

УДК 591.9:595.384

ПЛОДОВИТОСТЬ КРАБА-СТРИГУНА *CHIONOECETES OPILIO* В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

© 2008 г. А.Н. Карасев

Магаданский научно-исследовательский институт рыбного
хозяйства и океанографии, Магадан 685000

Поступила в редакцию 26.07.2007 г.

Окончательный вариант получен 04.10.2007 г.

Рассмотрены индивидуальная абсолютная и относительная плодовитости, зависимость абсолютной плодовитости от ширины карапакса и массы самок краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788), собранных на трех участках северной части Охотского моря из уловов ловушек. Относительная популяционная плодовитость краба-стригуна на северо-западном участке составляла 29,2, центральном – 53,0, северо-восточном – 56,5 тыс. икринок. Получены первые данные о том, что самки за жизненный цикл дают нормально развитое потомство до трех раз. Количество яиц в первой кладке составляло 85,2%, в третьей – 92,0% от количества яиц во второй кладке у одноразмерных самок. Полученные данные указывают на 2-летний репродуктивный цикл и 6-летний период жизни самок после полового созревания (терминальной линьки).

В северной части Охотского моря широко осваиваются промыслом запасы краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* (Fabricius). Его вылов резко возрос в 1995 г., составив 5,8 тыс. т, и в последующие годы постепенно повышался. Максимального значения официальный вылов краба достиг в 2005 г., было добыто 12,2 тыс. т. Вследствие усиливающегося с каждым годом браконьерского лова фактический вылов этого объекта в настоящее время значительно превышает уровень общего допустимого улова (ОДУ) и не поддается точному учету. При изучении динамики промысловых запасов и особенно влияния пресса промысла на репродуктивный потенциал популяции оценки плодовитости дают важную информацию о состоянии популяции.

Настоящая работа посвящена определению индивидуальной абсолютной и относительной плодовитости краба-стригуна северной части Охотского моря, установлению характера зависимости количества икринок в кладке и их диаметра от размеров самок, оценке абсолютной плодовитости самок при первом и последующем икрометании. По данной теме в литературе имеется ряд работ (Первеева, 1996, 2002; Исупов, 2001; Haynes et al., 1976; Watson, 1970; Elner, Gass, 1984; Davidson et al., 1985; Sainte Marie, 1993), однако по плодовитости краба-стригуна опилио северной части Охотского моря такие данные отсутствуют.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили сборы икры от 688 самок краба-стригуна опилио, собранные из уловов промысловых крабовых ловушек в

северной части Охотского моря от $55^{\circ}37'$ до $58^{\circ}12'$ с.ш. между $142^{\circ}00'$ и $152^{\circ}56'$ в.д. в июне-декабре в период с 1992 по 2005 гг. (рис. 1). Одну пробу взяли из улова креветочного трала, выбранного в горле зал. Шелихова в 2002 г. Краткая характеристика собранного материала представлена в таблице 1.

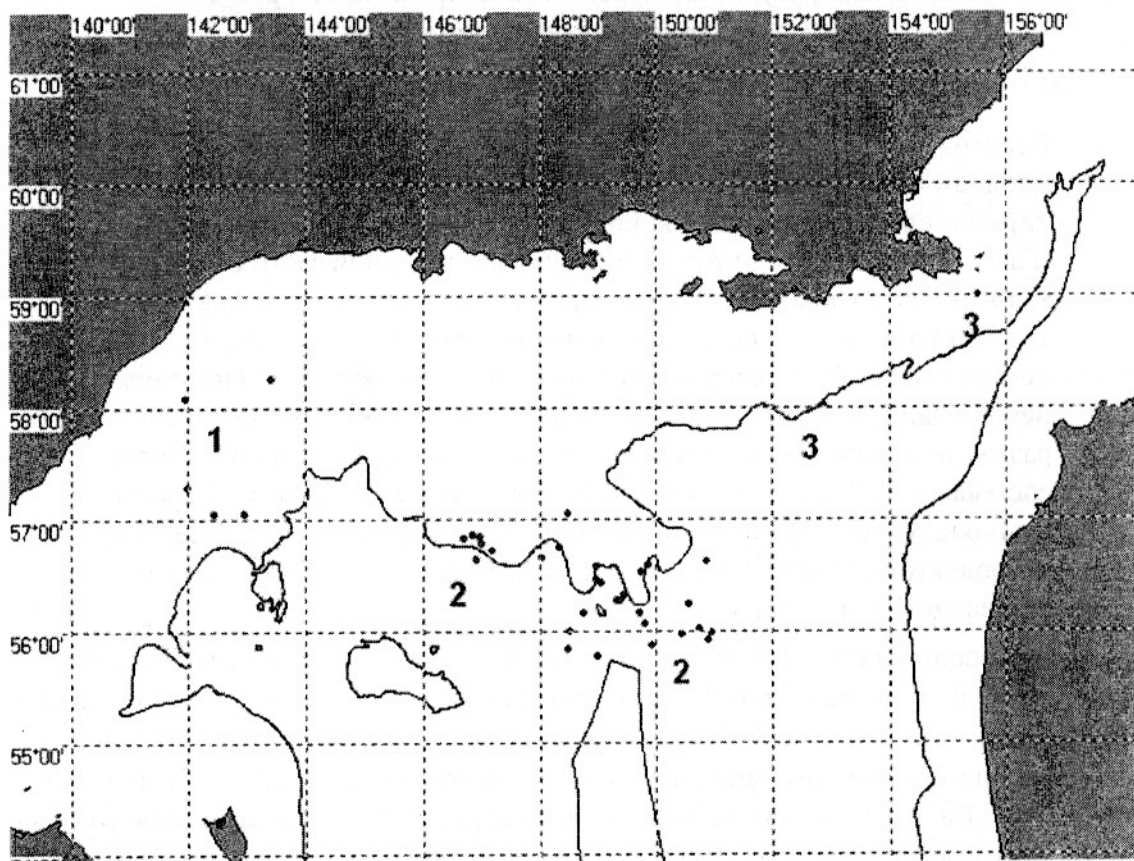


Рис. 1. Точки отбора проб на плодовитость краба-стригуна в северной части Охотского моря: 1 – северо-западный, 2 – центральный, 3 – северо-восточный участки. Линией отмечены изобата 200 м и внешняя граница экономической зоны России.

Fig. 1. Locations of sampling for determination of fecundity of female *C. opilio* in areas of the northern Sea of Okhotsk: 1 – northwestern, 2 – central, 3 – northeastern areas. Solid line is a depth of 200 meters and outer boundary of Russian economical zone.

Отбор самок из уловов и их биологический анализ проводили согласно общепринятой методике (Родин и др., 1979). В ранних сборах (1992-2001 гг.) у самок штангенциркулем измеряли размер (ширину карапакса) с точностью до 1 мм, в более поздних сборах (2002-2005 гг.) определяли ширину карапакса и ширину абдомена с точностью до 0,1 мм. Наружная икра вместе с плеоподами была отобрана от самок размером 47-87 мм. В общем количестве материала пробы с оранжевой икрой без «глазков» составили 98,4% (678 экз., из них с небольшим количеством черной икры с «глазком» – 2 экз.), с оранжевой икрой и маленькими «глазками» – 0,7% (5 экз.), с икрой коричневого (темно-оранжевого) и темно-серого цвета и крупными «глазками» – 0,9% (6 экз.). Взвешивание самок в морских условиях на промысловых судах

проводили, как было установлено в процессе обработки и обобщения материала, с большой погрешностью (до 50 г и более). В последние годы удалось произвести более точные взвешивания на весах с демпферным устройством, которые позволили установить, что масса самок с икрой укладывается в достаточно узкий диапазон от 50 до 250 г. Однако не на всех судах были применены морские весы, которые при волнении моря могли обеспечить высокую точность взвешиваний, например, до 2-5 г. Кроме того, часто массу определяли при отсутствии одной и более конечностей. По имеющимся данным, травмированность икроносных самок составляет 84% (N=152 экз.), причем травмы 2-3 ног имелись у половины из них. По этой причине для расчетов индивидуальной относительной плодовитости использовали результаты отдельного взвешивания, проводившегося в ноябре-декабре 2005 г. Массу 22 самок с наружной оранжевой икрой, размером от 47,6 до 86,7 мм, без травм определяли на морских весах с точностью до 2 г. Уравнение, описывавшее связь ширины карапакса самок с их массой, имело следующий вид:

$$W=0,0032 CW^{2,473} (R=0,992),$$

где W – масса (г), CW – ширина карапакса самки (мм). В последующем было установлено, что данное уравнение позволяет рассчитывать массу самки с погрешностью до 4%.

