

ОСОБЕННОСТИ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ КРАБА-СТРИГУНА ОПИЛИО (BRACHYURA, MAJIDAE) ПРИСАХАЛИНСКИХ ВОД

Е. Р. Первеева

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

ВВЕДЕНИЕ

Половое созревание крабов-стригунов имеет особенности, вызывающие немало сложностей в интерпретации отдельных этапов жизненного цикла и регулировании добычи этих важных в промысловом отношении объектов. Половое созревание стригуна опилио определяется по наступившим изменениям в пропорциях клешни для самцов (Hartnoll, 1963; Kanno, 1972; Donaldson et al., 1980; Conan, Comeau, 1986; Donaldson, 1988) и абдомена для самок (Watson, 1970) относительно ширины карапакса.

К отличительным особенностям линейного роста и созревания стригунов следует отнести весьма интересный феномен «морфометрического» созревания самцов (Conan, Comeau, 1986; Paul, 1992). Самцы, обнаруживающие зрелые сперматофоры (физиологическая, или «гонадная» половозрелость), не всегда способны к спариванию. Физиологически половозрелые особи с недифференцированной клешней (узкопалые самцы – по терминологии Б. Г. Иванова и В. И. Соколова (1997), не достигшие «морфометрической» зрелости, в строгом смысле слова половозрелыми не являются (Низяев, 2005), поскольку часто не способны захватывать и удерживать самок в течение длительного периода (до трех недель) предкопулятивной деятельности и собственно копуляции. Биологический смысл дифференциации клешни заключается в необходимости осуществления полового поведения. Дифференциация клешни происходит на этапе функционального созревания в самом конце периода роста крабов, после так называемой терминальной линьки.

В процессе полового созревания абдомен самок растет значительно быстрее по отношению к ширине карапакса, и после линьки созревания меняет узкотрапещиевидную форму на чашеобразную. Биологический смысл изменения пропорций тела самок заключается в необходимости вынашивания оплодотворенной икры и формирования выводковой камеры.

Определение возраста/размера, при котором особи в популяции становятся половозрелыми, имеет немаловажное значение, поскольку этот размер служит для установления многих параметров популяции – таких, как возраст первого размножения животных, возраст минимальной смертности; а также служит основой для определения промысловой меры.

Цели настоящей работы – описать особенности полового созревания и зависимости между размерами клешни и живота от ширины карапакса в процессе созревания, рассчитать размер 50%-ной половозрелости самцов стригуна опилю у берегов о. Сахалин, что позволит в дальнейшем разработать биологически обоснованную промысловую меру. Предлагаемая работа продолжает серию публикаций автора об особенностях репродуктивной биологии и аллометрии роста шельфовых и батинальных крабов-стригунов (Первеева, 1995, 1996, 2000, 2002).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Размер 50%-ной половозрелости – размер тела (ширина или длина карапакса), по достижении которого не менее половины особей становятся половозрелыми. Для определения размера 50%-ной половозрелости самцов стригуна опилю и параметров уравнений связи размеров клешни (у самцов) и живота (у самок) с размерами карапакса использовали данные биоанализов и морфометрического анализа, полученные из траловых и ловушечных уловов в 1997–2002 гг. Объем собранного материала показан в таблице 1.

Таблица 1

Объем материала, собранного для исследования особенностей полового созревания стригуна опилю в присахалинских водах за период с 1997 по 2002 г.

Вид проведенных работ	Район исследований		
	западный Сахалин, ♂ / ♀, экз.	залив Анива, ♂ / ♀, экз.	восточный Сахалин, ♂ / ♀, экз.
Определение размера половозрелости самцов	2987**/–	198*/–	1715**/–
Расчет параметров уравнений связи высоты клешни (♂) и /ширины живота (♀) с шириной карапакса	338*/3263**	198*/158*	558*/562*

* Данные морфометрического анализа из уловов трала.

** Данные биоанализов из уловов ловушек и трала.

Поскольку в уловах ловушек в значительной степени преобладают «морфометрически» зрелые самцы, а незрелые в уловах ловушек встречаются значительно реже (Михайлов и др., 2003; Карасев, 2004), для расчета коэффициентов уравнений связи между размерами клешни и карапакса у самцов использовали данные морфометрического анализа из уловов трала. Для самок западного Сахалина сделано исключение, поскольку траловых данных недостаточно. По заливу Анива, напротив, отсутствуют данные по ловушкам, поэтому при определении размера половозрелости обработаны данные морфометрического анализа из траловых уловов.

Ширину карапакса измеряли по его наибольшей величине без учета шипов, высоту правой клешни – по наибольшей высоте, ширину abdomena самок – в самой широкой его части (пятый абдоминальный сегмент) с точностью до 0,1 мм. В сборе материала принимали участие девять сотрудников СахНИРО (в том числе и автор), ТИПРО-центра и ИБМ ДВО РАН.

Вслед за Б. Г. Ивановым и В. И. Соколовым (1997) самцов краба разделяли на широкопалых (ШС) – «морфометрически» зрелых, и узкопалых (УС) – «морфометрически» незрелых особей, хотя авторы и признают некоторую условность такой терминологии, поскольку в процессе дифференциации увеличиваются не столько пальцы, сколько вся клешня. Подобной терминологии придерживаются и другие исследователи (Михайлов и др., 2003; Карасев, 2004).

Для более четкого разделения массивов данных был применен логарифмический масштаб. На графике с двумя эллипсовидными «облачками» точек, демонстрирующими две обособленные группы самцов краба, на глаз проводили прямую, разделяющую два массива данных. С помощью встроенных функций Microsoft Excel определили значения a и b линейной функции. Затем все точки были классифицированы на лежащие над разделительной прямой (широкопалые самцы) и под ней (узкопалые самцы). Для двух выделенных массивов данных «морфометрически» незрелых и зрелых самцов краба были рассчитаны коэффициенты линейной регрессии, аппроксимирующей связь между логарифмом высоты клешни и логарифмом шириной карапакса.

