

УДК 505.384

**ИЗУЧЕНИЕ АЛЛОМЕТРИИ КАРАПАКСА КАМЧАТСКОГО КРАБА
С ПОМОЩЬЮ ПРОГРАММЫ ADOBE PHOTOSHOP***В.Я. Павлов (ВНИРО)***STUDYING OF THE RED KING CRAB CARAPACE'S ALLOMETRY
USING ADOBE PHOTOSHOP***V.Ya. Pavlov (VNIRO)*

Different age-size groups of juveniles and adolescents of the red king crab (*Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1885)) differ sharply from each other in their behavior, feeding habits, and spatial distribution. Allometric growth of the carapace at these stages was using Adobe Photoshop CS3 package. It was shown that features of the structural components of carapace correspond to the changes in functional and physiological requirements arising during growth. Allometric growth of red king crab at juvenile and adolescent stages fits well to the concept of symmorphosis that reveals cause-effect relations between functional and physiological changes during ontogeny of this species.

ВВЕДЕНИЕ

Как правило, закономерности аллометрического роста исследуются с помощью сравнения различных индексов. Данный метод широко используется в таксономии и значительно реже в экологии, это связано с тем, что результаты слишком абстрактны и не дают возможности для образного восприятия имеющихся различий. Тем более что не все биологи достаточно грамотно используют их в связи со слабой математической подготовкой. В то же время образное восприятие намного богаче абстрактного. Хорошо известно, что опытные систематики моментально улавливают различия на уровне вида и подвида. Однако для многих биологов, работающих в полевых условиях, определение стадий онтогенеза представляет значительные трудности.

К примеру, в практике рыбохозяйственных исследований камчатских крабов существует понятие стадии малька [Переладов, 2003]. Среди специалистов бытует мнение, по которому это не более чем первая ювенильная стадия [Ковачева и др., 2005]. Однако при первом же взгляде на малька и более крупных особей замечаешь отличия его по форме карапакса, а при внимательном рассмотрении замечаешь и различия в соотношении размеров его конструктивных элементов. Эти различия особенно заметны при сравнении фотографий в графических редакторах, например, в Photoshop. Методика поиска сходств и отличий с помощью графических программ давно взята на вооружение криминалистами и антропологами. Однако я не нашел применения подобных методов для ракообразных. Данная работа представляет, возможно, первую попытку изучения аллометрического роста камчатского краба с помощью графического редактора.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

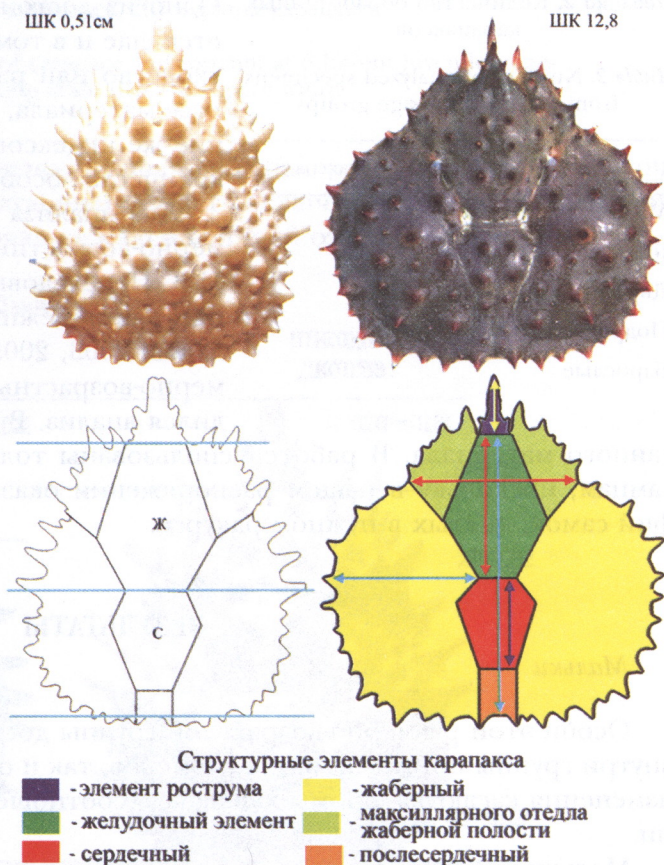
Материалом для работы послужили коллекции фотографий крабов всех возрастов и размеров, имеющихся в лаборатории прибрежных исследований и лаборатории промысловых беспозвоночных, а также мелкие фиксированные крабы и сухие панцири крупных крабов, добытые сотрудниками в разных районах обитания камчатских крабов.

Фиксированные крабы фотографировались со стороны карапакса, при этом крабы располагались так, чтобы рострум и задний край карапакса, а также его боковые края, располагались в одной плоскости. Всякий раз в этой же плоскости помещали линейку. Хотя фотографии, сделанные до настоящей работы, не всегда удовлетворяли этим условиям, все же большая часть их была использована.

