионной силы.

Для сравнительного анализа обоих методов определения кальция в крови на тех же станциях были собраны пробы для обработки атомно-абсорбционным методом.

Кроме того, наблюдения за изменением содержания кальция проведены у трех самок камчатского краба, содержащихся в аквариальных условиях (аквариальный комплекс на ВВЦ — Всероссийский выставочный центр).

Самки содержались при температуре воды около 4 °С. Содержание кальция в воде составляло 400 мг/кг.

Одна из самок (№ 1) с наружной икрой на стадии ИБ (икра бурая) была доставлена в аквариальную летом 1997 г. В феврале 1998 г., на последней стадии зрелости икры ИГ (икра с глазками) в аквариуме подняли температуру воды до 8°, чтобы стимулировать выход личинок из икры. После выхода личинок самка перелиняла. Две другие самки были доставлены в аквариальную 22 апреля 1998 г. Обе самки в момент поимки несли на плеоподах икру на стадии ИГ. У одной из самок личинки вышли из икры в транспортной емкости, там же самка перелиняла. У второй самки личинки вышли из икры вскоре после пересадки ее в аквариум, и она тут же перелиняла. Обе перелинявшие самки были помещены в аквариум к самке — старожилу, где подверглись нападению с ее стороны. В результате нападения у одной из самок (№ 2) была повреждена клешня.

Для взятия крови самок осторожно вынимали из аквариума. Процедура отбора крови занимала не более трех минут. При такой методике краб остается живым, но естественно, что для него эта процедура является стрессовой. Измерения содержания кальция проводили с помощью ионоселективных электродов.

Содержание ионов кальция в крови у морских ракообразных на стадии межлиньки всегда превышает его содержание в морской воде, где оно составляет 414 мг/кг при стандартной солености 35 ‰ [Проссер, Браун, 1967]. Соленость в Хайрюзовском районе на глубине 50 м составляет 33,5 ‰, а при пересчете на кальций его содержание в морской воде будет составлять 395 мг/кг. В период исследований промысел шел на глубинах больше 100 м, содержание кальция в воде на этих глубинах выше и ближе к океанической солености. По данным И.В. Кизеветтера и А.И. Некрасова [1945], содержание кальция в крови у товарных крабов из Хайрюзовского района составляет 560 мг/кг. Для литоид, по данным Л. Проссера и Ф. Брауна [1967], эта величина составляет в среднем 493 мг/кг. Другими словами, содержание кальция в крови у крабов намного превосходит его содержание в морской воде. При определении нормы для содержания кальция в морской воде в районе исследований мы взяли величину 400 мг/кг, а за норму содержания кальция в крови — величину 500 мг/кг.

Результаты

Содержание ионов кальция в популяциях камчатского краба. В сентябре — октябре 1995 г. в южной части западно-камчатского шельфа (Озерновский район) большинство крабов принадлежали к третьей межлиночной категории. Крабы имели плохое наполнение, и среди них встречались декальцифицированные особи. К последним мы относили крабов с очень мягким панцирем, клешня которых при легком нажатии прогибалась с обеих сторон. Как правило, на панцире имелись поселения баянусов размерами 3–5 мм, что свидетельствовало о давности линьки, однако окраска панциря и коксальных члеников соответствовала третьей ранней межлиночной категории.

Измерения показали, что содержание ионов кальция в крови у всех обследованных крабов было на патологически низком уровне (табл. 1) и составляло в среднем 270 мг/кг [Павлов, Тальберг, 2001].

В декабре 1996 г. содержание кальция в крови крабов из Озерновского района было близким к норме и составило в среднем 475 мг/кг. Все крабы относились к третьей поздней линочной категории и имели хорошее наполнение (см. табл. 1).

Содержание кальция в крови крабов из популяции Аяно-Шантарского подрайона в декабре 1997 г составляло в среднем 436 мг/кг (см. табл. 1). В популяции единично встречались декальцифицированные особи с патологически низким содержанием ионов кальция (270 мг/кг).

Таблица 1. Содержание ионов кальция в гемолимфе у самцов камчатских крабов на стадии межлиньки (третья личинная категория), мг/кг

Показатели	Годы						
	1995	1996	1997*	1998	1999	2000	2001
Сезоны	IX–XI	XII	VI–VII	IX–X	IX–XII	III–IV IX–X	IX–X
Количество проб	43	13	36	76	196	203	60
Содержание ионов кальция	270	475	436	420	393	418	545
Пределы	210–375	440–510	270–521	375–525	325–450	350–500	463–740
Количество крабов с содержанием кальция ниже 400 мг/кг, %	100	0	18	29	54	21	0

* Из района Шантарских островов.

В сентябре – октябре 1998 г. крабы из Хайрюзовского района принадлежали к третьей ранней и третьей поздней межлиночным категориям. Измерение содержания кальция в этом году на одной из станций проведены двумя методами.

На рис. 1, построенном по данным измерений ионоселективными электродами, видно, что мода находится на уровне содержания кальция в морской воде 400 мг/кг и далеко от нормы (500 мг/кг).