Таблица 1. Районы работ и объем материала по плодовитости краба-стригуна опилио в северной части Охотского моря.

Table 1. Position, depth of samples and the number of sampled females of *C. opilio* in the northern part of the Sea of Okhotsk.

Год	Участок	Координаты	Глубина, м	Кол-во экз.	Колебания ширины карапакса, мм
1992	Северо-западный	57°00'-58°12' с.ш., 142°00'-143°26' в.д.	118-174	68	47-79
1995-2005	Центральный	55°37'-57°00' с.ш., 146°42'-151°00' в.д.	169-320	546	52-87
2001	Северо-восточный	57°58' с.ш., 152°53'-152°56' в.д.	244-279	74	59-83
2002	Горло залива Шелихова	58°57' с.ш., 155°32' в.д.	106	1	47,6

В последние годы у самок, отбираемых на плодовитость, определяли стадию линочного цикла. Особи имели третью стадию, которая подразделялась на раннюю (3-0 подстадию), среднюю (3-1) и позднюю (3-2), и четвертую стадию так же, как у самцов (Карасев, 2004; Михайлов и др., 2003). Признаки, на основании которых самки распределялись по стадиям линочного цикла, приведены в таблице 2. Среди самок стадии 3-1 интуитивно отмечали особей с большим и меньшим количеством темных пятен на мерусах. Фактически эти стадии являются фазами постепенного старения панциря (особи) после терминальной линьки. Нами

было проанализировано самок третьей стадии 315, четвертой – 1 экз. Все определения состояния панциря проводились на промысловых судах на акватории центрального участка северной части Охотского моря одним оператором (автором).

Таблица 2. Внешние признаки половозрелых самок краба-стригуна опилио (состояние панциря), использовавшиеся при определении стадий личиночного цикла.

Table 2. Carapace features of *C. opilio* mature females used for staging of their molting condition.

Стадия личиночного цикла	Твердость карапакса и переиопод	Степень покрытия карапакса эпифауной (Bryozoa, Spirorbis sp., Balanus sp.)	Панцирь нижней стороны тела	Нижняя сторона переиопод			Сегменты абдомена	
				Коричневые царапины	Бурые пятна	Темные пятна на мерусах от сдавливания клешнями самцов*	Коричневые царапины	Бурые пятна
3-0 (ранняя)	твердые	нет - незначительное	новый, бледно-розового цвета	нет	нет	нет	нет	нет
3-1 (средняя)	твердые	нет - умеренное	однородно-желтый	есть	нет, есть (единичные)	нет, есть (коричневые и (или) черные)	нет, есть	нет
3-2 (поздняя)	твердые	нет, умеренное, сплошное	темно-желтый	есть	есть (на всем панцире)	есть (черные)	есть	нет, есть
4	мягкие	нет, умеренное, сплошное	темно-желтый, коричневый	есть	есть	есть (черные)	есть	есть

Примечание: * – коричневые и черные пятна, глубокие раны на мерусах 2-4 пар переиопод возникают вследствие травмирования хитиновых покровов клешнями самцов при многократных спариваниях и последующего бактериального заражения.

Note: * – brown and black spots, scars on merus of 2-4 pereopods occur along of shell injuries by male chelae at multiple mating and subsequent bacterial infection.

Для фиксации проб икры использовали различные фиксаторы – 5% формалин, 96% спирт и насыщенный раствор хлорида натрия, в одном случае пробы замораживали. В лабораторных условиях пробы икры освобождали от плеопод. Количество икринок в кладке, или индивидуальную абсолютную плодовитость (ИАП), определяли весовым методом (Иоганзен, 1955; Анохина, 1969; Спановская, Григораш, 1976), который заключался в подсчитывании числа икринок в небольшой навеске, с последующим пересчетом на массу яйцекладки. Величина навески икры составляла 50-120 мг (обычно это соответствовало 300-700 икринкам). Массу кладки взвешивали с точностью до 1 мг, навеску – до 0,1 мг. У 140 самок из центрального участка северной части Охотского моря определяли размеры икринок под микроскопом МБС-9 при 32-кратном увеличении с помощью окуляр-микрометра (с точностью до 0,01 мм). Случайным образом отбирали 8-9 икринок из каждой пробы и измеряли диаметр в продольном (длину) и поперечном направлении (собственно диаметр). Для этих работ использовали спиртовые и замороженные пробы.

Индивидуальную относительную плодовитость (ИОП) краба-стригуна рассчитывали по формуле, приведенной в работе С.И. Агафонкина (1982) по колючему крабу:

$$r_o = \frac{r}{Q}$$

где r_o – ИОП; r – ИАП, тыс. шт.; Q – общая (живая) масса самки, г.

При оценке и сравнении абсолютной плодовитости самок, обитающих в разных частях северной части Охотского моря, оперировали понятием относительной популяционной плодовитости (ОПП), под которой понимали среднюю абсолютную плодовитость самок разного размера, вычисленную по относительной численности каждого размерного класса в пересчете на одну «среднюю» самку (Никольский, 1974). Расчет ОПП проводили по формуле, предложенной В.Н. Иванковым (1974):

$$\bar{E} = \frac{\sum_{i=1}^n E_i N_i}{100}$$

где \bar{E} – относительная популяционная плодовитость, E_i – абсолютная плодовитость i -той размерной группы самок, N_i – доля самок в этой группе (%), $i = 1, n$ – соответственно первая и последняя размерные группы.

В этих расчетах использовали соотношения размерных групп самок с оранжевой икрой в уловах трубачеловных ловушек с ячейей дели 20x20 мм и экспериментальных крабовых ловушек, обтянутых делью с размером ячеек 30x30 мм. На акватории северо-западного участка было измерено 161, центрального – 134, северо-восточного – 1 271 экз. самок.

Для сравнения репродуктивных возможностей североохотоморского краба-стригуна опилио с опубликованными данными, касающимися других популяций краба-стригуна дальневосточного региона, получали К-г коэффициенты и рассчитывали репродуктивное усилие, которые в применении к ракообразным были рекомендованы Н.Н. Хмелевой (1988). К-г коэффициент рассчитывали как отношение абсолютной плодовитости к массе одного яйца (в мг), репродуктивное усилие – как отношение массы яйцекладки к массе самки после удаления наружной икры. Все полученные данные обрабатывали с помощью программы *MS Excel* и согласно общепринятым методикам (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

ИАП краба-стригуна опилио северной части Охотского моря колебалась в широком диапазоне – от 5,84 до 132,68 тыс. икринок. Средние величины ИАП по собранным из разных участков проб составили: в северо-западном районе – 37,16, центральном – 60,53, северо-восточном – 66,97 тыс. икринок (табл. 3). Наибольшая ИАП (132,68 тыс. икринок) была отмечена у самки размером 82 мм, пойманной в центральной части исследованного района,

наименьшие величины – 5,84 и 6,34 тыс. икринок – у самок из северо-западного участка размером 59 и 49 мм, соответственно.

Выявлены достоверные различия между средними значениями ИАП краба-стригуна в пробах трех исследованных нами участков для всех сравниваемых пар ($t_{\text{факт}}=3,56-11,77$, $t_{\text{табл}}=3,03$ при $p=0,001$). Сравнение дисперсий с помощью критерия Фишера и эмпирических частот распределения ИАП с помощью критерия Пирсона также подтвердило наличие достоверных различий между этими выборками ($F_{\text{факт}}=1,45-2,34$, $F_{\text{табл}}=1,35-1,38$, $p=0,05$; $\chi^2_{\text{факт}}=141,9-310,2$, $\chi^2_{\text{табл}}=29,59-31,26$ при $p=0,001$).

Относительная популяционная плодовитость по участкам составила: в северо-западном – 29,2, в центральном – 53,0, в северо-восточном – 56,5 тыс. икринок.

Таблица 3. Масса яйцекладки и абсолютная плодовитость краба-стригуна опилио согласно пробам, собранным на трех участках северной части Охотского моря.

Table 3. Weight of batch of eggs and absolute fecundity of *C. opilio* according to samples collected in three different areas of the northern Sea of Okhotsk.