Все фотографии обрабатывались в графическом редакторе Adobe Photoshop CS3. Обработка заключалась главным образом в осветлении или затемнении изображений, чтобы на карапаксе отчетливо проявлялись границы его конструктивных элементов. Большое значение придавалось резкости снимка.

После первичной обработки изображения карапаксы аккуратно вырезались с помощью соответствующего инструмента фотошопа. Так же вырезали линейку и, ориентируя положение изображений карапакса и линейки с помощью направляющих фотошопа, проводили необходимые измерения. Сравнения проводились при наложении вырезок карапаксов или их контуров друг на друга, для чего они размещались каждый в своем слое. Затем сравниваемые рисунки карапаксов выравнивались по ширине или длине, что позволяло зрительно определять различия в конструктивных элементах карапакса. Выделение последних проведено по контурам борозд на карапаксе (рис. 1).

Впоследствии для сравнения я часто использовал только контуры, применяя ту же методику распределения контуров по слоям. Они же облегчали зрительное восприятие различий, а также проведение измерений. Применение контуров намного ускоряло сравнительный анализ. Контуры, изготовленные ранее для крабов разных размерных групп, накладывал на оригинальные фотографии, ориентируя их с помощью опции «свободная трансформация». В дальнейшем обработка фотографий велась по упрощенной методике, поскольку вырезание занимает много времени. Нужно отметить, что фотошоп дает возможность разнообразить применение методик.



Стрелками показаны наиболее интересные размеры для вычисления индексов

Ж - желудочная область, С - сердечная область

Рис. 1. Методика выделения контуров карапакса, конструктивных элементов и измерений

Figure 1. The scheme illustrating structural elements and measurements of the red king crab carapace

В тексте статьи использованы следующие условные понятия для элементов желудочной и сердечной областей: передняя и задняя части карапакса, расположенные по обе стороны от линии, проходящей через границу между желудочной и сердечной областями карапакса. Граница соответствует нижней части цервикальной борозды (см. рис. 1). Сверху желудочная область ограничена линией, отделяющей рострум и проходящей через задний край глазничных ямок карапакса. Она является линией, которую используют при измерении длины карапакса.

Таблица 1. Соотношения размера и условного возраста камчатского краба в Баренцевом море [по М.В Переладову, 2005]

Table 1. Size at different age in juveniles and adolescent of the red king crab

Условное название	Ширина карапакса, мм	Условный возраст (от оседания)
Мальки	1,5–5,0	До 6 мес.
Годовики	10–25	До 18 мес.
Двухлетки	40–70	2–3 г.
Подростки	80–100	4–5 лет
Взрослые	Более 100	Старше 5 лет

Таблица 2. Количество обработанных карапаксов

Table 2. Number of analyzed specimens from different size-age groups

Группы	Число карапаксов
Мальки	8
Годовики	15
Двухлетки	10
Подростки	7
Взрослые	16

Одно из достоинств данной методики заключается еще и в том, что она позволяет обнаружить сходство или различие при небольшом количестве материала, как в нашем случае. Использование же индексов требует значительно большего количества особей.

Для анализа были взяты представители размерно-возрастных групп крабов, выделенных М.В. Переладовым из водолазных проб, собранных в прибрежных водах Баренцева моря [Переладов, 2003, 2005]. В табл. 1 приведены эти размерно-возрастные группы, по которым проводился анализ. В табл. 2 приведен объем обработанного материала.

В работе использованы только карапаксы, принадлежащие самцам, поскольку в нашем распоряжении оказалось всего несколько фотографий самок, снятых в нужном ракурсе.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Мальки

Особи этой размерно-возрастной группы достаточно сильно различались как внутри группы при увеличении размеров, так и от остальных групп. Наибольшие изменения касаются формы карапакса, соотношения частей и вооружения шипами.

Мальки младших стадий имеют почти прямоугольную форму, длинный, широкий у основания рострум и небольшое количество шипов по краю карапакса в сравнении с более старшими особями этой группы (рис. 2). Эти особенности ранее были отмечены Р.Р. Борисовым. Он также описал один из наиболее характерных признаков мальков – строение рострума и его изменения по мере роста [Ковачева и др., 2005].