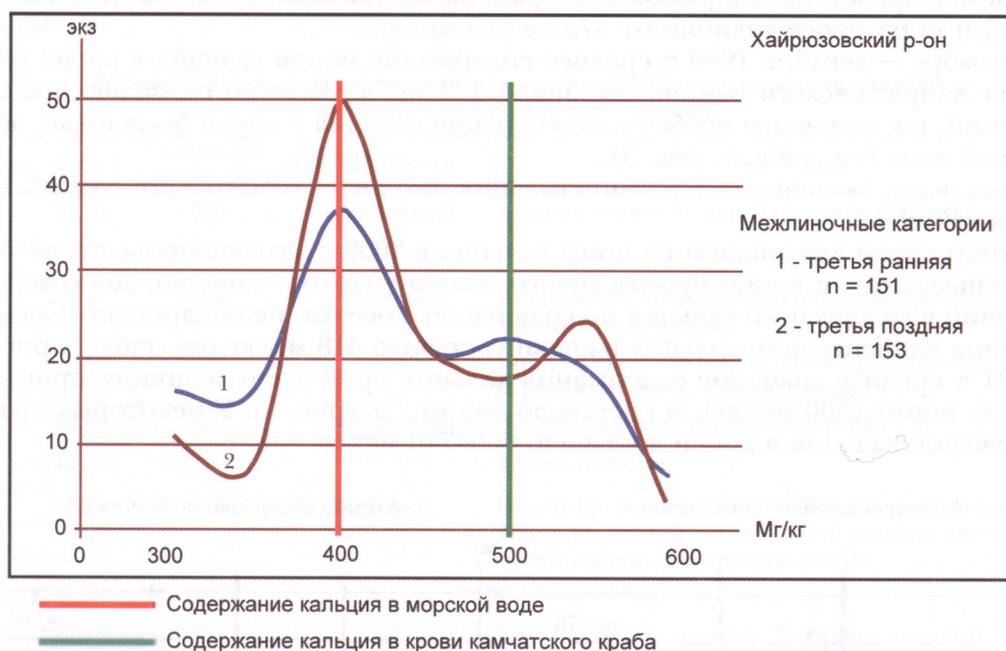


Рис. 1. Содержание ионов кальция (мг/кг) в крови камчатских крабов в сентябре – октябре 1998 г. (ионоселективные электроды)

Причем больших различий в уровне содержания кальция у третьей ранней и третьей поздней межлиночных категорий не обнаружено.

Нужно отметить, что результаты измерений содержания кальция в крови с помощью ионоселективных электродов несколько отличаются от результатов, полученных атомно-абсорбционным методом (рис. 2). Измерения, проведенные тем и другим способом, показали, что в 70 случаях (78%) расхождения в результатах находятся в пределах двойной ошибки. Различия связаны с присутствием в крови ионов магния, которые проходят в некотором количестве через кальциевую мембрану. Тем не менее сходство кривых на рис. 1 и 2 свидетельствуют о возмож-

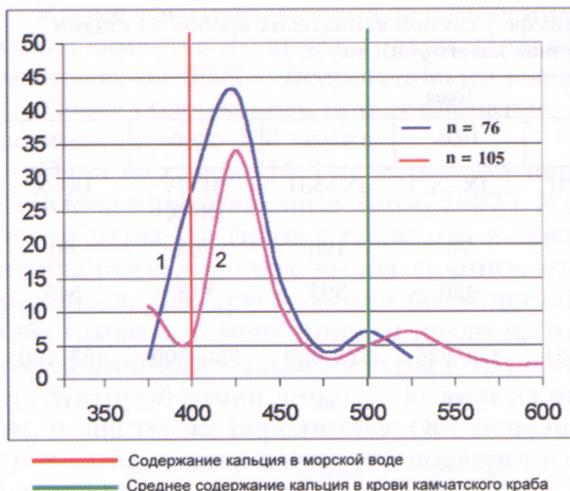


Рис. 2. Содержание кальция в крови у крабов в 1998 г., измеренное двумя методами: 1 – атомно-абсорбционный метод; 2 – с помощью ионоселективных электродов



Рис. 3. Содержание ионов кальция в крови камчатского краба в сентябре–декабре 1999 г. [Кизеветтер, Некрасов, 1945; Проссер, Браун, 1967]

ности применения их для измерения содержания кальция в крови в полевых условиях.

Среднее содержание кальция в крови по измерениям атомно-абсорбционным методом у крабов из Хайрюзовского района составляло 420 мг/кг (см. табл. 1, рис. 2) при разбросе величин от 375 до 525 мг/кг.

В ноябре – декабре 1999 г. среднее содержание ионов кальция в крови у крабов из Хайрюзовского района составило 393 мг/л. Заметно снизился диапазон значений, и у половины особей концентрация кальция в крови была ниже, чем в морской воде (см. табл. 1, рис. 3).

Модальное значение содержания кальция находится близко к его содержанию в морской воде.

Отбор крови для анализа на ионы кальция в 2000 г. удалось провести не только осенью, но и в конце промыслового сезона (марте – апреле). Достоверных различий в содержании кальция по сравнению с осенью не обнаружено. Среднее значение концентрации кальция в крови составило 418 мг/кг (см. табл. 1, рис. 4). В 2001 г. среднее значение содержания кальция превысило величину, принятую нами за норму (500 мг/кг), и составило 545 мг/кг (рис. 5). У некоторых крабов содержание кальция в крови достигало 600–740 мг/кг.