Участок	N. экз.	Ширина карапакса, мм		Средняя масса тела, г	Масса икры, г		ИАП по собранным пробам, тыс. икринок	
		колебания	средняя ± ошибка		колебания	средняя ± ошибка	колебания	средняя ± ошибка
Северо-западный	68	47-79	61,9±0,9	88	-	-	5,84-90,82	37,16±1,98
Центральный	546	52-87	72,0±0,3	128	1,8-24,3	9,7±0,2	10,54-132,68	60,53±0,89
Северо-восточный	74	59-83	72,8±0,6	130	6,9-20,7	14,1±0,4	35,00-96,79	66,97±1,58

С увеличением размеров самок в выборках ИАП возрастала, а у наиболее крупных самок размером более 85 мм снижалась (рис. 2). Средние величины ИАП в размерных классах 80,0-84,9 и 85,0-89,9 мм, где проявляется падение плодовитости, высоко достоверны, а их разница достоверна с вероятностью 0,95 ($t_{\text{факт}}=2,49$, $t_{\text{табл}}=1,99$, $p=0,05$). При одних и тех же размерах средняя ИАП была выше у самок из северо-восточного участка, самая низкая плодовитость отмечена у самок, обитавших в северо-западной части Охотского моря. Указанные различия были признаны статистически достоверными во всех размерных классах между 55 и 75 мм по ширине карапакса ($t_{\text{факт}}=2,29-5,72$, $t_{\text{табл}}=1,99$ 2,06 при $p=0,05$).

Коэффициенты корреляции абсолютной плодовитости с шириной карапакса по разным участкам составили 0,70-0,75, для обобщенных данных – 0,74. Все коэффициенты достоверны ($t_{\text{факт}}=11,7-31,8$, $t_{\text{табл}}<3,46$ при $p=0,001$).

Зависимость ИАП (F, тыс. икринок) от ширины карапакса (CW, мм) и массы тела (W, г) одинаково хорошо описывается как уравнением линейной, так и степенной регрессии (рис. 3). В обоих видах регрессии достоверность аппроксимации первой зависимости (F-CW) составляла 0,541-0,547, второй (F-W) – 0,541. Для каждого

из исследованных участков были получены уравнения линейной и степенной зависимостей ИАП от ширины карапакса и массы. Достоверность аппроксимации связи ИАП с шириной карапакса и массой тела составила при линейной зависимости 0,483-0,565, при степенной – 0,391-0,582 (табл. 4).

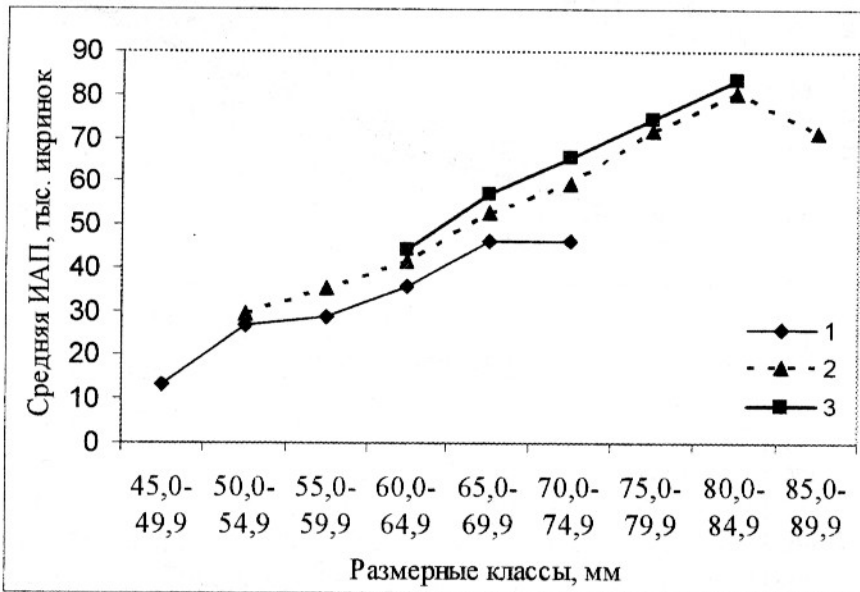


Рис. 2. Эмпирические кривые зависимости ИАП краба-стригуна опилию северной части Охотского моря от ширины карапакса (мм): 1 – северо-западный, 2 – центральный, 3 – северо-восточный участки.

Fig. 2. Relationship between average number of eggs (thousand eggs) and carapace width (mm) of females *C. opilio* arranged in 5 mm size groups: 1 – northwestern, 2 – central, 3 – northeastern areas of the northern Sea of Okhotsk.

Таблица 4. Линейные и степенные уравнения зависимости ИАП (F, тыс. икринок) от ширины карапакса (CW, мм) и массы (W, г) для самок краба-стригуна опилию трех участков, расположенных в северной части Охотского моря.

Table 4. Linear and power regressions of fecundity (F, thousand eggs per brood) on carapace width (CW, mm) and body weight (W, g) for females of *C. opilio* from three areas of the northern Sea of Okhotsk.

Участки	Уравнения F-CW	Достоверность аппроксимации R ²	Уравнения F-W	Достоверность аппроксимации R ²
Северо-западный	F = 1,6100 CW – 62,445	0,501	F = 0,4688 W – 4,2213	0,523
	F = 0,0006 CW ^{2,6474}	0,391	F = 0,2888 W ^{1,0705}	0,391
Центральный	F = 1,8077 CW – 69,668	0,488	F = 0,4278 W + 5,6444	0,483
	F = 0,0039 CW ^{2,2427}	0,484	F = 0,7200 W ^{0,9069}	0,484
Северо-восточный	F = 1,9125 CW – 72,226	0,565	F = 0,4464 W + 8,9127	0,565
	F = 0,0054 CW ^{2,1950}	0,582	F = 0,8836 W ^{0,8876}	0,582
Северная часть Охотского моря	F = 1,8750 CW – 74,3890	0,547	F = 0,4532 W + 2,4708	0,541
	F = 0,0015 CW ^{2,4756}	0,541	F = 0,4559 W ^{1,0011}	0,541

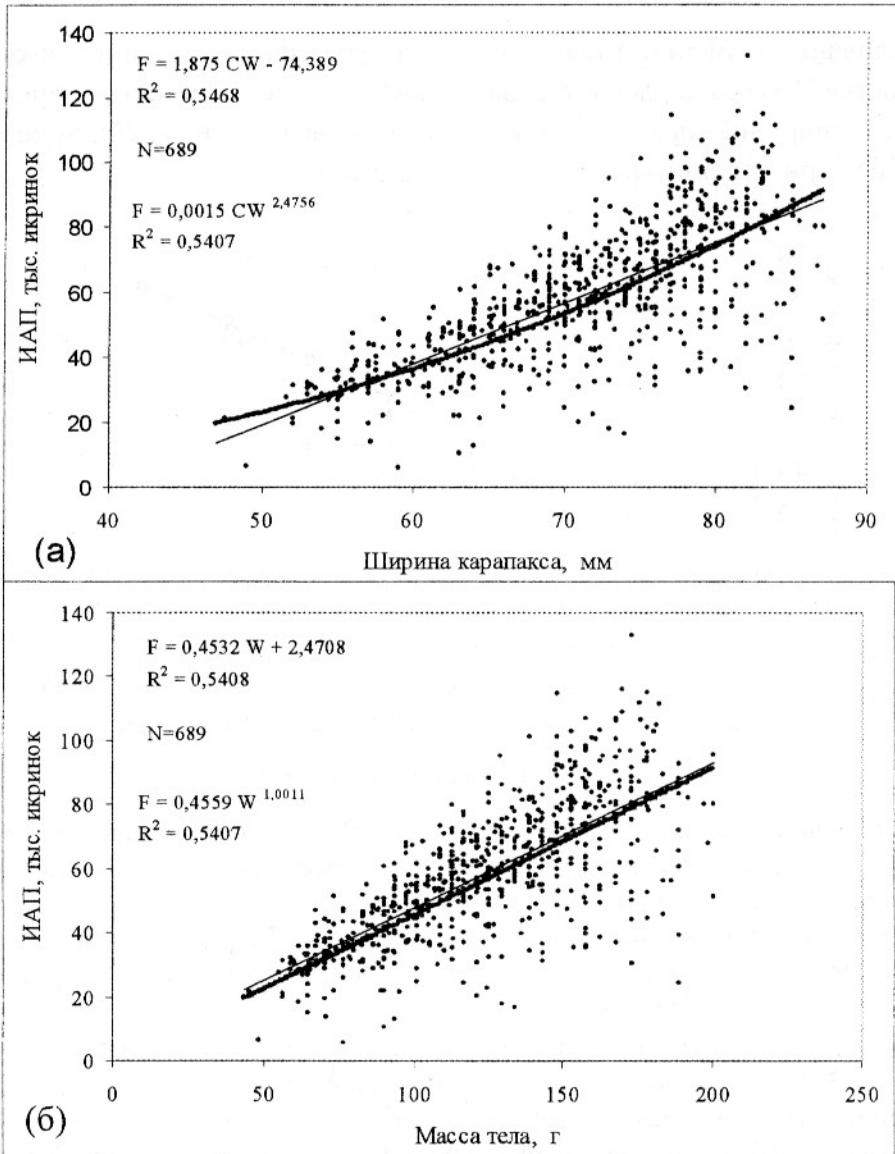


Рис. 3. Зависимость индивидуальной абсолютной плодовитости (тыс. икринок) краба-стригуна опилио северной части Охотского моря от ширины карапакса (а, мм) и массы тела самок (б, г). Тонкая линия соответствует линейной, толстая – степенной функциям.