Связь ширины карапакса и доли ШС среди самцов размерных классов с классовым интервалом 5 мм аппроксимировали логистической S-образной кривой, коэффициенты которой находили по уравнению Ферхюльста (Лакин, 1990):

$$P=100/(1+10^{a+bW_c}),$$

где W_c – ширина карапакса; a и b – коэффициенты; P – доля крабов в процентах. Откуда получаем, что при $P=50\%$ $W_c = -a/b$. Определяли размер 50%-ной половозрелости, поскольку наступление половозрелости у самцов краба жестко не связано с размерами.

В настоящей работе половозрелыми считали самок с широким чашеобразным абдоменом, неполовозрелыми – самок с абдоменом узкотрапецевидной формы, плотно прижатым к телу. Неполовозрелых и половозрелых самок разделяли аналогично самцам. Созревание и размер наступления 50%-ной половозрелости для самок краба в данной работе не рассматриваются, поскольку это подробно описано в предыдущих публикациях (Первеева, 1996, 2002).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Дифференциация клешни у самцов и abdomena у самок стригуна опилио в процессе полового созревания

На графиках роста клешни самцов стригуна опилио с увеличением размеров тела не имеется точки перегиба (рис. 1–3), по наличию которой легко можно определить наступление функциональной половозрелости крабов популяции, как это свойственно, например, литодидам (Живоглядова, 2001; Клитин, 2003; Низяев, 2005). Именно эта особенность роста и развития стригунов затрудняет четкое и быстрое разделение половозрелых и неполовозрелых самцов краба на функционально зрелых и незрелых особей по размеру карапакса.

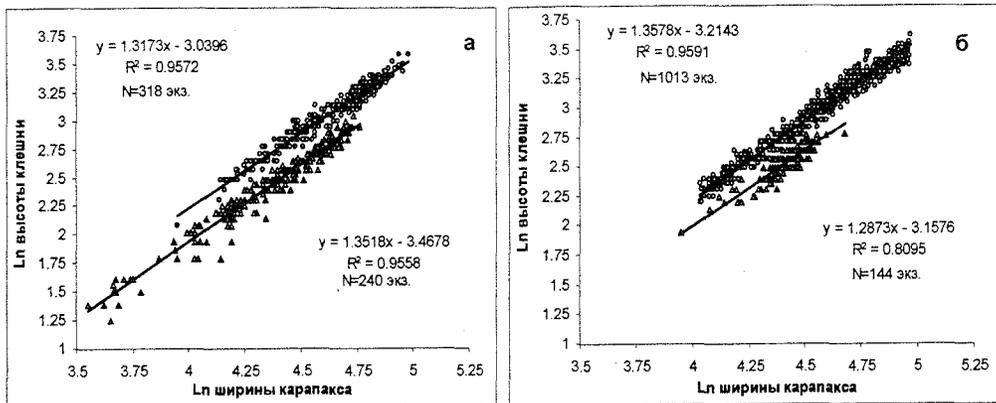


Рис. 1. Соотношение высоты клешни и ширины карапакса у самцов стригуна опилио восточного Сахалина по данным трала (а) и ловушек (б)

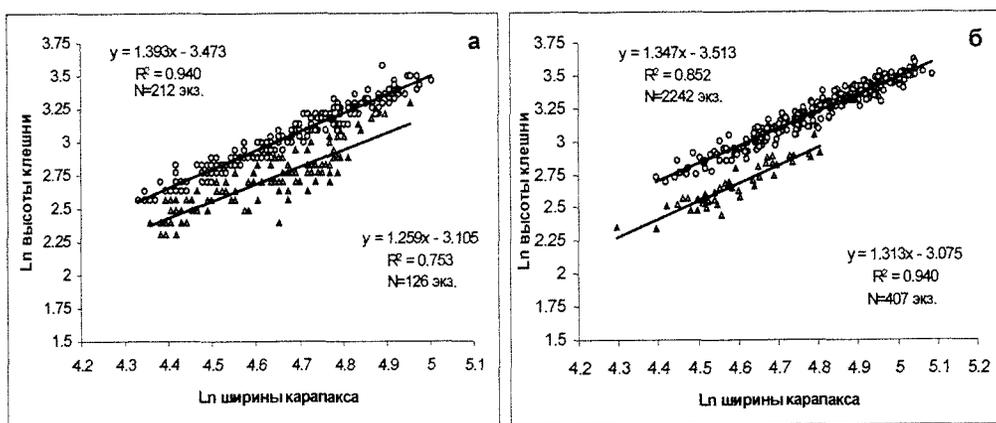


Рис. 2. Соотношение высоты клешни и ширины карапакса у самцов стригуна опилио западного Сахалина по данным трала (а) и ловушек (б)

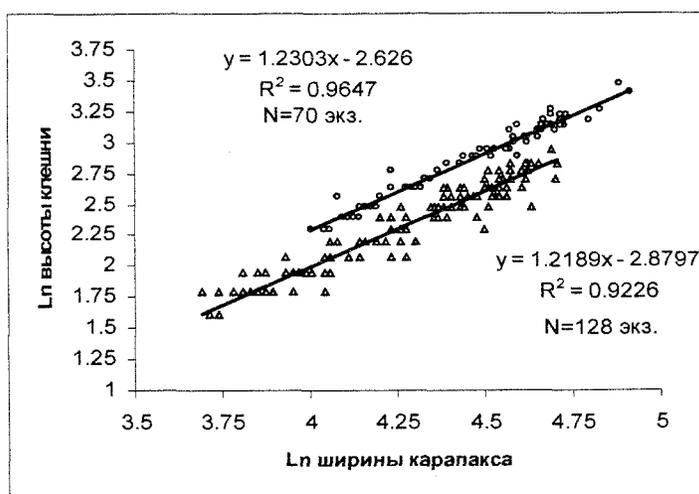


Рис. 3. Соотношение высоты клешни и ширины карапакса у самцов стригуна опилио залива Анива по данным трала