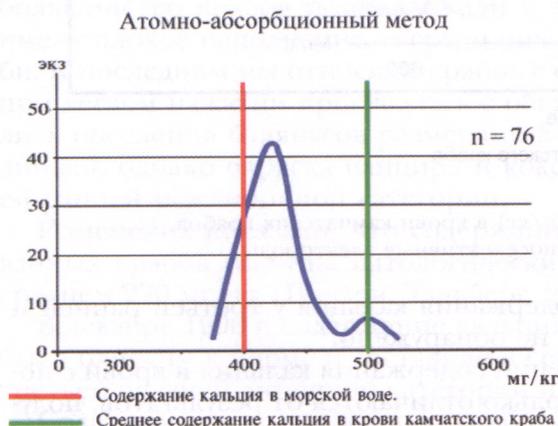


Рис. 4. Содержание ионов кальция в крови камчатского краба в сентябре–октябре 1998 г. [Кизеветтер, Некрасов, 1945; Проссер, Браун, 1967]



Рис. 5. Содержание ионов кальция в крови камчатского краба в сентябре–октябре 2001 г. [Кизеветтер, Некрасов, 1945; Проссер, Браун, 1967]

В 2002 г. были взяты пробы крови у крабов из баренцевоморской популяции. Весной (март) было взято 30 проб, осенью – 20. Дестабилизация содержания кальция у крабов баренцевоморской популяции, как и положено, отмечена весной в период линьки и нереста. Среднее его содержание составило 430 мг/кг. У восьми крабов содержание кальция в крови было ниже, чем в морской воде. К осени оно пришло в норму и составило в среднем 632 мг/кг.

Аквариальные наблюдения. Первый отбор крови у самки №1 был проведен 24 апреля. Самка находилась в хорошем состоянии. Она имела хорошее наполнение, твердый панцирь и “каменные” клешни, которые даже при сильном сжатии не прогибались. Внутренняя икра на просвет была темного цвета со слабым фиолетовым оттенком. Содержание кальция в крови было высоким и составляло 568 мг/кг.

Через месяц после первого взятия крови содержание кальция в крови у этой самки снизилось до 414 мг/кг, что указывало на послестрессовое состояние (табл. 2). Через неделю после этого были отмечены первые признаки декальцификации (размягчение панциря клешни), и содержание кальция повысилось до 540 мг/кг, через две недели декальцификация усилилась, кровь приобрела розовый оттенок, и содержание кальция в крови достигло 590 мг/кг. Через 10 дней клешня стала совсем мягкой и легко сплющивалась при легком сдавливании (рис. 6), кровь обесцветилась, содержание кальция снизилось до 490 мг/кг. Самка перестала питаться и через несколько дней погибла с признаками предлиночного состояния. С момента предыдущей линьки прошло неполных пять месяцев. Вскрытие показало, что яичник самки вследствие резорбции фиолетовой икры приобрел светло-бежевый цвет и икра находилась на ранней стадии развития (см. рис. 6).

Таблица 2. Результаты экспериментов по определению содержания кальция в крови у самок камчатского краба

Самка	Дата	Содержание кальция, мг/кг	Цвет крови	Примечание
№ 1	24/4	568	Опаловый	Клешни твердые, карапакс твердый, эластичный
	27/5	414	–”–	–”–
	3/6	540	Розовый	Внутренняя сторона клешней прогибается, карапакс эластичный
	16/6	590	–”–	Внутренняя сторона клешней прогибается, карапакс мягкий, эластичный
	30/6	490	Опаловый	Клешни мягкие, карапакс мягкий
	14/7			Самка погибла
№ 2	28/4	410	То же	Палец правой клешни поврежден у основания. Панцирь мягкий, эластичный, клешни слегка прогибаются, наполнение слабое.
	4/5			Самка погибла
№ 3	27/5	???	–”–	Клешни очень твердые. Карапакс твердый эластичный. Неудачное взятие крови
	3/6	???	–”–	–”–
	16/6	410	Темно-розовый	Клешни твердые
	30/6	444	Розовый	Внутренняя сторона клешней мягкая

Опыты прекращены. Самка погибла в ноябре

У второй (травмированной) самки, перелинявшей за неделю до взятия крови и еще недостаточно окрепшей (мягкой) после линьки, содержание кальция в крови составило 410 мг/кг. Она погибла через несколько дней после взятия крови (см. табл. 2).

Третья самка через две недели после линьки уже пришла в нормальное состояние, имела “каменные” клешни и хорошее наполнение. Первые две попытки