Fig. 3. Fecundity of females of snow crab *C. opilio* in the northern part of the Sea of Okhotsk: (a) relationship between number of eggs (thousand of eggs) and carapace width (mm); (b) relationship between number of eggs (thousand of eggs) and body weight (grams). Thin line fits a linear regression and thick line fits a power one.

Индивидуальная относительная плодовитость изменялась от 76 до 773 икринок на 1 г массы тела самки. Средняя ИОП у самок северо-западного участка составила 419, центрального – 474, северо-восточного – 517 икринок на грамм массы тела (табл. 5). ИОП самок из северо-западного участка различались в 9,2, центрального – в 6,6, северо-восточного – в 1,8 раза. Корреляционная связь ИОП с шириной карапакса отсутствовала или была слабой ($R=(-0,169)-0,053$; $t_{\text{факт}}=0,446-2,104$, $t_{\text{табл}}=1,96-1,99$ при $p=0,05$).

Таблица 5. Индивидуальная относительная плодовитость краба-стригуна опилию северной части Охотского моря.

Table 5. Relative fecundity of *C. opilio* from the northern Sea of Okhotsk.

Участок	ИОП, икринок/г		Коэффициент простой корреляции ИОП-ширина карапакса
	колебания	средняя ± ошибка	
Северо-западный	76 – 699	419 ± 15	+ 0,053
Центральный	117 – 773	474 ± 5	- 0,089
Северо-восточный	378 – 697	517 ± 8	- 0,169

Масса наружной икры колебалась от 1,8 до 24,3 г (табл. 3). Данные колебания отмечены для центрального участка, где в среднем масса икры составляла 7,6% от массы тела. На северо-восточном участке масса икры изменялась в меньшей степени и составляла в среднем 10,8% от массы самки.

Икра у краба-стригуна была шаровидной и яйцевидной формы. Из 140 кладок отобрали 138 проб оранжевой икры и 4 пробы икры коричневого и темно-серого цвета с «глазками» для измерений диаметра. Средний диаметр икринки в стадии «икра оранжевая» составил 0,62 мм, длина – 0,64 мм (после усреднения диаметра и длины – 0,626±0,004 мм). Размеры икринок (диаметр-длина) варьировали очень широко – от 0,49-0,52 мм до 0,81-0,81 мм. В одной и той же кладке были обнаружены икринки диаметром от 0,59 до 0,76 мм, что свидетельствует о разных условиях развития эмбрионов в выводковой камере. Было выяснено, что икринки, прикрепленные в основании эндоподитов плеопод, как правило, существенно мельче икринок, локализованных в их дистальной части. Отношение длины к диаметру яйца колебалось от 1,00 до 1,21 (в среднем 1,036).

Икра с «глазками» в поздней стадии в среднем имела диаметр 0,72 и длину 0,75 мм (средний размер 0,733±0,018 мм) при предельных размерах обоих показателей 0,66-0,89 мм. Разница средних размеров оранжевой и «глазчатой» икры высоко достоверна ($t_{\text{факт}}=5,95$, $t_{\text{табл}}=3,29$ при $p=0,001$). Отношение длины к диаметру у зрелых икринок колебалось от 1,00 до 1,11 (в среднем 1,040). Корреляция между размером самки и средним размером икринки отсутствовала ($R=0,03$; $t_{\text{факт}}=0,421$, $t_{\text{табл}}=1,96$ при $p=0,05$).

В процессе эмбрионального развития происходит увеличение также и массы яиц. В стадии «оранжевая икра» средняя масса яйца составила 0,167±0,002 мг (пределы 0,115-0,270 мг), в стадии «глазка» (начального и позднего) – 0,195±0,014 мг (пределы 0,166-0,234 мг). Средние значения достоверно различались при уровне значимости 0,05 ($t_{\text{факт}}=2,18$, $t_{\text{табл}}=1,96$). Зависимость средних величин размера и массы яиц в пробах имела тесную положительную связь ($R=0,786$; $t_{\text{факт}}=22,7$, $p<0,001$). Корреляция между размером самки и средней массой икринки была очень слабой ($R=0,307$; $t_{\text{факт}}=6,4$, $p<0,001$).

Анализ изменчивости средней ИАП в зависимости от стадии линочного цикла самок показал, что во всех размерных классах наибольшая средняя

плодовитость принадлежит самкам стадии 3-1 (рис. 4). Самки стадии 3-0, с новым панцирем, имели наименьшую плодовитость среди крабов других стадий. Промежуточное положение по плодовитости занимали самки стадии 3-2 с сильно постаревшим панцирем, но еще сохранявшим твердость. Сравнение плодовитости в одноразмерных группах самок показало, что в среднем этот показатель у самок стадии 3-2 составлял 92,0%, а стадии 3-0 – 85,2% от плодовитости особей стадии 3-1. О плодовитости самок 4 стадии, которую в нашей выборке представлял один экземпляр, сделать достоверное заключение невозможно. Тем не менее ИАП этой особи размером 57,2 мм составила 38,9% от ИАП самок размерного класса 55,0-59,9 мм линочной стадии 3-1. Все полученные величины средних ИАП для каждого размерного класса и линочной стадии высоко достоверны. Однако объем сравниваемых выборок в большинстве случаев был недостаточно большим при широкой вариации плодовитости краба-стригуна (для данных на рис. 3 коэффициент вариации равен 35,8%) и достоверность различий средних ИАП при уровне значимости 0,05 была установлена попарно только в размерных классах 70,0-74,9 мм – для самок стадий 3-1 и 3-2 ($t_{\text{факт}}=2,23$, $t_{\text{табл}}=2,01$ при $p=0,05$), 75,0-79,9 мм – между самками стадии 3-0, с одной стороны, и особями других стадий, с другой ($t_{\text{факт}}=2,20-3,41$, $t_{\text{табл}}=2,02-2,05$ при $p=0,05$).

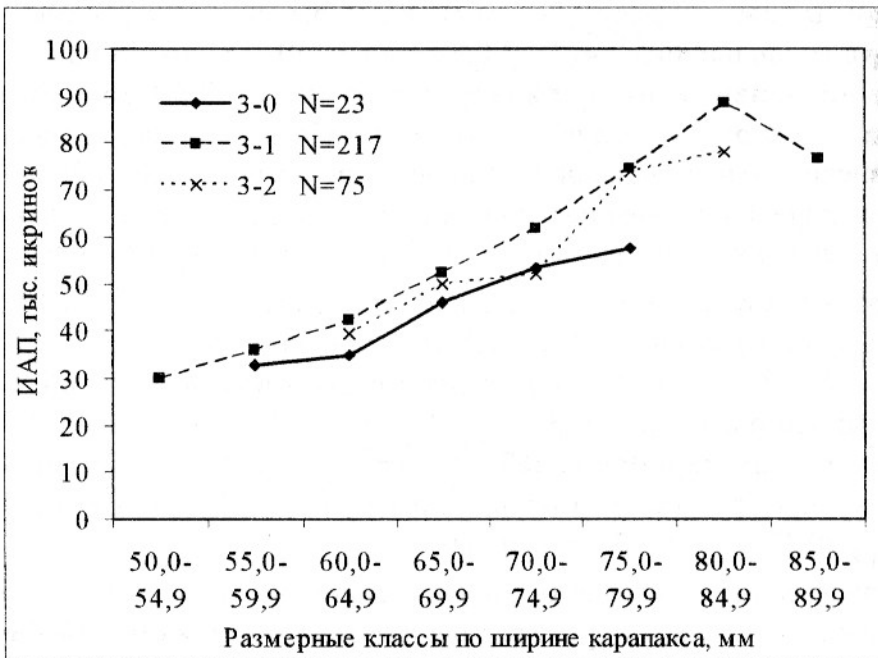


Рис. 4. Эмпирические кривые зависимости ИАП краба-стригуна опилио от ширины карапакса для самок с оранжевой икрой на разных стадиях линочного цикла, отловленных на центральном участке северной части Охотского моря

Fig. 4. Relationship between average number of eggs (thousand eggs) and carapace width (mm) in *C. opilio* females grouped in 5 mm size groups for females with different molt stages. Legend: solid line – females with new shell (stage 3-0), broken line – females with old shell (stage 3-1), dotted line – females with very old hard shell (stage 3-2). All females were sampled from the central area of the northern part of the Sea of Okhotsk

Уравнения зависимости ИАП (F, тыс. икринок) от ширины карапакса (CW, мм) для каждой стадии линчного цикла краба-стригуна опилю центрального участка Охотского моря приведены в таблице 6. У самок, распределенных по стадиям линчного цикла, зависимость ИАП от размеров тела существенно более тесная, чем у самок смешанного состава. Эта зависимость точнее аппроксимируется степенной, чем линейной функцией.