Для эффективного разделения функционально, или «морфометрически» незрелых и зрелых самцов ранее было предложено использовать ширину карапакса и высоту клешни как наиболее простые для измерения и информативные признаки (Сопан, Сомеау, 1986). Для того чтобы продемонстрировать факт дифференциации клешней стригуна опилио с увеличением линейных размеров в процессе созревания, мы построили графики, откладывая на оси ординат натуральный логарифм высоты клешни, а по оси абсцисс – логарифм ширины карапакса (Сопан et al., 1988). Зависимости высоты клешни от ширины карапакса самцов стригуна восточного, западного Сахалина и залива Анива, рассчитанные по измерениям крабов из траловых и ловушечных уловов, позволяют наглядно продемонстрировать вышесказанное (см. рис. 1–3).

Иллюстрации отчетливо демонстрируют разделение поля данных на две части. Очевидно, что верхний массив данных – это «морфометрически» зрелые самцы (широкопалые самцы), нижний – «морфометрически» незрелые (узкопалые самцы). При этом оба поля данных широко перекрываются. Другими словами, проекции двух облаков на ось логарифма ширины карапакса накладываются одна на другую (см. рис. 1–3).

Для двух разделенных массивов данных рассчитали показатели уравнений, аппроксимирующих связь между шириной карапакса и высотой клешни. Они приведены в таблице 2. Для описания указанной зависимости использовали данные морфометрического анализа из траловых уловов, так как в ловушках встречаются, по большей части, половозрелые самцы с дифференцированной клешней. Так, у восточно-сахалинского побережья острова узкопалые самцы составляли 43,0% от общего количества самцов стригуна опилио в трале, а в уловах ловушек – 12,5%. Для западного Сахалина отмечена аналогичная картина. Здесь «морфометрически» незрелых самцов в траловых уловах было 37,3%, а в ловушечных – 15,4%. В траловых уловах в северной части Охотского моря (2000 г.) доминировали узкопалые самцы (76%), а в ловушечных (1998–1999 гг.) – широкопалые (92%) (Михайлов и др., 2003).

Таблица 2

Коэффициенты уравнений регрессий*, описывающих зависимости между шириной карапакса ($\ln W_c$) и высотой клешни ($\ln H_{ch}$) самцов краба-стригуна опилио присахалинских вод (из траловых уловов)

Район о. Сахалин	a	±a	b	±b	r	±r	N, экз.
Неполовозрелые							
Западный Сахалин	-3,105	0,010	1,259	0,065	0,868	0,045	126
Восточный Сахалин	-3,468	0,005	1,352	0,019	0,978	0,014	240
Залив Анива	-2,880	0,009	1,219	0,031	0,961	0,025	128
Половозрелые							
Западный Сахалин	-3,473	0,003	1,393	0,024	0,969	0,017	212
Восточный Сахалин	-3,040	0,003	1,317	0,016	0,978	0,012	318
Залив Анива	-2,626	0,003	1,230	0,029	0,982	0,023	70

* Линейная регрессия вида $\ln(H_{ch}) = a + b \times \ln(W_c)$.

Вероятно, между широкопалыми и узкопалыми самцами существует определенная конкуренция, что выражается в некотором подавлении первыми вторых. При этом даже при преобладании узкопалых самцов в ловушки удается попасть немногим из них (Hoenig, Dawe, 1991 – цит. по: Иванов, 2000). Явление избегания узкопалыми самцами широкопалых, на что первыми обратили внимание канадские исследователи (Conan, Comeau, 1986), свойственно стригуну опилио как виду. Это получило дополнительное подтверждение в результатах работ по мечению, проведенных магаданскими учеными в 1999 г. в североохотоморских водах (Михайлов и др., 2003). Ослабление конкуренции происходит, видимо, в тех случаях, когда численность широкопалых самцов становится существенно ниже, чем узкопалых (Карасев, 2004).

Линейные регрессии сравнивали в соответствии со стандартными статистическими методиками, рекомендованными в соответствующей литературе (Урбах, 1964). Для крабов из трех исследуемых районов установили, что для неполовозрелых самцов различия дисперсий недостоверны на 95%-ном уровне значимости, тогда как для половозрелых самцов – достоверны (табл. 3). Не различаются коэффициенты *a* для западного Сахалина и залива Анива и *b* для западного Сахалина по сравнению с восточным Сахалином и заливом Анива. Для половозрелых самцов краба достоверно различаются для всех трех районов дисперсии и коэффициент *a*. Для коэффициента *b* регрессии различия недостоверны лишь для восточного Сахалина и залива Анива. В сравниваемых районах наблюдаются явные изменения пропорций отдельных признаков (для самцов – размеров клешни, для самок – абдомена) стригуна опилио относительно ширины карапакса в процессе созревания особи (см. рис. 1–3).

При сравнении достоверности различий регрессий для половозрелых и неполовозрелых самцов в каждом из районов установили, что различия значимы практически для всех исследуемых акваторий (см. табл. 3).

Обращает на себя внимание тот факт, что облака точек на рисунках 1–3 широко перекрываются. Очевидно, что дифференциация клешни в результате полового созревания свойственна самцам краба, находящимся в весьма широком диапазоне линейных размеров карапакса. Другими словами, размеры как «морфометрически» незрелых, так и зрелых самцов краба широко варьируются. У восточного Сахалина широкопалые самцы имели размеры карапакса от 52 до 146 мм, у западного Сахалина – от 76 до 149 мм, в заливе Анива – от 55 до 136 мм. Для узкопалых самцов диапазон ширины карапакса не менее широк. Так, у восточного Сахалина узкопалые особи имели ширину карапакса от 35 до 117 мм, у западного Сахалина – от 48 до 134 мм, в заливе Анива – от 40 до 111 мм. Самцы одного размера в пределах определенного диапазона (например, от 52 до 117 мм у восточного Сахалина) могут быть как половозрелыми, так и неполовозрелыми.