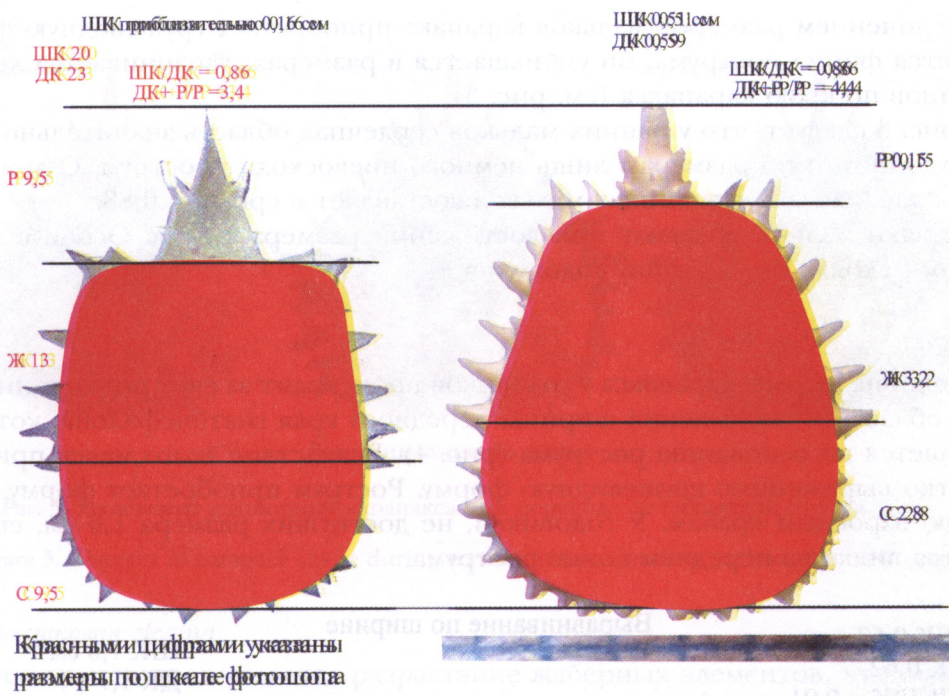


Рис. 2. Изменения формы карапакса и роострума по мере роста мальков.
 ШК – ширина карапакса, ДК – длина карапакса

Figure 2. Changes in the shape of carapace and rostrum at different juvenile stages of the red king crab. ШК – carapace width

Характерной чертой малька являются значительные различия между желудочной и сердечной областями. Желудочная область включает в себя гнатоцефалон и часть жаберной полости, включая ее максиллярный отдел (рис. 1–3).

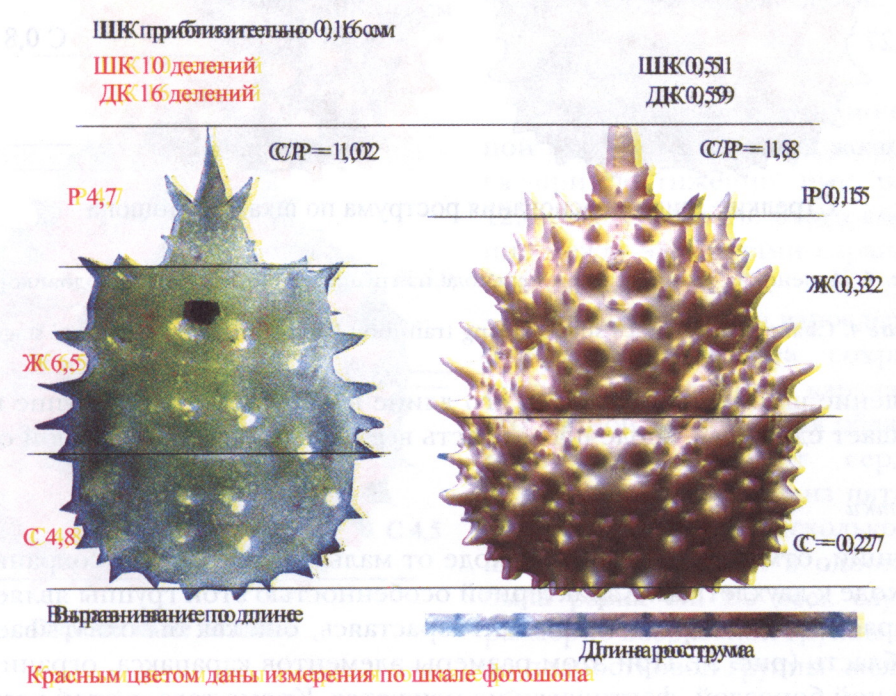


Рис. 3. Размерно-возрастная группа мальков. с/р – отношение сердечной области к рооструму

Figure 3. Carapace at the 'fry' stage. c/p – ratio between cardiac region length to rostrum length

С увеличением размеров мальков карапакс приобретает грушевидную форму, изменяется форма роострума, он уменьшается в размерах, увеличивается количество шипов по краю карапакса (см. рис. 3).

Из рис. 3 следует, что у ранних мальков сердечная область значительно меньше желудочной и по размерам лишь немного превосходит роострум. Отношение ширины карапакса к его длине у мальков составляет в среднем 0,88.

Признаки малька исчезают при достижении размера 1,5 см. Особи с этими размерами входят уже в группу годовиков.

Годовики

Изменение формы карапакса у годовиков происходит за счет разрастания сердечной области и уменьшения ширины переднего края гнатоцефалона, который определяется по основанию роострума (рис. 4). Вследствие этого малек приобретает четко выраженную грушевидную форму. Роострум приобретает форму, свойственную взрослым крабам. У годовиков, не достигших размера 1,6 см, еще сохраняется вилка на переднем конце роострума.