Таблица 6. Уравнения зависимости ИАП (F, тыс. икринок) от ширины карапакса (CW, мм) для каждой стадии линчного цикла краба-стригуна опилю центрального участка Охотского моря.
Table 6. Regressions of fecundity (F, thousand eggs per brood) on carapace width (CW, mm) for molt stages (for different rates of exoskeleton condition) of *C. opilio* females from central area of the northern Sea of Okhotsk.

Стадии линчного цикла	Уравнения	Достоверность аппроксимации R ²	Коэффициент корреляции R	N, экз.
3-0	$F = 1,2642 CW - 39,448$	0,509	+0,713	23
	$F = 0,0163 CW^{1,8775}$	0,511		
3-1	$F = 2,0479 CW - 84,599$	0,706	+0,840	217
	$F = 0,0013 CW^{2,5137}$	0,709		
3-2	$F = 2,2333 CW - 102,499$	0,412	+0,641	75
	$F = 0,0008 CW^{2,6020}$	0,401		

Коэффициент K-г стратегии воспроизводства, который используют для сравнительной оценки количества потомков и их энергообеспеченности, колебался в очень широких пределах от 61 678 до 898 165, составив в среднем 384 789 для центрального и 320 215 для северо-восточного участка. Репродуктивное усилие варьировало у особей от 2,0 до 15,1% на центральном и от 6,9 до 17,3% на северо-восточном участке. Средняя его величина для указанных участков составила 8,3% и 12,3% соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Размах вариации абсолютной индивидуальной плодовитости краба-стригуна опилю в северной части Охотского моря очень велик. Минимальная и максимальная ее величины различаются в зависимости от района в 3-16 раз. Сходные данные получены и для акваторий к северо-востоку и юго-востоку от о. Сахалин, где соотношения предельных величин плодовитости колеблются от 4 до 15 раз (Первеева, 2002). Анализ данных из северной части моря и района о. Сахалин приводит к выводу, что чем больше теплосодержание района (в нашей работе это относится к северо-восточному участку, в работе Е.Р. Первеевой – к юго-восточной акватории о. Сахалин), тем меньше размах колебаний ИАП.

Средняя ИАП краба-стригуна, обитающего в пределах северной части Охотского моря, или относительная популяционная плодовитость, нами была

рассчитана, исходя из полученных средних для каждой размерной группы и соотношения этих групп среди икранных самок в уловах ловушек с мелкой ячейкой – трубачеловных и экспериментальных крабовых. По нашим неопубликованным данным, оборудованные мелкой ячейкой ловушки намного эффективнее облавливают все размерные группы самок, чем промысловые крабовые ловушки. Полученные результаты свидетельствуют, что ОПП оказалась существенно ниже, чем ИАП, рассчитанная по пробам. Однако соотношение ОПП из разных участков в общих чертах осталась неизменной. ОПП увеличивалась при переходе от холодноводного северо-западного участка к тепловодному северо-восточному – от 29,2 до 56,5 тыс. икринок, причем главным образом вследствие увеличения размеров модальной группы (северо-западный – 55-59, центральный – 60-64, северо-восточный участок – 65-69 мм). Та же закономерность в целом отмечена и на акваториях вокруг о. Сахалин. Согласно данным Е.Р. Первеевой, ОПП краба-стригуна северо-восточного Сахалина составляла 45,7, юго-восточного – 42,0, западного (Японское море, Татарский пролив) – 93,0 тыс. икринок.

Рассматриваемые нами участки севера Охотского моря, кроме того, различались по средней плодовитости одноразмерных самок (рис. 2). Наибольшие величины этого показателя во всех размерных классах наблюдались среди самок северо-восточного, наименьшие – у самок северо-западного участка. Подчиненное одной и той же региональной закономерности распределение плодовитости самок в размерных группах и распределение средних размеров (модальных групп) в уловах в конечном итоге привело к устойчивому увеличению средней ИАП самок в ряду участков северо-западный – центральный – северо-восточный, о чем было указано выше. Рассчитанная по уравнению линейной регрессии плодовитость самок северо-западного участка при размере 60 мм составила 80%, центрального – 91% от плодовитости самок северо-восточного участка. Неоднородность плодовитости самок одного размерного класса отмечена и у краба-стригуна опилио, обитающего на акваториях у о. Сахалин (Первеева, 2002). Объединяет эти данные с нашими то, что в более суровых условиях обитания ИАП краба-стригуна достоверно ниже, чем в менее суровых, где продолжительность воздействия низких придонных температур на популяцию короче и/или величины предельно низких температур выше. В отличие от результатов, полученных Е.Р. Первеевой (2002), наши данные позволили выявить у краба-стригуна опилио уменьшение средней ИАП у крупноразмерных самок. Так, на центральном участке средняя плодовитость самок при ширине карапакса 85-87 мм была существенно ниже (71,3 тыс. икринок), чем у особей размером 80-84 мм (80,3 тыс. икринок). На северо-западном участке в размерных классах между 65 и 75 мм закономерного роста средней ИАП уже не наблюдалось и она была стабильной (рис. 2).

В целом зависимости плодовитости от размера и массы самки прямо пропорциональные и описываются достаточно хорошо уравнениями линейной и

степенной функции. Видимо, по этой причине многие ученые в своих работах приводят уравнения одной из этих функций (Первеева, 1996, 2002; Исупов, 2001; Davidson et al., 1985; Haynes et al., 1976; Elner, Gass, 1984; Jewett, 1981). Коэффициенты корреляции абсолютной плодовитости с шириной карапакса, полученные нами при изучении плодовитости краба-стригуна опилио северной части Охотского моря (0,70-0,75), находятся в пределах от 0,50 до 0,81, которые дают вышеуказанные источники. Как правило, чем больше было исследовано самок, тем меньше становился коэффициент корреляции. Несколько более высокие коэффициенты при достаточно большой выборке приводятся Е.Р. Первеевой (2002) по акваториям вокруг о. Сахалин – не менее 0,78 ($R^2 \geq 0,615$).

Наиболее вариабельна была ИОП, которая имела наибольшую среднюю величину и наименьшие ее колебания у самок из северо-восточного участка. Как и в отношении многих десятиногих дальневосточных морей (Клитин, 2002; Первеева, 2002), связь ИОП с размерами тела самок отсутствовала или была очень слабой.

Сравнивая абсолютную плодовитость в одномерных классах краба-стригуна опилио по уравнениям регрессий, приведенным в работе Е.Р. Первеевой (2002) и полученным нами, было установлено, что наибольшее сходство по величине ИАП имеют самки северо-восточного участка Охотского моря и особи северо-восточной акватории, прилегающей к о. Сахалин (табл. 7). Если рассматривать весь видовой ареал краба-стригуна опилио, то близкие величины ИАП будут иметь самки исследованного нами северо-восточного участка и района у юго-восточных берегов о. Ньюфаундленд в Атлантическом океане (Davidson et al., 1985), у которых количество яиц в яйцекладке лишь на 2-6 тыс. яиц больше, чем у охотоморских.