Такая особенность полового созревания самцов краба отмечена исследованиями для многих частей ареала стригуна опилио. По данным В. И. Михайлова с соавторами (2003), в северной части Охотского моря широкопалые самцы имели ширину карапакса от 41 до 166 мм, а узкопалые имели наибольший размер карапакса 131 мм (Карасев, 2004). Другие исследователи наблюдали у узкопалых крабов из разных районов Охотского моря максимальный размер 140–155 мм (Иванов, Соколов, 1997).

Таблица 3

**Оценка достоверности различий линейных регрессий самок
стригуна опилио присахалинских вод (уровень значимости 0,95)**

Сравниваемые районы присахалинских вод и группы самок	Критерии					Различия
	F _{факт}	F _{критич}	t _{факт-a}	t _{факт-b}	t _{критич}	S/a/b
	Неполовозрелые самки					
Западный Сахалин – восточный Сахалин	1,027	1,303	2,914	1,369	1,967	-/+/-
Западный Сахалин – залив Анива	1,047	1,343	1,610	0,559	1,970	-/-/-
Восточный Сахалин – залив Анива	1,075	1,301	4,815	3,571	1,967	-/+/+
	Половозрелые самки					
Западный Сахалин – восточный Сахалин	1,389	1,234	5,390	2,468	1,965	+/+/+
Западный Сахалин – залив Анива	3,020	1,408	10,361	3,255	1,969	+/+/+
Восточный Сахалин – залив Анива	4,196	1,392	5,155	1,545	1,966	+/+/-
	Западный Сахалин					
Половозрелые и неполовозрелые самки	1,792	1,296	3,176	2,184	1,967	+/+/+
	Восточный Сахалин					
Половозрелые и неполовозрелые самки	1,324	1,219	4,629	2,106	1,964	+/+/+
	Залив Анива					
Половозрелые и неполовозрелые самки	5,169	1,437	2,243	0,186	1,972	+/+/-

Примечание: S – дисперсия; a и b – коэффициенты регрессии; (+) различия достоверны; (-) различия недостоверны.

Для самок дифференциация abdomena необходима для формирования выводящей камеры. Ранее было установлено, что для самок крабов-стригунов характерна высокая корреляция между степенью зрелости гонад и внешней морфологией, что выражается в изменении скорости роста abdomena по отношению к ширине карапакса (Watson, 1970). Дифференциация роста abdomena по мере созревания самок краба для разных районов присахалинских вод показана на рисунке 4.

Для западного Сахалина использованы данные из ловушечных уловов, поскольку выборка из уловов трала очень мала. По этой причине в сборах преобладают более крупные самки, поскольку мелкие особи значительно хуже облавливаются ловушками (см. рис. 4а). Половозрелые и неполовозрелые самки, как и самцы, на графике зависимости ширины abdomena от ширины карапакса образуют ясно различимые облака точек. Коэффициенты уравнений, описывающих связь между шириной карапакса и шириной abdomena, приведены в таблице 4.

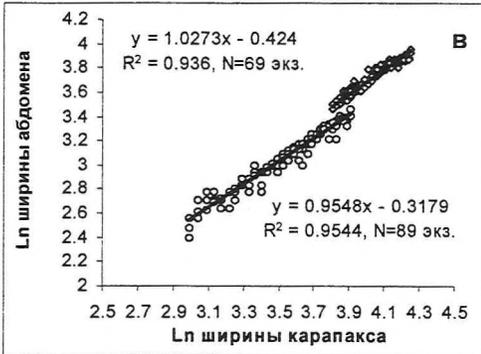
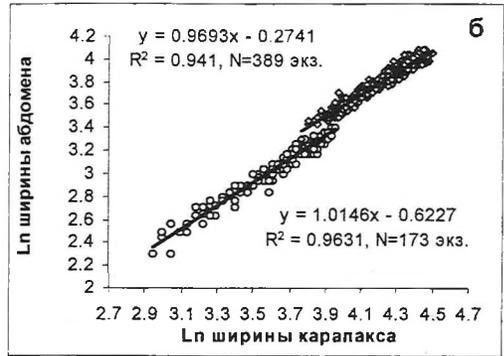
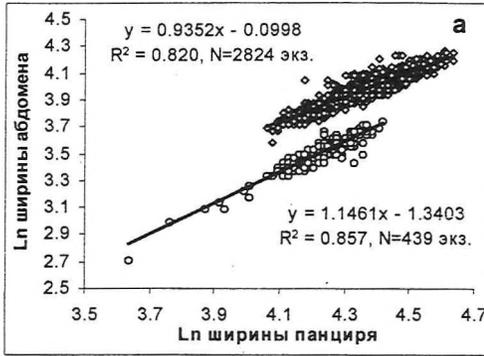


Рис. 4. Соотношение ширины abdomена и ширины каракакса у самок краба-стригуна опилио западного Сахалина (а), восточного Сахалина (б) и залива Анива (в)

Таблица 4

Коэффициенты уравнений регрессий*, описывающих зависимости между шириной каракакса (LnW_c) и шириной abdomена (LnW_a) самок краба-стригуна опилио присахалинских вод (из траловых и ловушечных уловов)

Район о. Сахалин	a	±a	b	±b	г	±г	N, экз.
Неполовозрелые							
Западный Сахалин	0,262	0,025	1,146	0,022	0,926	0,018	439
Восточный Сахалин	0,537	0,030	1,015	0,016	0,981	0,015	173
Залив Анива	0,728	0,057	0,955	0,022	0,977	0,023	89
Половозрелые							
Западный Сахалин	0,905	0,033	0,935	0,008	0,906	0,008	2824
Восточный Сахалин	0,760	0,040	0,969	0,012	0,970	0,012	389
Залив Анива	0,654	0,086	1,027	0,033	0,967	0,031	69

* Линейная регрессия вида $Ln(W_a) = a + b \times Ln(W_c)$.