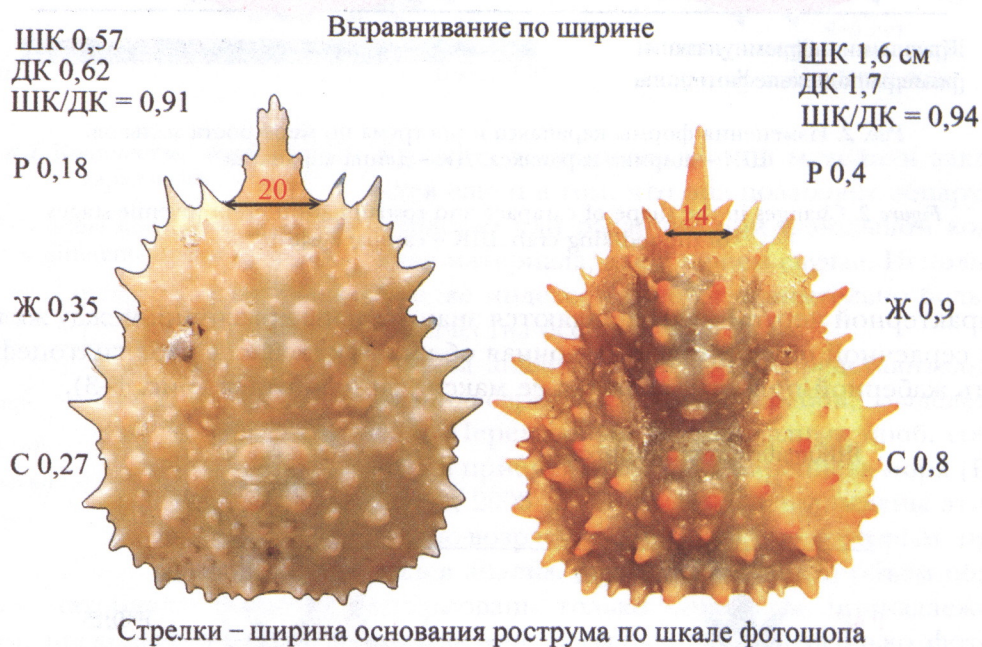


Рис. 4. Изменения карапакса при переходе из группы мальков в группу годовиков

Figure 4. Changes in carapace shape during transition from 'fry' stage to 'earling' stage

Отношение ширины карапакса к его длине в этой размерной группе все еще не превышает единицы. Сердечная область все еще меньше желудочной области.

Двухлетки

Тенденции, отмеченные при переходе от малька к годовикам, сохраняются и при переходе к двухлеткам. Характерной особенностью этой группы является быстрое разрастание жаберной области. Разрастаясь, она как бы охватывает желудочную область (рис. 5). При этом размеры элементов карапакса, ограниченные цервикальной бороздой, фактически не меняются. Кроме того, в этой размерной группе отношение ширины карапакса к его длине впервые становится равным единице и по мере роста увеличивается.



Рис. 5. Изменение пропорций карапакса при переходе от годовиков к двухлеткам

Figure 5. Changes in carapace shape during transition from 'earling' to 'two-years-old' stage

Подростковая группа

В этой группе продолжается разрастание жаберных элементов, что особенно заметно при выравнивании карапаксов по длине (рис. 6).

На рис. 6 видно, что разрастание жаберной полости идет, главным образом, за счет ее переднего края. Рострум по отношению к длине карапакса сильно уменьшается.

Крабы этой размерной возрастной группы, как известно, достигают половозрелости. Их отличия от взрослых функционально половозрелых самцов краба достигают минимума. Об этом свидетельствует средний индекс ШК/ДК > 1, который при переходе к группе взрослых мало меняется. Он также мало отличается от индекса двухлеток.

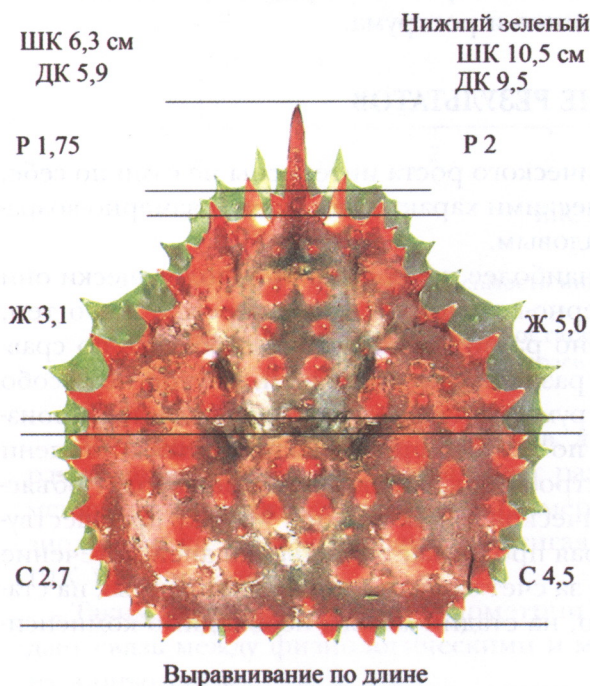


Рис. 6. Изменения в форме карапакса при переходе от двухлеток к подросткам

Figure 6. Changes in carapace shape during transition from 'two-years-old' stage to adolescent stage

Взрослые крабы

Метаморфоз размерно-возрастной группы подростков заканчивается при достижении ими размеров 12,8–14,6 см. После этого соотношение между элементами карапакса меняется мало (рис. 7).