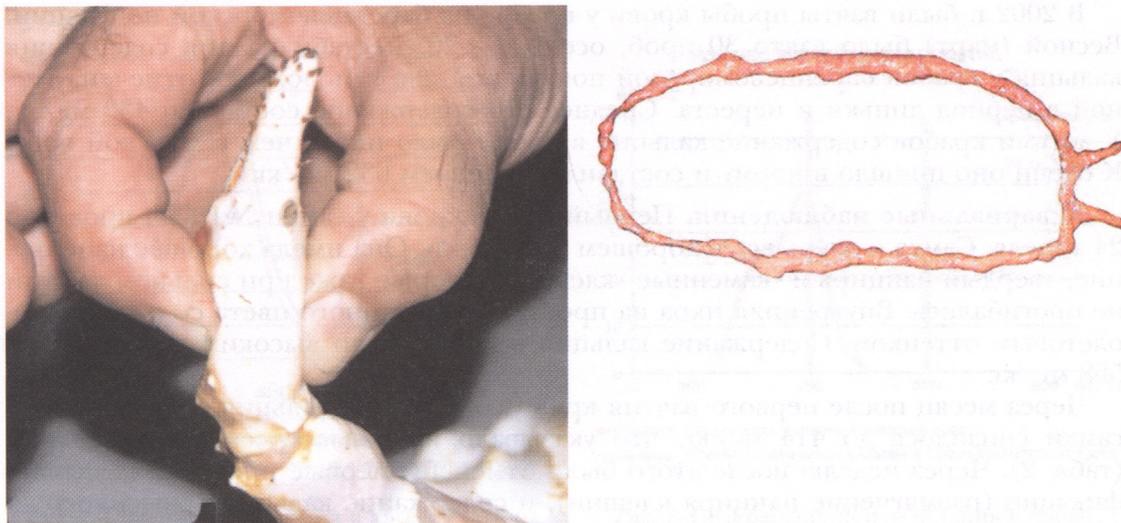


Рис. 6. Слева – клешня декальцифицированной самки; справа – яичник той же самки

(3 и 16 июня) взять кровь у этой самки оказались неудачными (засорение иглы шприца). После следующего взятия крови содержание кальция в крови равнялось 410 мг/кг, кровь имела ярко-розовую окраску, после третьего – содержание кальция повысилось до 444 мг/кг, и появились первые признаки декальцификации (размягчение клешни). Опыты были прекращены. При осмотре этой самки в сентябре она выглядела нормально. Имела неплохое наполнение, но клешни так и не приобрели достаточной твердости. Внутренняя икра на просвет выглядела темной. Самка погибла в ноябре при попытке перелинять через неполных семь месяцев после предыдущей линьки. Вскрытие показало, что яичник имел светло-бежевый цвет и находился на ранней стадии развития.

Таким образом, самки 1 и 3 погибли в результате преждевременной линьки.

Естественно, что наблюдения за самками в аквариальных условиях привели к попытке обнаружить аналогичные явления (декальцификацию и резорбцию икры) в естественной популяции. С этой целью в рейсовое задание было включено исследование яичников у всех подозрительных на преждевременную линьку самок.

Состояние репродуктивной системы у самок из Хайрюзовского района в 2000–2001 гг. Как показали многочисленные вскрытия, у яловых самок в любой из сезонов года можно обнаружить внутреннюю икру на самых разных стадиях развития. Любопытно, что и у впервые нерестящихся самок (мелкие самки без икры на плеоподах), по наблюдениям Е.В. Войдакова, документированным многочисленными фотографиями, в сентябре-октябре можно обнаружить яичники, как и у яловых самок, на самых разных стадиях развития, начиная от самой ранней до самой поздней.

В марте 2000 г. Д.М. Милютин, вскрывая самок на стадии “личинки выпущены” (ЛВ) из Колпаковского района, обнаружил, что яичники у большинства из них находились на ранней стадии развития (рис. 7, слева). В норме яичники самок на стадии ЛВ должны иметь зрелую, готовую к выпуску икру фиолетового цвета (рис. 7, справа). Фиолетовый цвет яичника обычно хорошо просматривается на просвет через покровы абдомена.

Самки на стадии ЛВ в марте 2000 г. составляли всего 5% от общего числа всех просмотренных самок.

Осенью того же года в Хайрюзовском районе самки на стадии ЛВ с резорбированной икрой составили 10%, и 12% пришлось на яловых самок (рис. 8, А).

В наших материалах за оба рассматриваемых года промысел шел на скоплениях самцов. Однако в начале промысловых работ при поиске скоплений самцов несколько порядков оказались выставленными в районе скопления самок. В 2000 г.

таких порядков было 7, все они располагались на глубинах менее 100 м. Уловы самок на ловушку составляли около 70% от общей численности. Только в одном порядке попались исключительно самки на стадии ЛВ, и только в одном порядке их не было совсем. В остальных пяти порядках присутствовали самки разных стадий в различном соотношении. Улов самок на ловушку в скоплениях самцов был единственным. Среди них преобладали самки на стадиях ЛВ, ИФ и яловые самки.

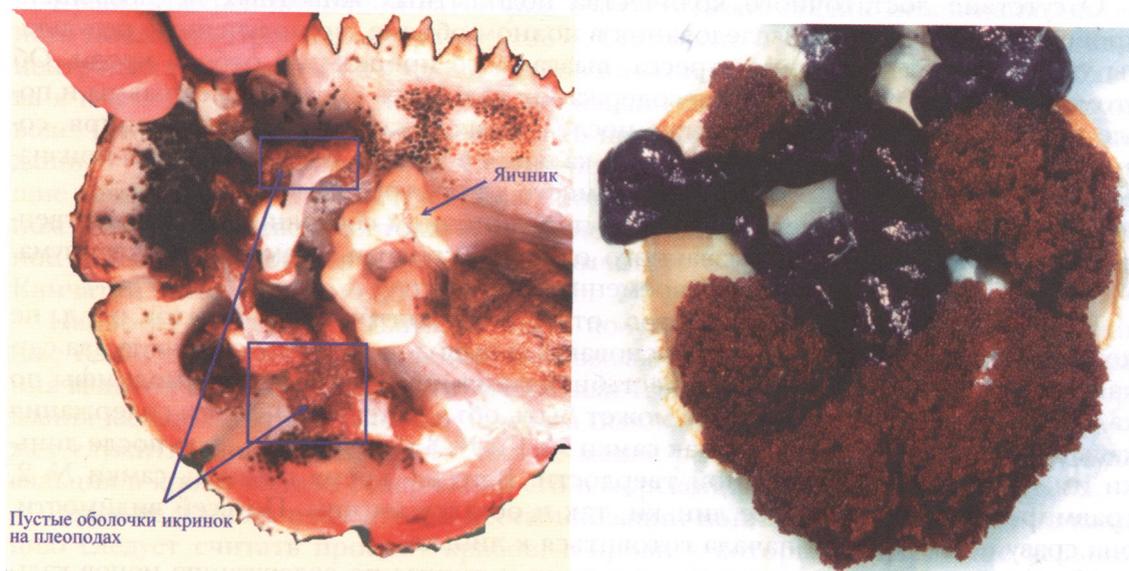


Рис 7. Слева abdomen самки на стадии личинки выпущены (ЛВ), справа abdomen самки на стадии икра бурая (ИБ)