Самки краба, как и самцы, из разных местообитаний у берегов о. Сахалин явно обладают существенными различиями. При сравнении линейных регрессий для самок из трех районов сахалинского побережья установили, что для неполовозрелых самок регрессии различаются как по дисперсиям, так и по обоим коэффициентам регрессий на 95%-ном уровне значимости, за исключением сравниваемых выборок восточного Сахалина и залива Анива.

Для линейных регрессий, описывающих соотношение ширины карапакса и абдомена половозрелых самок, оказались незначимыми только различия коэффициента b (табл. 5). Дифференциация роста абдомена у самок, наряду с таковой роста клешни у самцов, доказывает, что в процессе роста стригуна опилио пропорции его тела достоверно изменяются, причем наиболее сильные изменения происходят в процессе полового созревания. Сравнивая линейные регрессии для неполовозрелых и половозрелых самок в каждом из районов, получили значимые различия для западного и восточного Сахалина. Для залива Анива достоверны только различия дисперсий, что, возможно, обусловлено недостаточным объемом выборки.

Таблица 5

Оценка достоверности различий линейных регрессий самок стригуна опилио присахалинских вод (уровень значимости 0,95)

Сравниваемые районы присахалинских вод и группы самок	Критерии					Различия S/a/b
	F _{факт}	F _{критич}	t _{факт-а}	t _{факт-б}	t _{критич}	
Неполовозрелые самки						
Западный Сахалин – восточный Сахалин	1,310	1,249	11,021	4,729	1,964	+/+/+
Западный Сахалин – залив Анива	2,125	1,335	15,153	5,065	1,965	+/+/+
Восточный Сахалин – залив Анива	1,623	1,377	3,923	1,976	1,970	+/+/-
Половозрелые самки						
Западный Сахалин – восточный Сахалин	7,289	1,139	3,317	1,046	1,961	+/+/-
Западный Сахалин – залив Анива	45,730	1,367	6,352	0,419	1,961	+/+/-
Восточный Сахалин – залив Анива	6,274	1,390	2,943	0,754	1,965	+/+/-
Западный Сахалин						
Половозрелые и неполовозрелые самки	6,442	1,131	23,597	3,904	1,961	+/+/+
Восточный Сахалин						
Половозрелые и неполовозрелые самки	1,157	1,253	5,356	2,202	1,964	-/+/+
Залив Анива						
Половозрелые и неполовозрелые самки	3,340	1,471	1,601	1,358	1,975	+/-/-

Обозначения – те же, что в таблице 3.

В результате проведенного исследования отмечено наличие аллометрии роста по параметрам клешни у самцов и абдомена у самок (см. рис. 1–4). В процессе роста и развития крабов пропорции их тела адаптивно меняются в соответствии с выполняемыми функциями. Таким образом, благодаря дифференциации роста отдельных частей тела краба в процессе полового созревания такие признаки, как размеры клешни (высота) для самцов и размеры абдомена (ширина) для самок, являясь вторичными половыми признаками, могут наилучшим образом служить индикаторами полового созревания стригунов.

Размер наступления половозрелости у самцов стригуна опилио

До настоящего времени не существует единого мнения о том, по достижении какого размера самцы стригунов опилио становятся безусловно половозрелыми, так как у них нет наружных структур, регистрирующих наступление полового созревания, в отличие от самок. Если у самок половозрелость легко устанавливается по более широкому абдомену и наличию икры на плеоподах, то у самцов внешне половозрелость не определяется. У самцов краба необходимо осматривать семяпроводы, но наличие сперматофоров однозначно свидетельствует лишь о наступлении физиологической («гонадной») половозрелости (Conan, Comeau, 1986; Федосеев, 1988).

В. Я. Федосеев (1988) в своей работе, посвященной сперматогенезу стригуна опилио из зал. Петра Великого, показал, что сперматозоиды появляются у крабов с шириной карапакса от 45 до 50 мм, однако физиологически зрелыми они становятся, имея размеры не менее 60 мм. В связи с этим самцы размером менее 60 мм, несмотря на обнаружение у них сперматофоров, отнесены этим автором к незрелым животным. При этом оказалось, что крупные самцы (более 100 мм по ширине карапакса) обладают в два раза большей продуктивностью, чем маломерные особи (менее 100 мм), и несут значительную нагрузку по воспроизводству популяции. Крабы с шириной карапакса от 60 до 100 мм перед нерестом имели в среднем около 200 тыс., более крупные – 400 тыс. сперматофоров в каждом семеннике. Поскольку размеры сперматофоров у таких особей приблизительно одинаковы, то количество сперматозоидов у более крупных самцов вдвое больше.

В водах атлантического побережья Канады сперматофоры обнаруживаются у гораздо меньших по размерам особей – 37 мм, а 50% достигают физиологической зрелости при достижении ширины карапакса около 39 мм (Sainte-Marie et al., 1995). Основываясь на исследованиях семенников (testes) и половых придатков (vasa deferentia), а также наличии зрелых сперматофоров у самцов краба-стригуна опилио из зал. Св. Лаврентия, Д. Уотсон (Watson, 1970) пришел к выводу, что размер 50%-ной физиологической половозрелости составляет 57 мм. По данным Т. Огата (Ogata, 1973), самцы стригуна опилио становятся половозрелыми при ширине карапакса около 66 мм, однако при этом не ясно, какая половозрелость имеется в виду.