Плодовитость самок из других исследованных нами участков была значительно ниже плодовитости самок вод о. Сахалин. Их аналогами по плодовитости могут быть самки из юго-восточной части Берингова моря (Haynes et al., 1976), причем ИАП особей из северо-западного участка, по сравнению с данным аналогом, на 2-9 тыс. яиц меньше, в зависимости от размерного класса, а ИАП самок из центрального участка, наоборот, равна или превышает плодовитость аналога на 4,5 тыс. яиц. Кривая по уравнению зависимости ИАП от размеров для северо-западного участка в диапазоне 45-65 мм практически совпадает с аналогичной кривой для района Анадырского залива (Исупов, 2001), а согласно данным Джевета (Jewett, 1981), располагается даже ниже кривой плодовитости самок Чукотского моря (табл. 7). Однако в Анадырском заливе и Чукотском море самки достигают существенно меньших размеров, чем в северо-западной части Охотского моря – до 65 мм (Исупов, 2001), поэтому их относительная популяционная плодовитость самая низкая из всех известных популяций.

Таблица 7. Краткая характеристика индивидуальной абсолютной плодовитости самок краба-стригуна опилио в пределах видового ареала и уравнения зависимости плодовитости (Y, икринки) от ширины карапакса (X, мм) вида $Y=aX^b$.

Table 7. Summary characteristic of absolute individual fecundity of *C. opilio* females in species areal and power regressions of fecundity (Y, eggs per brood) on carapace width (X, mm) $Y=aX^b$.

Район	Индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икринок		Уравнение регрессии	Автор
	средняя	пределы		
Акватории у юго-восточного побережья о. Ньюфаундленд (Северная Атлантика)	52,0	37,9–81,2	$Y=6,4080X^{2,169}$	Davidson et al., 1985
Акватории у восточного побережья п-ва Гаспе в зал. Св. Лаврентия (Северная Атлантика)	-	? 13–134 (согласно fig. 3)	$Y=0,0012X^{4,200}$	Haynes et al., 1976
Акватории к западу и северу от п-ва Гаспе в зал. Св. Лаврентия (Северная Атлантика)	58,8	12,1–122,9	$Y=13,2530X^{1,9922}$	Davidson et al., 1985
Акватория у о. Кейп-Бретон (Северная Атлантика)	58,1	23,1–85,4	$Y=147,2X^{1,420}$	Elner, Gass, 1984
Акватория к юго-востоку от о. Кейп-Бретон (Северная Атлантика)	80,1	42,3–120,4	$Y=14,8371X^{1,9859}$	Davidson et al., 1985
Юго-восточная часть Берингова моря	36,3*	? 23–76 (согласно fig. 3)	$Y=0,490X^{2,721}$	Haynes et al., 1976
Чукотское море	-	12,9–37,1	$Y=0,025X^{3,482}$	Jewett, 1981
Анадырский залив Берингова моря	17,9–22,2	5,5–38,5	$Y=0,0374X^{3,329}$	Исупов, 2001
Северо-восточная акватория о. Сахалин	45,7*	8,7–130,8	$Y=3,0X^{2,323}$	Первеева, 2002
Юго-восточная акватория о. Сахалин	42,0*	29,1–145,5	$Y=1,3X^{2,548}$	Первеева, 2002
Западная акватория о. Сахалин (Татарский пролив, Японское море)	93,0*	43,9–174,4	$Y=65,0X^{1,641}$	Первеева, 2002
Северо-западная часть Охотского моря	29,2*	5,8–90,8	$Y=0,616X^{2,647}$	Наши данные
Центральная часть Охотского моря	53,0*	10,5–132,7	$Y=3,934X^{2,2427}$	Наши данные
Северо-восточная часть Охотского моря	56,5*	35,0–96,8	$Y=5,393X^{2,1950}$	Наши данные

Примечание: данным, отмеченным звездочкой (*), соответствует относительная популяционная плодовитость.

Note: data noted by sign (*) mean the average number of eggs per ovigerous female of population.

В целом указанные выше невысокие коэффициенты корреляции между ИАП и размерами получаются вследствие больших колебаний абсолютной плодовитости у одноразмерных самок. На наш взгляд, это общая черта всех ракообразных (Хмелева, 1988; Кузнецов, 1964; Клитин, 2002). В отношении крабов-стригунов имеется ряд особенностей. Одной из причин большой вариации их плодовитости, по нашему мнению, является прекращение роста размеров тела после полового созревания и существенные колебания плодовитости по мере старения особей, в результате чего в одной размерной группе присутствуют особи нескольких возрастных категорий с различным репродуктивным потенциалом.

Самки стригунов после наступления половозрелости линяют и впервые весной откладывают икру. С этих пор и до конца жизни они больше не линяют, успевая дать два, реже – три потомства (Watson, 1970; Kon, Sinoda, 1992 цитировано по: Kobayashi, 1983). За это время, которое оценивается в 4 года (Comeau et al., 1991; Карасев, 2004), панцирь крабов постепенно стареет.

Присваивая каждой самке стадию линичного цикла, мы тем самым устанавливали возраст панциря. Наша классификация (табл. 2) разработана на основе многолетних наблюдений за мечеными самцами краба-стригуна опилио (Михайлов и др., 2003), из которых следовало, что продолжительность стадий 3-0, 3-1 и 3-2 составляет по одному году. Однако результаты исследований наружных покровов самок с отложенной икрой, которые мы проводили в течение ряда лет в летне-осенний период, потребовали внести некоторые коррективы.

Наибольшую значимость имели наблюдения, выполненные в ноябре-декабре, когда масса самок, будучи однородной в летний период (поскольку все были с оранжевой икрой), начинала разделяться на две группы по признаку наличия или отсутствия «глазков» внутри икринок (Михайлов и др., 2003). Известно, что «глазки» появляются спустя 16-19 месяцев после откладки икры (Sainte-Marie, 1993), далее следует достаточно быстрое изменение цвета икры с оранжевого на коричневый (Starr et al., 1994). В наших дальнейших расчетах мы учитывали результаты исследований по крабу-стригуну опилио в районах и условиях, близких к обстановке севера Охотского моря. В этих работах было установлено, что инкубационный период икры составляет срок от полутора до двух лет (Sainte-Marie, 1993; Kanno, 1987).

Поимки в конце ноября 2005 г. нескольких самок с оранжевой икрой на стадии «начальный глазок», имевших новый панцирь (стадии 3-0), позволили нам считать, что большую часть первого двухгодичного репродуктивного цикла, который заканчивается весной выклевом личинок и откладкой новой икры, самка находится в стадии линичного цикла 3-0. Особенно ценны были материалы, полученные в апреле 2007 г., когда одна часть самок освобождалась от созревшей икры и откладывала новую икру во второй или третий раз, а другая, интенсивно питаясь, продолжала наращивать массу гонады с предшествующего года и имела на плеоподах оранжевую икру без «глазков». Гонады у последних были светло-оранжевого цвета, среднего объема, чуть больше, чем наблюдали в декабре. Это

предполагало завершение развития гонад и эмбрионов лишь к следующей весне, когда с начала эмбриогенеза пройдет два года. Путем сравнения степени старения панциря благодаря каталогизации материалов по внешнему виду (с привлечением цифрового фото), состоянию и полноте гонад и встречаемости в уловах в течение года нам удалось найти признаки, по которым мы разделили самок на принимавших участие в размножении второй и третий раз. Им соответствуют самки стадий 3-1 и 3-2 из таблицы 2. Согласно этой таблице, самок стадий линочного цикла 3-0 следует считать нерестующими в первый, стадии 3-1 – во второй, стадии 3-2 – в третий, стадии 4 – в четвертый раз. Неизвестно, удастся ли самкам выносить четвертую кладку. В апреле и начале мая 2007 г. случаи откладки икры самками 4 стадии были не единичными, но особи выглядели очень слабыми. Объем кладки составлял около 20% от объема выводковой камеры. Если эти особи считать нежизнестойкими, то для большинства самок общая продолжительность жизни после наступления половозрелости, таким образом, может достигать 6 лет – по два года на каждую из первых трех линочных стадий или на каждый из трех инкубационных периодов.

Наши результаты показывают, что количество икринок в первом помете меньше, чем во втором (рис. 4), хотя различия были достоверны лишь для одного размерного класса 75,0-79,9 мм. Вероятность того, что выявленные различия в других классах не случайны, составляла 71-87%. Очевидно, что объем выборки был недостаточно большим. Более низкая плодовитость при первом размножении, чем при последующем, может быть связана с дополнительными энергетическими затратами на линьку «созревания», то есть самкам, готовящимся стать половозрелыми, энергии требуется не только на гонадный, но и на соматический рост (Somerton, Meyers, 1983). Кроме того, рост гонад у них ограничивается малым размером тела, которым обладали самки до линьки, а потому и малым объемом внутренней полости (Somerton, Meyers, 1983).