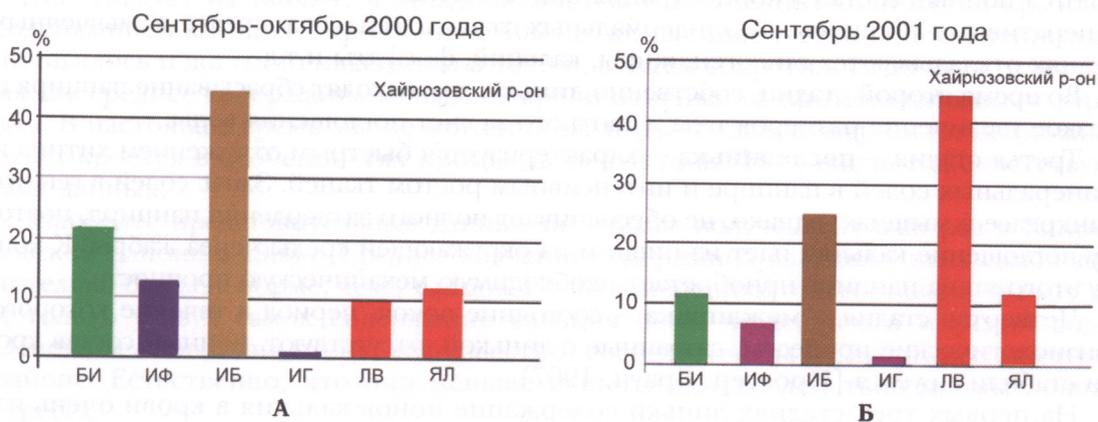


Рис. 8. Соотношение между самками с наружной икрой на разных стадиях развития. БИ – без икры, ИФ – икра фиолетовая, ИБ – икра бурая, ИГ – икра с глазками, ЛВ – личинки выпущены, Ял – яловые самки

Осенью 2001 г. в Хайрюзовском районе численность самок на стадии ЛВ с незрелыми яичниками составила 44% от численности всех самок. На яловых самок пришлось 12%, и 7% самок имели фиолетовую икру (см. рис. 8, Б).

В сентябре 2001 г. только два порядка оказались на скоплениях самок.

Одно скопление располагалось на глубине 42 м, другое – на глубине 100 м. В первом скоплении самки на стадии ЛВ и яловые встречались единично. Во втором порядке их было 32% от всех пойманных самок. На скоплениях самцов самки в порядках встречались единично и были представлены преимущественно молодыми неполовозрелыми самками. Таким образом, материалы этого года не дают оснований утверждать, что такое соотношение между самками разных стадий характерно для всей популяции.

В целом по материалам 2000 и 2001 г. выявляется тенденция к преобладанию самок на стадии ЛВ и яловых на большей глубине, по сравнению с самками на других стадиях.

Обсуждение результатов

Отсутствие достаточного количества подопытных животных не позволило провести аквариальные исследования в полном объеме, но полученные результаты указывают на состояние стресса, вызванного процедурой отбора крови. Об этом свидетельствуют снижение содержания кальция в крови после травмы и после первого отбора крови, а также последующая декальцификация панциря, сопровождающаяся повышением уровня кальция в крови, которые служат признаком предлиньки. Эти признаки имели место у всех трех самок (см. табл. 2).

Самка № 1, скорее всего, погибла в предлиночном состоянии от множественного стресса (дистресса), вызванного отбором крови и выемкой из аквариума. У самки № 3 произошла преждевременная линька.

Небольшое число экспериментов, отсутствие контрольных опытов и т.д. не позволяют сделать достаточно обоснованных выводов, и все же отмечено два случая преждевременной линьки и дестабилизация ионного состава гемолимфы по кальцию. Эта дестабилизация не может быть объяснена изменением содержания кальция в воде аквариума, так как самки № 1 и № 3 уже через неделю после линьки имели панцири нормальной твердости. В то же время панцирь самки № 2, травмированной в процессе линьки, так и остался мягким. По всей видимости, она сразу после травмы начала готовиться к линьке.

На постстрессовое состояние указывают и данные по содержанию ионов кальция в гемолимфе многих крабов, полученные в полевых условиях.

В линочном цикле крабов выделяют несколько стадий:

На первой стадии — **предлиньки**, деминерализуется и истончается панцирь, меняются ионный состав и концентрация ионов в крови и тканях, активизируются регенеративные процессы. В эпидермальных тканях, гепатопанкреасе и мышечных тканях откладываются гликоген, жиры, кальций, фосфаты и т.д.

Во время второй стадии, собственно **линьки**, происходят сбрасывание панциря и резкое увеличение размеров тела животного за счет поглощения воды.