Физиологически зрелых особей, не достигших «морфометрической» зрелости, половозрелыми можно считать лишь условно. Обнаружение у самцов крабов зрелых сперматофоров регистрирует наступление лишь физиологической зрелости, что само по себе не гарантирует успешного воспроизводства. Однако сам факт возможности такого участия в размножении позволяет рассматривать эту группу самцов как своего рода резерв мужского репродуктивного стада популяции (Низяев, 2005). Для самцов размер физиологической половозрелости практически не оказывает влияния на репродуктивные процессы в популяции.

Применение морфометрического метода определения половозрелости основано на нахождении размера тела, по достижении которого происходит изменение пропорций тела, что позволяет зарегистрировать наступление «морфометрической» половозрелости (Hartnoll, 1963; Kanno, 1972; Donaldson et al., 1980; Somerton, 1981; Donaldson, 1988). Помимо понятий физиологической и «морфометрической» зрелости предложен термин «функциональная» зрелость (Conan, Comeau, 1986). «Функциональная» зрелость наступает при непосред-

ственной готовности самцов краба к спариванию. Некоторые исследователи выделяют и «поведенческое» созревание, следующее после линьки «морфометрического» созревания (Watters, Habdey, 1998). «Поведенческое» созревание аналогично «функциональной» зрелости.

Наиболее информативным биологическим параметром для контроля над состоянием популяции является размер функциональной (для стригуна опилио – «морфометрической») половозрелости, т. е. размер, по достижении которого самцы в природных условиях побеждают в конкурентной борьбе за самку и участвуют в спаривании (Низяев, 2005). Ранее было показано, что более доступной процедурой установления половозрелости, чем применение гистологических методов, является графическое изображение зависимости высоты клешни самцов от ширины карапакса в логарифмическом виде (Conan, Comeau, 1986; Иванов, Соколов, 1997). Размер, при котором самцы краба-стригуна опилио достигают «морфометрической» половозрелости, варьируется весьма широко, что подтверждается исследованиями многих авторов (Taylor et al., 1985; Conan, Comeau, 1986; Conan et al., 1988; Sainte-Marie et al., 1995; Михайлов и др., 2003).

По нашим данным, краб-стригун опилио западного Сахалина может достигать «морфометрической» зрелости, имея размер более 76 мм по ширине карапакса, крабы, обитающие у восточного Сахалина, – 55 мм, в заливе Анива – 52 мм. Максимальный размер неполовозрелых узкопалых самцов в заливе Анива и у восточного Сахалина составляет около 111 и 117 мм соответственно, у западного Сахалина он существенно больше – 134 мм (табл. 6).

Таблица 6

Предельные значения ширины карапакса «морфометрически» зрелых (ШС), незрелых (УС) и размер 50%-ной «морфометрической» зрелости самцов краба-стригуна опилио присахалинских вод

Район обитания	$W_{c \max}$, мм	$W_{c \min}$ ШС, мм	$W_{c \max}$ УС, мм	$SMM_{50\%}$, мм
Западный Сахалин	172	76	134	92
Восточный Сахалин	153	55	117	86
Залив Анива	143	52	111	83

Примечание: W_c – ширина карапакса, $W_{c \min}$ – минимальная ширина карапакса, $W_{c \max}$ – максимальная ширина карапакса, $SMM_{50\%}$ – размер 50%-ной половозрелости, ШС – широкопалые самцы, УС – узкопалые самцы.

Увеличение доли широкопалых самцов стригуна опилио в присахалинских водах по мере роста линейных размеров тела показано на рисунке 5. Связь ширины карапакса и доли широкопалых самцов аппроксимировали логистической S-образной кривой, коэффициенты которой находили по уравнению Ферхюльста (Лакин, 1990):

$$P=100/(1+10^{a+bW_c}),$$

где W_c – ширина карапакса; a и b – коэффициенты; P – доля крабов в процентах. Размер 50%-ной «морфометрической» половозрелости рассчитывали по найденным коэффициентам a и b уравнения, потому что при $P=50\%$ $W_c = -a/b$.