Большую эффективность второй кладки икры, чем первой, подтверждают сделанные Сомертоном, Мейерсом (Somerton, Meyers, 1983) и Сант-Мари (Sainte-Marie, 1993) выводы о том, что абсолютная плодовитость впервые участвующих в размножении самок невысока по вышеуказанной причине и согласно полевым наблюдениям составляет около 70% по крабу-стригуну *C. bairdi* и 77,3-83,6% (77,3% – при разделении самок по состоянию панциря, 83,6% – по количеству эякулятов в сперматеке) по крабу-стригуну опилио от плодовитости ранее размножавшихся особей. По нашим данным, плодовитость самок краба-стригуна опилио, откладывавших икру в первый раз (46,1 тыс. яиц при размере 67,5 мм) в среднем была ниже, чем плодовитость вторично участвовавших в размножении самок (52,1 тыс. яиц при том же размере), и составляла в среднем 85,2%, что совпадает с данными Сант-Мари (Sainte-Marie, 1993): если бы он разделил самок на участвовавших в размножении второй и третий раз, то его величина 77,3% заметно бы выросла.

Нами получены также результаты оценки количества икры в третьей кладке самок, которое было меньше, чем во второй, но больше, чем в первой кладке.

Плодовитость самок, откладывавших икру в третий раз (49,9 тыс. яиц при размере 67,5 мм), составляла в среднем 92,0% от плодовитости вторично участвовавших в размножении самок. О получении подобных результатов, освещенных в отечественной и иностранной литературе, нам неизвестно. Откладка икры самками в четвертый раз, видимо, происходит лишь у некоторой, малой, части. Плодовитость при этом очень низкая. Таких особей в количестве 7 штук Сант-Мари (Sainte-Marie, 1993) наблюдал в имевшейся выборке из 318 экз., но исключил из работ по определению плодовитости. Совершенно очевидно, что от соотношения в популяции этих четырех групп половозрелых особей будет зависеть величина популяционной плодовитости.

Мы, конечно, понимаем, что предлагаемое нами разделение половозрелых самок по стадиям личиночного цикла, преследующее цель выявить «новичков» и «опытных» особей, в силу субъективных оценок в определении стадий и, возможно, отсутствия естественного полного и четкого соответствия личиночной стадии номеру кладки в жизненном цикле самки, при всеобщем применении может иметь некоторую погрешность. Тем не менее, мы надеемся, что предложенная нами таблица определения стадий личиночного цикла и соответствующего им номера яйцекладки заслуживает внимания специалистов и должна быть опробована в дальнейших полевых исследованиях. Возможно, в процессе накопления дополнительных данных она будет детализирована.

Факт двугодичного инкубационного периода, который вслед за Сант-Мари (Sainte-Marie, 1993) и Канно (Kanno, 1987) был подтвержден нашими данными, полученными в апреле 2007 г. и упоминавшимися выше, требует в итоге некоторой корректировки величин таких показателей, как средняя величина потерь икры на одну самку в процессе эмбриогенеза, абсолютная популяционная плодовитость и репродуктивный потенциал, по которым уже имеются публикации (Первеева, 2002).

Анализ изменения ИОП в зависимости от личиночной стадии (номера кладки) в настоящей работе не проводился. Этот показатель, характеризующий разнокачественность самок в отношении интенсивности их воспроизводительной способности (Спановская, 1976), в применении к данному исследованию требует особо точного определения живой массы каждой самки краба-стригуна и учета массы потерянных после терминальной линьки конечностей, чтобы выявить динамику этого показателя и тонкую грань в разнокачественности особей. Взвешивания самок, у которых определяли личиночную стадию до подстадий и отбирали икру на плодовитость, были выполнены нами в морских условиях без обеспечения необходимой точности, поэтому эти данные не могли быть использованы. Изучение динамики ИОП по мере откладывания самками икры при первом и последующих икрометаниях будет предметом наших дальнейших исследований.

В нашей и многих других работах показано, что в процессе эмбрионального развития происходит увеличение массы и размера яйца. Средний размер за основное время инкубации увеличивается на 16%, масса – на 25%. Форма яйца –

большей частью шаровидная – практически не изменяется. Размеры яиц стадии «оранжевая икра» сильно варьируют, их предельные размеры значительно превышают отдельные созревшие икринки, указывая не только на разные условия развития в пределах выводковой камеры, но главным образом, как нам представляется, вследствие большой, приблизительно 1,5-летней продолжительности стадии «оранжевая икра». Вследствие недостатка проб икры с «глазком» потери икры в процессе инкубации, как и изменение ИАП, не рассматривались.

Средний размер яиц в стадии «оранжевая икра» в пробах был таким же, как в районе у о. Сахалин (Первеева, 2002), предельные размеры также были сходными. Однако средняя масса яиц у восточно-сахалинского краба-стригуна, согласно данным Первеевой, значительно превышала таковую у североохотоморского (из центрального участка) – на 19-29%. Частично это могло быть связано со сбором восточно-сахалинской икры, находящейся на втором году эмбриогенеза, и значит, более крупной (при этом определения размеров могли быть выполнены по другой выборке), а на севере Охотского моря – спустя несколько месяцев после откладки. Однако объем нашего материала достаточно большой и собран в течение нескольких лет. С чем связана высокая плотность икринок у сахалинских самок, неизвестно.

Краб-стригун опилио относится к видам, которые приспособились к условиям обитания в результате действия г отбора (Гиляров, 1990; Низяев, Федосеев, 1994; Первеева, 2002). Основным признаком г-стратегии воспроизводства у краба-стригуна опилио является высокая плодовитость. В качестве количественного критерия жизненной стратегии часто используют К-г коэффициент. Для краба-стригуна опилио центрального участка он составил 384 789 икринок/мг, для северо-восточного – чуть меньше, 320 215 икринок/мг, что находится в пределах средних величин, установленных для краба-стригуна опилио акваторий о. Сахалин (Первеева, 2002).

Репродуктивное усилие (или «индекс гонадо-соматического роста» по Н.Н. Хмелевой (1988)) у самок на центральном участке было наименьшим среди известных группировок в Охотском море и составляло 8,3%. Наибольшее репродуктивное усилие (РУ) отмечено для опилио северо-востока Сахалина (14,1%, Первеева, 2002), демонстрируя, насколько высокопластичным может быть краб-стригун опилио. Таким образом, группировка краба-стригуна центрального участка находится далеко не на пределе своих репродуктивных возможностей и поэтому, согласно Н.Н. Хмелевой (1988), можно предположить, что состояние ее стабильно и оптимально. В северо-восточных акваториях Охотского моря, где РУ составило 12,3%, в популяции, видимо, более напряженное состояние, и репродуктивные возможности здесь раскрыты более полно. В ответ на воздействие ряда факторов популяционная группировка в этой части моря отвечает увеличением плодовитости. В этой связи привлекает внимание тот факт, что на северо-восточных участках уже около десяти лет

ведется значительно более интенсивный промысел краба (как и на северо-восточной акватории о. Сахалин), чем на центральных участках.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Размах вариации индивидуальной абсолютной плодовитости краба-стригуна опилио в северной части Охотского моря очень велик. ИАП колебалась от 5,84 до 132,68 тыс. икринок.

Относительная популяционная плодовитость на северо-западном участке составила 29,2, центральном – 53,0, северо-восточном – 56,5 тыс. икринок, увеличиваясь в направлении от холодноводного района к району со значительно большим теплосодержанием вод вследствие увеличения размеров модальной группы икротосных самок. Определенный вклад в проявление этой закономерности внесло различие плодовитости среди одноразмерных самок. При ширине карапакса 60 мм плодовитость самок северо-западного участка составляла 80%, центрального – 91% от плодовитости самок северо-восточного участка. Возможно, повышение плодовитости связано с проявлением реакции популяции на более интенсивный промысел.

Зависимости плодовитости от размера и массы самок прямо пропорциональные и описываются уравнениями линейной и степенной функции. У крупноразмерных самок ИАП уменьшалась. Связь ИОП с размерами тела самок отсутствовала или была очень слабой.

Наибольшее сходство в величинах ИАП при одних и тех же размерах имели самки северо-восточного участка Охотского моря и особи северо-восточной акватории о. Сахалин. Ближайшими аналогами самок из северо-западного и центрального участка Охотского моря по плодовитости могут быть самки из юго-восточной части Берингова моря.