Третья стадия — **послелинька** — характеризуется быстрым отложением хитина и минеральных солей в панцире и интенсивным ростом тканей. Запас солей в гепатопанкреасе и мышцах, однако, не обеспечивает полного затвердения панциря, поэтому поглощение кальция идет из пищи и из окружающей среды через жабры. К концу этого этапа панцирь приобретает необходимую механическую прочность.

Четвертая стадия — **межлинька** — состояние покоя, период в течение которого физиологические процессы, связанные с линькой, отсутствуют, ионный состав крови стабилизируется [Проссер, Браун, 1967].

На первых трех стадиях линьки содержание ионов кальция в крови очень изменчиво. На стадии предлиньки содержание кальция в крови постепенно повышается, на стадии после линьки резко снижается и снова повышается до нормы на стадии межлиньки [Glenn, 1968; Greenaway, 1985]. В природе и в надлежащих аквариальных условиях первые три стадии линьки взрослых камчатских крабов занимают около месяца.

Длительность межлиночной стадии у камчатского краба в южных районах около одиннадцати месяцев. В северных районах она увеличивается до двух или даже до трех лет [Виноградов, 1945; Галкин, 1963].

В практике промысловых исследований для определения давности линьки пользуются шкалой межлиночных категорий [Руководство ..., 1979], которая не вполне соответствует стадиям линочного цикла. К первой категории относят *только что перелинявших крабов с мягким панцирем. Крабы этой категории редко попадают в ловушки.*

Краб второй межлиночной категории имеет отвердевший панцирь, слабое водянистое мясо ("пустой краб"), чистый панцирь и белые коксы. Это стадия реабилитации и соответствует послелиночной стадии линочного цикла.

Третья межлиночная категория самая продолжительная и часто подразделяется по степени загрязнения панциря на третью раннюю, собственно третью и третью позднюю. На третьей межлиночной категории крабы имеют товарные качества.

Четвертая межлиночная категория соответствует стадии предлиньки линочного цикла. На этой стадии краб готовится к следующей линьке и постепенно теряет товарные качества.

Крабы третьей линочной категории соответствуют стадии межлиньки линочного цикла, по Проссеру и Брауну [1967]. Следовало ожидать, что величина концентрации ионов кальция в крови крабов на этой стадии должна была быть близка к норме и, кроме того, значение ее должно было быть выше, чем в морской воде. Однако такая ситуация имела место первый раз в 1996 г. К сожалению, эти данные основываются всего на 13 измерениях (см. табл. 1). Тем не менее хорошие товарные качества крабов в этом промысловом сезоне говорят о их нормальном физиологическом состоянии в период исследований. Второй раз нормальное содержание кальция в популяции камчатского краба у западного побережья Камчатки было отмечено 2001 г. (см. табл. 1).

Наиболее представительные данные, полученные в 1998–2000 гг. и основанные на большом числе измерений, показывают, что средняя величина содержания кальция в крови у крабов не превышала 420 мг/кг (см. табл. 1). Норма содержания кальция в крови выбрана нами на основании литературных данных и может служить лишь ориентиром. Тем не менее расположение моды содержания кальция в крови вблизи содержания его в морской воде говорит само за себя.

Более надежным показателем дестабилизации ионного состава крови по кальцию следует считать процент крабов, в крови у которых содержание кальция ниже, чем в морской воде. Больше всего таких крабов было в 1995 и 1999 гг. (см. табл. 1). Поскольку исследованные крабы принадлежали к третьей межлиночной категории, то единственным объяснением низкого уровня кальция в период межлиньки является стрессовое состояние крабов, побывавших в орудиях лова.

Как следует из табл. 1, в западнокамчатской популяции количество крабов с содержанием кальция в крови ниже 400 мг/кг, начиная с 1996 г., постепенно увеличивалось и достигло максимума в 1999 г., а затем сократилось до нуля, в то время как среднее содержание кальция в крови изменялось противоположным образом. В настоящее время мы не можем объяснить эту закономерность. Возможно, ответ кроется в особенностях промысла за эти годы. Но у нас нет соответствующих данных.

Наиболее представительные данные по самкам получены только раз в Хайрюзовском районе в 1998 г. Среднее значение содержания кальция у этих самок значительно ближе к норме, чем у самцов. По 18 измерениям оно составило 462 мг/кг, и только у двух самок содержание кальция было ниже, чем в морской воде. Основные скопления самок, как известно, сосредоточены в Северном запретном районе. Естественно, что они меньше испытывают воздействие промыслового стресса.

Как мы видели, состояние сильного стресса, которое испытали самки в наших опытах, привело их к гибели в процессе преждевременной линьки. В.С. Левин (2001) со ссылкой на работу зарубежных авторов [Carls, O'Clair, 1990] указывает, что связанная с пребыванием на холоде смертность камчатского краба наблюдалась через 16–128 сут. и была обычно связана с линькой. По всей видимости, это тоже была преждевременная линька, закончившаяся смертью в результате сильного стресса (дистресса).

Эффект преждевременной линьки у ракообразных достаточно хорошо известен специалистам. Аутотомия конечностей и любая другая травма сокращают межлиночный период, т.к. из-за наличия крепкого минерализованного панциря регенерация у ракообразных возможна только во время линьки [Wheatly, Hart, 1994].

В качестве одного из сильнейших факторов, запускающих преждевременную линьку, выступает и стресс, вызванный резкими изменениями в условиях среды [Chang Ernest, 1995; Eshky et al., 1995]. Раководам известно, что речные раки, ис-

пытавшие стресс после пересадки их из одного бассейна в другой незадолго до естественной линьки, линяют раньше срока (личное сообщение Е.Н. Александровой).