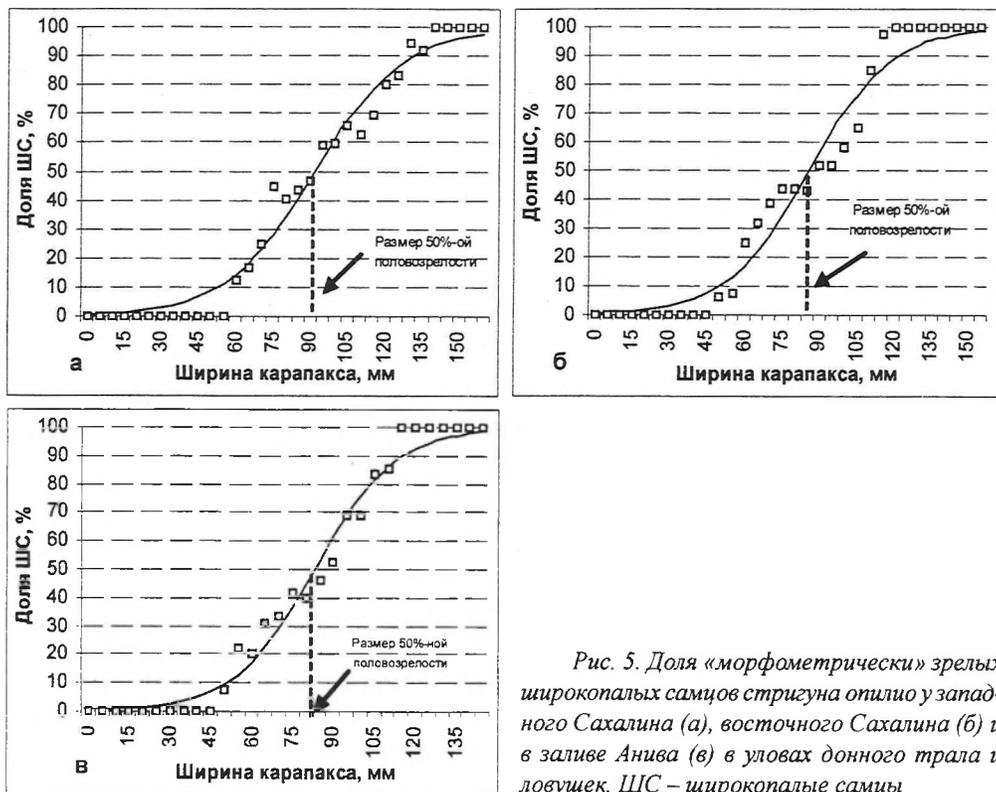


Рис. 5. Доля «морфометрически» зрелых широкопалых самцов стригуна опилио у западного Сахалина (а), восточного Сахалина (б) и в заливе Анива (в) в уловах донного трала и ловушек. ШС – широкопалые самцы

Полученные данные по размеру 50%-ной половозрелости свидетельствуют о сходстве этого параметра для самцов залива Анива и восточного Сахалина (83 и 86 мм соответственно). Для стригунов, обитающих у западного Сахалина, он несколько больше (92 мм). У самцов стригуна опилио в североохотоморских водах 50%-ная «морфометрическая» половозрелость наступает при довольно близких значениях ширины карапакса (90 мм) (Михайлов и др., 2003).

Как это было отмечено ранее для равношипого краба (Низяев, 2005), у краба-стригуна опилио в сахалинских водах также существует весьма тесная связь ($r^2=0,999$) между размером 50%-ной половозрелости и предельными размерами тела (рис. 6).

Очевидно, что размер 50%-ной половозрелости и предельная ширина карапакса характеризуют особенности отдельных популяций. При этом размер физиологической или «морфометрической» зрелости может изменяться в зависимости от условий, благоприятствующих воспроизводству популяции, – снижаться при дефиците в репродуктивном стаде крупных самцов и повышаться при их избытке (Низяев, 2005).

То обстоятельство, что размер наступления «морфометрической» половозрелости у самцов стригуна опилио широко варьируется (см. рис. 1–3, табл. 4), вызывает трудности при регулировании добычи краба. Действующий в настоящее время минимальный промысловый размер (100 мм по ширине карапакса) не всегда является эффективным инструментом, способным обеспечить для популяции оптимальное пополнение (Иванов, Соколов, 1997). Некоторая часть крабов прекращают рост, не достигнув минимального промыслового размера,

тогда как другие (узкопалые самцы) не достигают «морфометрической» зрелости при ширине карапакса 111 мм в заливе Анива, 117 мм – у восточного Сахалина и 134 мм – у западного побережья острова (см. табл. 6).



Рис. 6. Соотношение размера 50%-ной «морфометрической» половозрелости и предельных размеров тела (по ширине карапакса) самцов краба-стригуна опилио в водах о. Сахалин (1 – залив Анива; 2 – восточный Сахалин; 3 – западный Сахалин)

Однако, обратившись к рисунку 5, получаем, что по достижении минимального промыслового размера (100 мм по ширине карапакса) «морфометрически» зрелыми становятся около 61% самцов западного Сахалина, 71% – восточного Сахалина и 76% – из залива Анива. Таким образом, действующая ныне минимальная промысловая мера, не будучи строго обоснованной биологически, защищает от вылова значительную часть «морфометрически» незрелых самцов.

В популяциях крабов-стригунов соотношение узкопалых и широкопалых самцов может сильно меняться, вследствие чего пополнение популяций сильно варьируется («пульсирующее» пополнение) (Иванов, Соколов, 1997). Анализ соотношения «морфометрически» незрелых и зрелых самцов, проводимый в течение нескольких лет, позволит обнаружить пререкрутов первого порядка (Карасев, 2004) и предсказать за 1–3 года величину пополнения, а, значит, прогнозировать спад или подъем численности промыслового запаса стригунов (Иванов, Соколов, 1997).

Вероятно, для оптимизации промысла следует кроме минимального промыслового размера по ширине карапакса попытаться использовать и высоту клешни. Каким образом осуществлять контроль на промысле за соотношением в уловах узкопалых и широкопалых самцов краба пока не ясно, но очевидно, что необходимы дальнейшие исследования в этом направлении.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для стригуна опилио характерна дифференциация клешни у самцов и абдомена у самок в процессе полового созревания. Для обоих полов эта дифференциация графически представляет собой разделение массива данных на два широко (в особенности для самцов) перекрывающихся поля данных, расположенных друг над другом. Разделение этих полей данных, относящихся к поло-

возрелым и неполовозрелым особям, позволило получить уравнения зависимости высоты клешни и ширины абдомена от ширины карапакса.

Наблюдаются явные достоверные изменения пропорций отдельных признаков обоих полов стригуна опилио относительно ширины карапакса в процессе созревания особи. Благодаря дифференциации роста отдельных частей тела краба в процессе полового созревания такие признаки, как отношение высоты клешни для самцов и ширина абдомена для самок к ширине карапакса, могут наилучшим образом служить индикаторами функционального созревания стригунов, являясь вторичными половыми признаками. Размеры самцов стригуна опилио при наступлении «морфометрической» половозрелости широко варьируются. Полученные данные по размеру 50%-ной половозрелости свидетельствуют о сходстве этого параметра для самцов залива Анива и восточного Сахалина (83 и 86 мм соответственно). Для стригунов, обитающих у западного Сахалина, он несколько больше (92 мм).

Действующая ныне промысловая мера защищает от вылова существенную часть «морфометрически» незрелых (узкопалых) самцов, но использование только ширины карапакса при определении промысловой меры не делает регулирование промысла биологически обоснованным.