Одной из причин большой вариации абсолютной плодовитости является прекращение роста тела после полового созревания и существенные колебания плодовитости по мере старения особей, в результате чего в одной размерной группе присутствуют особи нескольких возрастных категорий с различными репродуктивными возможностями. Разделенные по состоянию панциря на три основные группы, самки в нашем материале представляли собой особей, отложивших икру в первый, второй и третий раз. Нами получены первые данные о том, что самки стригуна опилио за жизненный цикл дают нормально развитое потомство до трех раз. Плодовитость самок, участвующих в размножении в первый раз, меньше плодовитости особей, размножавшихся ранее, что подтверждается имеющимися в иностранной литературе данными (крабы-стригуны Берингова моря и Северной Атлантики). Количество яиц в первой кладке составляет 85,2%, в третьей – 92,0% от количества яиц во второй кладке у одноразмерных самок. Полученные данные указывают на 2-летний репродуктивный цикл самок краба-стригуна в северной части Охотского моря и их 6-летний период жизни после полового созревания.

В соответствии с полученными К-г коэффициентами краб-стригун опилио относится к представителям г стратегии воспроизводства. Репродуктивное усилие у краба-стригуна северной части Охотского моря в зависимости от района колебалось от 8,3 до 12,3%, что свидетельствует о его высокой пластичности.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит научных сотрудников институтов НТО «ТИНРО-центр» и ФГУП «ВНИРО» за помощь в сборе материалов в море – В.Г. Мясникова (ТИНРО-Центр, сборы 1992 г.), И.Е. Хованского (МагаданНИРО, 1998 г.), А.В. Спехальского (МагаданНИРО, 2002 г.), О.А. Ровнину (ВНИРО, 2001 г.), Е.А. Метелева (МагаданНИРО, 2004 г.). Также автор очень признателен сотрудникам лаборатории промысловых беспозвоночных ФГУП «МагаданНИРО» – Н.И. Воронковой, Н.К. Ребровой, А.М. Посвятовской и Н.А. Киселевой за обработку проб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агафонкин С.И.* К плодовитости колючего краба *Paralithodes brevipes* (A. Milne-Edwards et Lucas) северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1982. Т. 106. С. 16-18.
- Анохина Л.Е.* Закономерности изменения плодовитости рыб. М.: Наука, 1969. 295 с.
- Гиляров А.М.* Популяционная экология. М.: МГУ, 1990. 191 с.
- Иванков В.Н.* К методике определения плодовитости пойкилотермных животных // Гидробиологический журнал. 1974. Т. 10. Ч. 1. С. 99-102.
- Йоганзен Б.Г.* Плодовитость рыб и определяющие ее факторы // Вопросы ихтиологии. 1955. Вып. 3. С. 57-68.
- Исупов В.В.* Предварительные результаты изучения плодовитости краба-стригуна опилио в Анадырском заливе Берингова моря. Сб. Рыбохозяйственная наука на пути в XXI век. Тез. докл. Всерос. конф. молодых ученых. Владивосток, 21-23 мая 2001 г. Владивосток: ТИНРО-центр, 2001. С. 27-28.
- Карасев А.Н.* Перспективы промыслового освоения запасов краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (Fabricius) в северной части Охотского моря. Сб. Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря: сб. науч. тр. МагаданНИРО. Магадан: МагаданНИРО, 2004. Вып. 2. С. 83-97.
- Клитин А.К.* Плодовитость дальневосточных крабидов в водах Сахалина и Курильских островов // Вопросы рыболовства. 2002. Т. 3. №3(11). С. 428-449.
- Кузнецов В.В.* Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Белого и Баренцева моря. М.-Л.: Наука, 1964. 241 с.
- Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 351 с.
- Михайлов В.И., Бандурин К.В., Горничных А.В., Карасев А.Н.* Промысловые беспозвоночные шельфа и материкового склона северной части Охотского моря. Магадан: МагаданНИРО, 2003. 286 с.
- Низяев С.А., Федосеев В.Я.* Причины редукции численности поколения и их отражение в его репродуктивной стратегии. Сб. Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. Южно-Сахалинск: СахТИНРО, 1994. С. 57-67.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М.: Пищевая промышленность, 1974. 447 с.

Первеева Е.Р. Предварительные результаты исследований репродуктивных особенностей самок краба-стригуна *Chionoecetes opilio* у побережья восточного Сахалина. Сб. Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях: сб. науч. тр. Южно-Сахалинск: Сах. обл. книж. изд-во, 1996. Т. 1. С. 83-89.

Первеева Е.Р. Плодовитость крабов-стригунов в водах Сахалина и северных Курильских островов // Вопросы рыболовства. 2002. Т. 3. №4(12). С. 639-653.

Родин В.Е., Слизкин А.Г., Мясоедов В.И. и др. Руководство по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО, 1979. 59 с.

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

Спановская В.Д., Григораш В.А. К методике определения плодовитости единовременно и порционно икротечущих рыб. В кн.: «Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Ч. 2». Вильнюс: Мокслас, 1976. С. 54-62.

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

Comeau M., Conan G.Y., Robichaud G., Jones D.A. Life history patterns and population fluctuations of snow crab (*Chionoecetes opilio*) in fjord of Bonne Bay on the west coast of Newfoundland, Canada – from 1983 to 1990. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1991. №1817. 73 p.

Davidson K., Roff J.C., Elnor R.W. Morphological, electrophoretic, and fecundity characteristics of Atlantic snow crab, *Chionoecetes opilio*, and implications for fisheries management // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1985. V. 42. Pp. 474-482.

Elnor R.W., Gass C.A. Observations on the reproductive condition of female snow crabs from northwest Cape Breton Island, November 1983 // Can. Atl. Fish. Sci. Adv. Comm. Res. Doc. 84/11. 1984. 20 p.

Haynes E., Karinen J.F., Watson J., Hopson D.J. Relation of number of eggs and egg length to carapace width in the brachyuran crabs *Chionoecetes bairdi* and *C. opilio* from the southeastern Bering Sea and *C. opilio* from the Gulf of St. Lawrence // J. Fish. Res. Board Can. 1976. V. 33. №11. Pp. 2592-2595.

Jewett S.C. Variations in some reproduction aspects of female snow crabs *Chionoecetes opilio* // J. Shellfish Res. 1981. V. 1. Pp. 95-99.

Kanno Y. Reproductive ecology of tanner crab in the South Western Okhotsk Sea // Nippon Suisan Gakkashi. 1987. V. 53. Pp. 733-738.

Kobayashi K. On spawning and hatching of water tank bred zuwai crabs and the process of growth of this species from the larval stage to adulthood // Saibaigyogyo Gijutsukaihatsu Kenkyu. 1983. V. 12. №1. Pp. 35-45.

Kon T., Sinoda M. Zuwai crab population // Mar. Behav. Physiol. 1992. V. 21. Pp. 185-226.

Sainte-Marie B. Reproductive cycle and fecundity of primiparous and multiparous female snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the northwest Gulf of Saint Lawrence // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. V. 50. Pp. 2147-2156.

Somerton D.A., Meyers W.S. Fecundity differences between primiparous and multiparous female Alaskan tanner crab (*Chionoecetes bairdi*) // J. Crustacean Biol. 1983. V. 3. Pp. 183-187.

Starr M., Therriault J.-C., Conan G.Y., Comeau M., Robichaud G. Larval release in a sub-euphotic zone triggered by sinking phytoplankton particles // J. Plank. Res. 1994. V. 16. Pp. 1137-1147.

Watson J. Maturity, mating, and egg laying in the spider crab, *Chionoecetes opilio* // J. Fish. Res. Board Can. 1970. V. 27. Pp. 1607-1616.

FECUNDITY OF FEMALE SNOW CRAB *CHIONOECETES OPILIO* IN THE NORTHERN SEA OF OKHOTSK

© 2008 y. A.N. Karasyov

Magadan Research Institute of Fisheries and Oceanography, Magadan
Absolute and relative individual fecundity and relationships between absolute fecundity and carapace width and total weight in females of snow crab *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) were studied in three areas in the northern part of the Sea of Okhotsk. In total, 688 mature females with carapace width ranging from 47 to 87 mm were sampled from the catches of crab traps during summer-autumn (June-December) between 1992 and 2005. Average absolute fecundity of females was 29 179 eggs for the northwestern area, 53 040 eggs for the central area and 56 457 eggs for the northeastern area of the northern Sea of Okhotsk. After terminal molting *C. opilio* females reach maturity and spawn at least three times. For all size groups of females, the second brood was the largest in terms of number of eggs. The first brood was about 85,2%, and the third brood was about 92,0% of that in the second brood. Present data indicate that incubation time of each brood is about 2 years and average lifetime of female after reaching maturity (terminal molt) is about 6 years.