Лучше всего изучен эффект преждевременной линьки в опытах с удалением глазных стебельков (УГС), в которых размещается комплекс Х-орган-синусная железа. Данный комплекс выделяет и накапливает гормоны (экдистероны), ингибирующие линьку. Удаление этого комплекса приводит к преждевременной линьке. Гормон синусных желез, кроме того, ингибирует линьку самок ракообразных, несущих икру на плеоподах, до тех пор, пока не вылупилась молодь. Удаление глазных стебельков у таких самок приводит к сбрасыванию панциря вместе с икрой [Проссер, Браун, 1967].

В результате воздействия перечисленных факторов длительность межлиночного периода у всех изученных ракообразных сильно сокращается (на 50–60%). Во многих случаях самцы при этом остаются в той же размерной категории. Например, у особей *Libinia emarginata* после удаления глазных стебельков продолжительность межлиночного интервала сократилась с 78 до 20 сут. Все особи после УГС перелиняли в молодь, а контрольные – во взрослых [Takas et al., 1994].

На основании вышеизложенного мы полагаем, что преждевременная линька, вызванная промысловым стрессом, широко распространена и в популяциях камчатского краба. Аналогичные явления в баренцевоморской популяции камчатских крабов не обнаружены.

В нашем понимании “аномальная” зимняя линька крабов в Хайрюзовском районе тождественна преждевременной линьке, вызванной стрессом. Изменение линичного цикла крабов показано на рис. 9. Мы не располагаем данными о продолжительности межлиньки у крабов в популяции, испытывавшей промысловый стресс. Поэтому при построении схемы продолжительность межлиночного периода у преждевременно перелинявших крабов условно принята за 6–7 месяцев. Схема, показанная на рис. 9, поясняет каким образом могло возникнуть представление о естественности зимней линьки в западнокамчатской популяции краба. Если, допустим, краб испытал стресс в августе, то преждевременная линька произойдет в феврале, если в апреле, то он перелиняет в октябре. В результате линяющие крабы будут попадаться с февраля по октябрь. Но, скорее всего, преждевременная линька, как и смертность в опытах Carls и O’Clair [1990], может происходить в зависимости от силы стресса раньше или позже интервала, взятого нами при построении схемы (см. рис. 9).



Рис. 9. Изменение линичного цикла в свете гипотезы преждевременной линьки

Возможные последствия преждевременной линьки. Линька является очень ответственным моментом на всех стадиях жизненного цикла ракообразных. Линька обеспечивает изменение формы и увеличение размеров тела ракообразных, которые, как и другие членистоногие, обладают жестким минерализованным, кутикулярным панцирем. Линяющие крабы совершенно беспомощны и становятся легкой добычей хищников. Поэтому жизненные циклы ракообразных должны быть приспособлены к тому, чтобы процессы линьки происходили в наиболее благоприятных условиях, обеспечивающих жизнеспособность популяции.

Линька и кормовые миграции крабов сопряжены по времени с увеличением биомассы кормового бентоса. Выклев личинок и последующий рост, сопровождающийся несколькими линьками, должны быть синхронизированы по времени с обилием планктона, которым они питаются.

Сокращение длительности межлиночного периода в результате преждевременной линьки, приводит к смещению сроков линьки. В этом мы видим основную причину зимней линьки и нереста крабов. Последствия этого более или менее ясны. Такие крабы линяют и нерестятся за пределами традиционных районов линьки и нереста и в другое время. По всей видимости, воздействием промышленного стресса можно объяснить и наличие в популяции самок на стадии ЛВ с яичниками на ранней стадии развития, отмеченное в 2000–2001 гг.

Преждевременно перелинявшие крабы, оказавшись в неподходящих для послелиночной реабилитации условиях, фактически не защищены от хищников. Л. Е. Румянцев [1945] приводит сведения о массовом откорме трески перелинявшими крабами во время естественной зимней линьки в Озерновском районе.

Преждевременная линька самок приводит к потере икры и личинок. При этом внутренняя икра резорбируется, и самка может спариваться только через год. В этом, быть может, и заключается одна из основных причин увеличения численности яловых самок.

Считается, что основной причиной яловости самок является промышленное изъятие крупных самцов [Родин и др., 1996; Tyler, Kruse, 1996], что вполне возможно, однако, неясно, почему снижение численности крупных самцов в районах нереста не компенсируется рекрутами и более мелкими крабами. Половозрелыми самцы камчатского краба становятся при ширине карапакса от 80 мм. А самцы с размерами 130–150 мм уже активно участвуют в спаривании.

Л.С. Золотухина и Г.В. Новомодный осенью 1999 г. обнаружили множество самок на стадии личинки в северо-западной части Татарского пролива, что, по их мнению, свидетельствует о массовом осеннем выклеве личинок и нересте камчатского краба. На это, по их мнению, указывал и большой процент самок с фиолетовой икрой. Однако они не приводят сведений о состоянии яичников этих самок. Кроме того, наличие в популяции самок с фиолетовой икрой еще не свидетельствует об осеннем нересте. Он мог произойти значительно раньше. Из диаграммы, которую авторы приводят в своей работе, следует, что в это же время в популяции в большом количестве присутствовали яловые самки. Мы полагаем, что ситуация, описанная авторами, имеет много общего с той, которая сложилась в 2000–2001 гг. в Хайрюзовском районе.