Для большинства взрослых баренцевоморских крабов сохраняется превышение ширины карапакса над его длиной. Желудочная область, как правило, превышает сердечную. Только в двух случаях из пятнадцати сердечная область несколько превышала желудочную и в одном случае была равна ей. Во всех случаях от размерно-возрастной группы мальков до подростковой группы желудочная область превышает сердечную.

Из рис. 7 можно сделать заключение, что особи с размерами от 10 до 12,8 см более сходны между собой,

18,5 см красный
 14,6 см синий
 12,8 см коричневый
 10 см контур

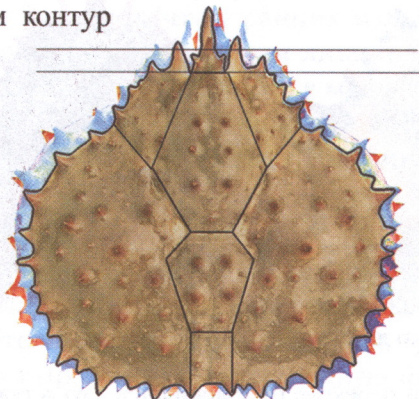


Рис. 7. Пример наложения карапакса из подростковой группы (ШК 10 см) на карапаксы взрослых крабов (ШК 18,4, 14,6 и 12,8 см)

Figure 7. Superposition of the carapace of adolescent group (ШК 10 cm) on the carapaces of adult crabs (ШК 18.4cm; 14.6 cm and 12.8 cm)

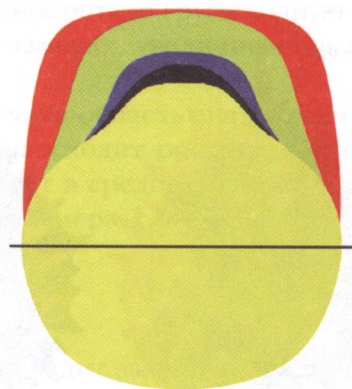


Рис. 8. Изменения формы карапакса от малька до взрослого. Форма карапакса крабов подростковой группы в черном цвете. Поперечная линия отмечает положение границы между желудочной и сердечной областями взрослых крабов

Figure 8. Changes in carapace shape from 'fry' stage to adults in the red king crab. The shape of carapace at adolescent stage is shown black. Transverse line marks position of the border between stomach and cardiac regions in adult crabs

чем с более крупными крабами. Они все еще сохраняют ювенильные черты, такие как относительно большой рострум и меньшие размеры структур, ограниченных цервикальной бороздой.

Изменения формы карапакса от малька к взрослому крабу хорошо видны на рис. 8, где форма показана без учета шипов и рострума.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Собственно особенности аллометрического роста интересны не сами по себе, а в связи с функционально-физиологическими характеристиками размерно-возрастных групп, выделенных М.В. Переладовым.

Группа мальков в этом отношении наиболее интересна. Морфологически они резко отличаются от остальных размерно-возрастных групп, прежде всего тем, что первые стадии имеют несоразмерно развитую желудочную область по сравнению с сердечной. Площадь ее в два раза больше последней. Внутри нее особо выделяются элементы желудка и рострума. Поскольку рострум является производным мандибулярного сегмента, то по его величине можно судить о степени развития мандибул. Эти особенности строения карапакса мальков находят объяснение с функциональной и физиологической точек зрения. Мальку предшествует личиночная стадия глаукотоз, которая продолжается около 20 дней, в течение которых личинка не питается, а живет за счет запасов жира, накопленных на стадиях зоэа [Эпельбаум, 2002]. Очевидно, на стадии малька необходимо компенсировать столь долгую голодовку.

По наблюдениям М.В. Переладова, сразу после оседания мальки обитают на растительных субстратах, располагаясь открыто на внешних сторонах талломов водорослей, и мало двигаются. В это время они интенсивно питаются. Любопытно, что на этой стадии они используют два способа питания, отлавливая пищевые объекты из толщи воды и собирая пищу с субстрата [Переладов, 2005]. Форма карапакса мальков, если судить по рисункам А.Б. Эпельбаум [2002], еще мало

отличается от формы карапакса глаукотоэ. Кроме того, способ добывания пищи из толщи воды сохранился от зоэа, хотя механизмы захвата кардинально изменились.

По мере роста рачки меняют характер питания и двигательную активность. Как известно понятие аллометрии включает в себя не только изменение пропорций тела или органов, но и скорость роста. Число линек у камчатского краба уменьшается по мере взросления. Надо думать, что в размерно-возрастной группе мальков оно больше чем у старших особей, что очевидно сказывается на интенсивности питания.

Поведение, питание и характер распределения крабов следующей размерно-возрастной группы меняется. По описанию В.М. Переладова, они более подвижны, чем мальки. Питаются они, как это свойственно бентосным организмам, собирая пищевые объекты с субстрата. При этом они обитают в биотопах с большим количеством убежищ. При малейшей опасности они прячутся. В целом по сравнению с мальками они ведут более подвижный образ жизни. Изменение характера двигательной активности, естественно, сказывается на увеличении интенсивности дыхания, что и отражается на форме карапакса. Жаберная область начинает обрастать желудочную.

По мере увеличения активности следующих размерно-возрастных групп процесс обрастания желудочной области продолжается, в то же время способы питания остаются прежними. В связи с этим соотношение между шириной карапакса и длиной уже меняется в пользу последней (рис. 9).

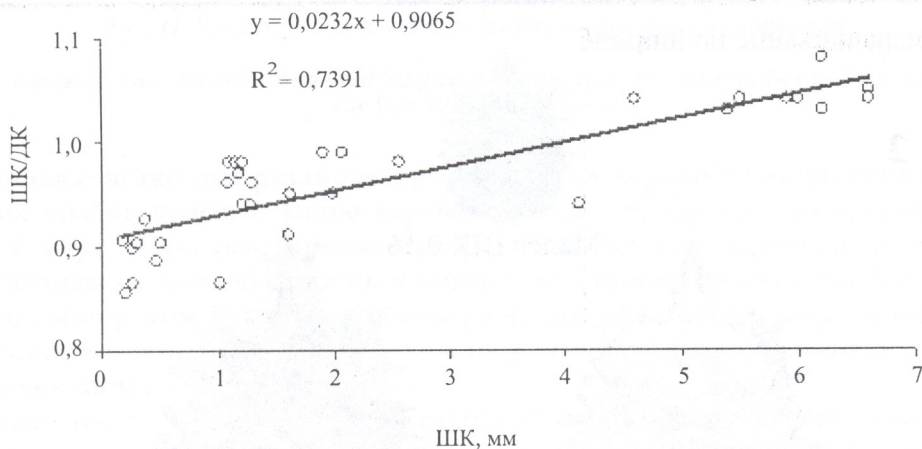


Рис. 9. Зависимость индекса ШК/ДК от ШК

Figure 9. Correlation between ratio of carapace width to carapace length (ШК/ДК) and carapace width (ШК)

Этот процесс замедляется у рачков, достигающих половозрелости при размерах карапакса более 10 см. Начиная с размера 13–14 см пропорции карапакса не меняются. Возможно, что особи с размерами карапакса менее 13 см остаются физиологически половозрелыми, достигая функциональной половозрелости при ШК 13 см и более.

Таким образом изучение аллометрии карапакса камчатского краба подтверждает связь между физиологическими и морфофункциональными особенностями их в онтогенезе.

Здесь следует указать, что данные выводы основаны главным образом на сравнении фото карапаксов, из индексов, свидетельствующих об аллометрическом характере роста камчатских крабов, был рассчитан только один (см. рис. 9).

Необходимо отметить, что из-за недостатка материала мы плохо представляем величину изменчивости в каждой размерно-возрастной группе. Дальнейшее

изучение аллометрического роста камчатского краба, безусловно, внесет свои коррективы.

В заключение можно представить общую картину иллюстрирующую характер аллометрического роста карапакса камчатского краба (рис. 10). Карапаксы старших возрастных групп наложены на карапакс малька и выравнены по ширине, для чего были увеличены размеры карапакса малька.

На этом рисунке прежде всего четко прослеживается изменение формы карапакса. Кроме того, в верхней части рисунка под цифрой 1 показаны относительные размеры первых мальков и годовиков. Нетрудно увидеть, что на этих стадиях интенсивность роста особенно велика.