Ясно, что самки на стадии ЛВ с незрелыми яичниками не будут принимать участия в нересте и останутся яловыми, по крайней мере, до следующего сезона размножения. Все эти самки, как и преждевременно перелинявшие самцы, выпадают из общего репродуктивного ритма популяции. Что будет с ними в дальнейшем — неясно. В свете этих данных осенне-зимний нерест камчатских крабов представляется крайне сомнительным.

Несвоевременный выпуск личинок по причине преждевременной линьки приводит к тому, что они не смогут найти пищи, если развитие планктона не началось или закончилось. Кроме того, они могут быть занесены в районы, не благоприятные для оседания. Личинки, осевшие здесь, не найдут подходящей пищи и укрытий. Эти соображения были высказаны Тайлером и Крусом в качестве одной из гипотез при обсуждении причин катастрофически резкого снижения численности бристольской популяции камчатского краба [Tyler, Kruse, 1996].

Если отечественный крабовый промысел полностью перешел на использование ловушек в 1975 г., то американский – значительно раньше. Весьма возможно, что одной из главных причин депрессии бристольской популяции стала преждевременная линька.

Обычно самки линяют во время спаривания под охраной самцов. При преждевременной линьке они совершенно незащитны перед хищниками и своими же “товарками”. На стадии предлинки, которая длится около двух недель, самки выделяют половые гормоны, привлекающие самцов. Но эти же гормоны привлекают к линяющим самкам других самок, которые, по наблюдениям в аквариальных условиях, активно нападают на линяющих самок и, если их не рассадить, дело доходит до каннибализма. Явление каннибализма в период линьки свойственно многим ракообразным и хорошо известно.

Последствия дистресса совсем не изучены. Как показали вышеописанные наблюдения за самками в аквариальных условиях, он может быть причиной появления в популяции декальцифицированных особей и повышенной смертности. Декальцифицированные особи в большой степени подвержены промысловому травматизму и становятся легкой добычей хищников и других крабов.

Не исключена возможность того, что преждевременная линька маломерных самцов оставляет их в размерной категории, предшествующей линьке.

К сожалению, воздействие рассмотренных нами факторов на промысловые популяции крабов фактически не изучено.

Рассмотренные нами факторы наряду с промысловым прессом могут сыграть фатальную роль в судьбе западнокамчатской популяции.

Авторы выражают признательность сотрудникам лаборатории прибрежных исследований Е.В. Войдакову, А. В. Вагину, В.Е. Полонскому и Д.М. Милютину, принимавшим участие в сборе материала и предоставившим первичные данные. Считаю своим долгом поблагодарить Б.Г. Иванова за ценные замечания, сделанные им в процессе рецензирования данной статьи.

Литература

- Проссер Л., Браун Ф. 1967. Сравнительная физиология животных. М.: Мир. 766 с.
- Руководство по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей. 1979 / В.Е. Родин, А.Г. Слизкин, В.И. Мясоедов, В.Н. Барсуков, В.В. Мирошников, К.А. Згуровский, К.А. Карнарская, В.Я. Федосеев. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 59 с.
- Румянцев Л. Е. 1945. Годичный цикл жизни и миграции краба в северной части западнокамчатского шельфа // Известия ТИНРО. Т. 19. С. 3–54.
- Слизкин А., Сафронов С. 2000. Промысловые крабы прикамчатских вод. Изд-во Северная Пацифика. 180 с.
- Чекунова В.И. 1969. Границы миграционных районов камчатского краба у западного побережья Камчатки // Труды ВНИРО. Т. 65. С. 345–352.
- Eshky A.A., Atkinson R. J. A., Taylor A.C. 1995. Physiological ecology of crabs from Saudi Arabian mangrove. // Mar. Ecol. Progr. Ser. 126, № 1–3. P. 83–95.
- Chang Ernest S. 1995. Physiological and biochemical changes during the molt cycle in decapod crustaceans: An overview // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 193, № 1–2. P. 1–14.
- Glimm J.P. 1968. Studies on the ionic, protein and phosphate changes associated with the molt cycle of *Homarus vulgaris* // Comp. Biochem. Physiol. Vol. 26. P. 937–946.
- Greenaway P. 1985. Calcium balance and molting in the Crustacea // Biol. Rev. 60. P. 425–454.
- Takac P., Laufer H., Ahl J., Liu L., Rotllant G. 1994. The effect of eyestalk removal on methyl farnesoate levels in the juvenile female spider crab *Libinia emarginata* // Abstr. ASZ Annu. Meet., (Chicago, Ill.), 1994. Amer. № 4. 34, № 5. P. 81.
- Tyler A.V.A., Kruse G.H. 1996. Process modeling and red king crab year-class strength in the Bristol Bay region of the Bering Sea // Pices Press, July 1996, (Published semi-annually). Vol. 4. № 2. P. 1–10.
- Sederhail K. and Smith V.J. 1983. Separation of the haemocyte Population of *Carcinus maeans* and other marine decapods, and prophenoloxidase distribution // Developmental and comparative immunology. Vol. 7. P. 229–239.
- Wheatly M.G., Hart M.K. 1994. Hemolymph ecdysone and electrolytes during the molting cycle of crayfish: A comparison of natural molts with those induced by eyestalk removal (ER) or multiple limb autotomy (MLA) // Abstr. ASZ Annu. Meet., (Chicago Ill), Amer. Zool. 34, № 5. P. 29.