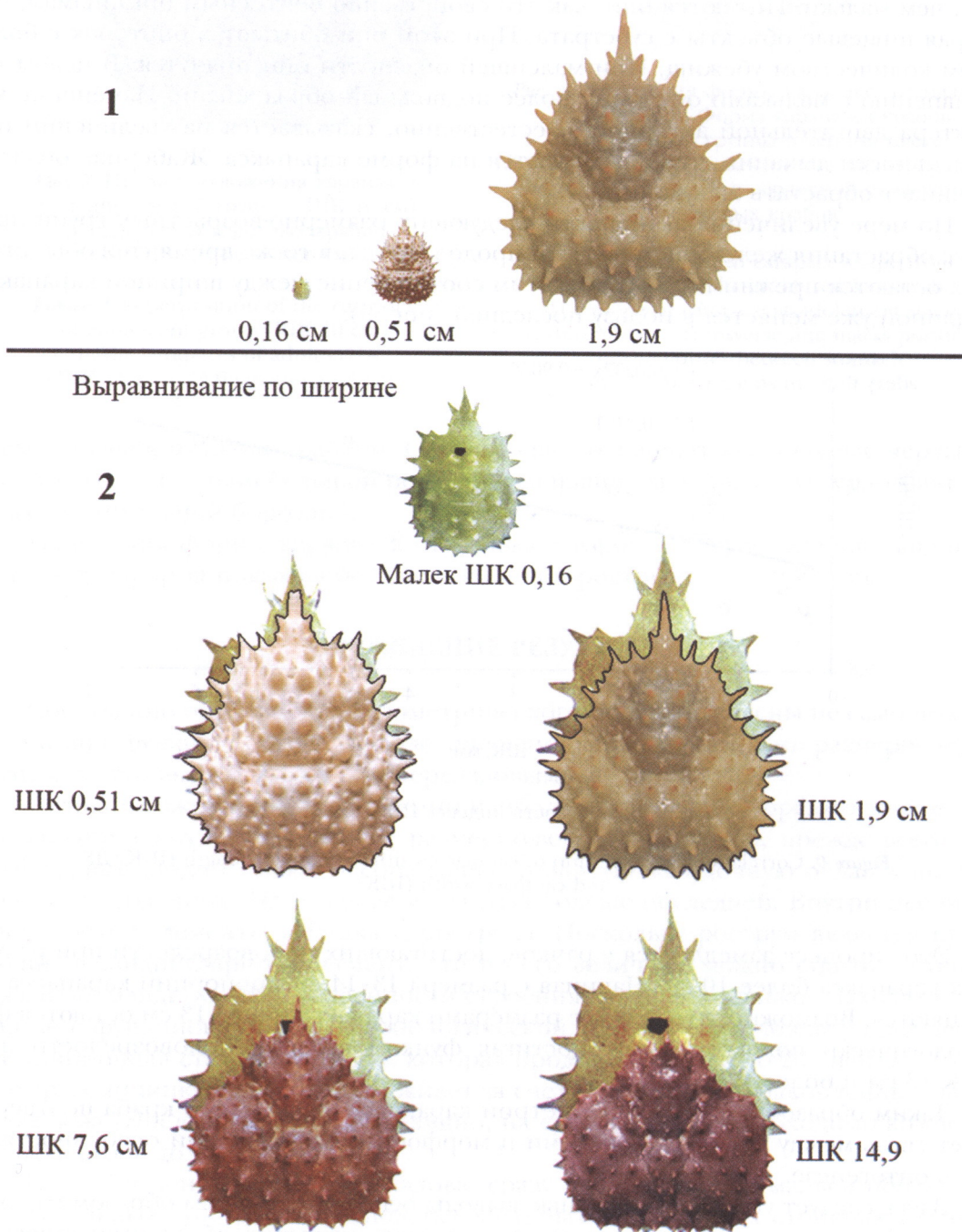


Рис. 10. Относительные размеры (1) и аллометрия карапакса (2) в процессе онтогенеза камчатского краба

Figure 10. Changes in size (1) and shape (2) of carapace during ontogeny of the red king crab

В моем распоряжении оказались также карапаксы крабов из приморской популяции и западнокамчатского шельфа. Было интересно сравнить баренцевоморских крабов с крабами из популяций нативного ареала. Наибольшие различия были обнаружены у крабов ранних стадий онтогенеза (рис. 11). Я намеренно взял годовалых крабов, мало различающихся размерами. Судя по строению роострума, утратившего вилку, возраст баренцевоморского краба больше, чем приморского. Это позволяет исключить предположение, что различия носят возрастной характер.

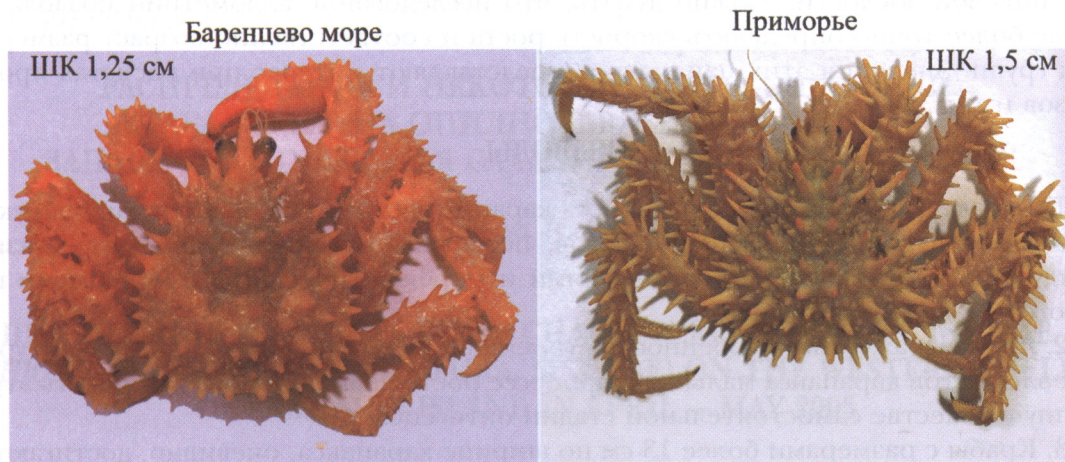


Рис. 11. Внешний вид годовиков из Баренцева моря и Приморья

Figure 11. General view of the red king crab earling from the Barents Sea and Russian Far East (Primorie) region

Наиболее четко эти различия проявляются в характере вооружения. У приморских крабов краевые шипы карапакса мощные, сильно заостренные и, по крайней мере, в два раза превышают размеры таковых баренцевоморских. По краю карапакса с каждой стороны у приморских крабов на два шипа больше, чем у баренцевоморских. Имеются различия в форме и величине вооружения роострума. Данные различия наиболее сильны на ранних стадиях онтогенеза. Причины этих изменений нуждаются в изучении.

Можно думать, что новые для камчатского краба физико-химические и биологические факторы среды привели к возникновению необычного фенотипа, так называемого морфоза [Гродницкий, 2002]. В таком случае мы наблюдаем начало аллопатрического видообразования, смущает лишь небольшое число поколений со времени переселения.

В то же время, по предварительным данным, структурные элементы карапакса ювенильных стадий баренцевоморских крабов сохраняют те же пропорции, что и приморских. Различия же в характере вооружения не трудно связать с защитной функцией, которая лучше выражена у приморских крабов.

В последнее время развитие защитных структур у ракообразных стали уверенно связывать с наличием хищников в водоеме [Котов, 2006]. Показано, что метаболиты хищников, представленные белками-кетонами, стимулируют как защитное поведение, так и образование защитных приспособлений жертв. Возможно, что переселенцы, попав в новую среду обитания, не воспринимают новые для них кетоны. Этим и можно объяснить снижение защитной функции карапакса.

Что касается различий взрослых крабов, то у всех промеренных (более 50 экз.) приморских и охотоморских особей сердечная область всегда превосходит по размерам желудочную, хотя в некоторых случаях не намного. У переселенцев же она меньше, что характерно для ювенильных особей из всех районов. По мнению В.М. Переладова, небольшая продолжительность и протяженность мигра-

ций крабов баренцевоморской популяции привели к сохранению особенностей ювенильных стадий. Другими словами, баренцевоморские крабы меньше двигаются. Я считаю, что данное предположение весьма правдоподобно и дальнейшие исследования покажут его справедливость.

С практической точки зрения необходимость продолжения подобных исследований определяется возможностью выделения групп с различной физиологической зрелостью, особенно при достижении камчатским крабом функциональной половой зрелости. Можно думать, что исследование аллометрии позволит также более точно определять скорость роста и соответственно возраст размерных групп. Значения этих параметров представляют интерес при расчетах прогнозов и т. д.

ВЫВОДЫ

1. Характер аллометрического роста карапакса камчатских крабов хорошо укладывается в концепцию симморфозов, позволяя объяснить причинную связь между функционально-физиологическими и морфологическими изменениями в онтогенезе камчатских крабов.

2. Ярко выраженные особенности строения и изменение пропорций структурных элементов карапакса мальков в процессе роста позволяют рассматривать эту группу в качестве самостоятельной стадии онтогенеза.

3. Крабы с размерами более 13 см по ширине карапакса, очевидно, достигают функциональной половой зрелости.

Считаю своим приятным долгом выразить благодарность своим коллегам: О.Ю. Вилковой, Н.Б. Тальберг, М.Б. Елецкой, М.В. Переладову, Е.В. Войдакову, В.А. Штрику и Р.Р. Борисову, с готовностью снабжавших меня фотографиями крабов и сырым материалом.

Я также очень признателен М.В. Переладову, А.И. Буяновскому и М.Ю. Сабурину за дельные советы и замечания при обсуждении рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

Гродницкий Д.А. 2002. Две теории биологической эволюции. Саратов: Научная книга. 160 с.

Ковачева Н.П., Калинин А.В., Эпельбаум А.Б., Борисов Р.Р., Лебедев Р.О. 2005. Культивирование камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815). Часть 1. М.: Изд-во ВНИРО. 76 с.

Котов А.А. 2006. Морфология, систематика, и филогения ветвистоусых ракообразных отряда ANOMOPODA (CRUSTACEA, BRANCHIOPODA) // Дисс. на соиск. уч. ст. д-ра биол. наук. М.

Переладов М.В. 2003. Некоторые особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на прибрежных мелководьях Баренцева моря // Донные экосистемы Баренцева моря: Труды ВНИРО. М.: Изд-во ВНИРО. С. 103–119.

Переладов М.В. 2005. Особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus* Tilesius) на прибрежных мелководьях Баренцева моря // Автореферат дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.

Эпельбаум А.Б. 2002. Афагия глаукотое камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) // VI Всероссийская конференция по промысловым беспозвоночным: Тезисы докладов. М.: Изд-во ВНИРО. С. 67–69.