ЛИТЕРАТУРА

1. Живоглядова, Л. А. Морфометрическое созревание самок и самцов равношипого краба (*Lithodes aequispinus* Benedict) у Северных Курильских островов / Л. А. Живоглядова // Изв. ТИНРО-центра. – 2001. – Т. 128, ч. 2. – С. 659–662.
2. Иванов, Б. Г. Краб-стригун *Chionoecetes opilio* (Crustacea Decapoda Brachyura Majidae) в Охотском и Беринговом морях / Б. Г. Иванов, В. И. Соколов // Arthropoda Selecta. – 1997. – № 6. – С. 63–86.
3. Иванов, Б. Г. Крабы стригуны (*Chionoecetes* spp.) в дальневосточных морях: что дают ловушечные съемки? / Б. Г. Иванов // Проблемы охраны и рац. использ. биоресурсов Камчатки : Тез. докл. обл. науч.-практ. конф. (10–12 июня 1999 г.). – П-Камчат. : Камчатрыбвод, 2000. – С. 55–56.
4. Карасев, А. Н. Проблемы прогнозирования величины запасов краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) на основе данных ловушечных съемок / А. Н. Карасев // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Материалы науч. конф. (П-Камчат., 22–24 нояб. 2004 г.). – П-Камчат., 2004. – С. 219–221.
5. Клитин, А. К. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала / А. К. Клитин. – М. : Изд-во ФГУП «Нацрыбресурсы», 2003. – 253 с. – (Бюл. журн. «Вопр. рыболовства», вып. 2).
6. Лакин, Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М. : Высшая школа, 1990. – 352 с.
7. Промысловые беспозвоночные шельфа и материкового склона северной части Охотского моря / В. И. Михайлов, К. В. Бандурин, А. В. Горничных, А. Н. Карасев. – Магадан : МагаданНИРО, 2003. – 284 с.
8. Низяев, С. А. Биология равношипого краба *Lithodes aequispinus* Benedict у островов Курильской гряды / С. А. Низяев. – Ю-Сах. : СахНИРО, 2005. – 176 с.
9. Первеева, Е. Р. Плодовитость и определение размера половозрелости у самок краба-стригуна опилио восточного Сахалина по результатам морфометрического анализа / Е. Р. Первеева // Биоресурсы мор. и пресновод. экосистем : Тез. докл. конф. молодых ученых (Владивосток, 17–18 мая 1995 г.). – Владивосток : ТИНРО-центр, 1995. – С. 64–65.
10. Первеева, Е. Р. Предварительные результаты исследований репродуктивных особенностей самок краба-стригуна *Chionoecetes opilio* у побережья восточного Сахалина / Е. Р. Первеева // Рыбохоз. исслед. в Сах.-Курил. р-не и сопред. акваториях : Сб. науч. тр. СахНИРО. – Ю-Сах. : Сах. обл. книж. изд-во, 1996. – Т. 1. – С. 83–89.

11. **Первеева, Е. Р.** Терминальная линька и аллометрия клешни у самцов стригуна опилио (*Chionoecetes opilio*) / Е. Р. Первеева // Проблемы охраны и рац. использ. биоресурсов Камчатки : Тез. докл. Второй обл. науч.-практ. конф. (П-Камчат., 3–6 окт. 2000 г.). – П-Камчат., 2000. – С. 88–90.
12. **Первеева, Е. Р.** Размер половозрелости и терминальная линька у самок крабов-стригунов (*Brachyura*, *Majidae*) Сахалина и Северных Курильских островов / Е. Р. Первеева // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сах.-Курил. регионе и сопред. акваториях : Тр. СахНИРО. – Ю-Сах. : СахНИРО, 2002. – Т. 4. – С. 202–211.
13. **Урбах, В. Ю.** Биометрические методы / В. Ю. Урбах. – М. : Наука, 1964. – 415 с.
14. **Федосеев, В. Я.** Длительность и продуктивность сперматогенеза у краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* (волна сперматогенного эпителия) / В. Я. Федосеев // Мор. промысловые беспозвоноч. : Сб. науч. тр. – М. : ВНИРО, 1988. – С. 36–44.
15. Conan, G. Y. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio* / **G. Y. Conan, M. Comeau** // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43. – 1986. – P. 1710–1719.
16. Growth and maturation of snow crab (*Chionoecetes opilio*) / **G. Y. Conan, M. Moriyasu, M. Comeau et al.** // Proceedings of the International Workshop on Snow Crab Biology, December 8–10, 1987, Montreal, Quebec. Can. Man. Rep. of Fish. and Aquat. Sci. – 1988. – P. 45–66.
17. **Donaldson, W.** Growth of males after reaching sexual maturity in the genus *Chionoecetes* / W. Donaldson // Proc. Internat. Workshop on snow crab biol., December 8–10, 1987, Montreal, Quebec. Can. MS Rep. Fish. Aquat. Sci. – 2005. – 1988. – P. 100–120.
18. Donaldson, W. Growth, age and size at maturity of Tanner crab, *Chionoecetes bairdi* in the northern Gulf of Alaska / **W. Donaldson, J. Hilsinger, R. T. Cooney** // Alaska Dep. Fish Game (Juneau), Inf. Leaf No. 185: – 1980. – 52 p.
19. **Hartnoll, R. G.** The biology of Manx spider crabs / R. G. Hartnoll // Proc. Zool. Soc. Lond. – 1963. – Vol. 141. – P. 423–496.
20. **Kanno, J.** Relative growth of Tanner crab (*Ch. opilio*) in the Okhotsk Sea and its difference in two fishing grounds / J. Kanno // Kaiyo Kagaku (Mar. Sci. Mon.). – 1972. – Vol. 5, No. 3. – P. 27–33.
21. **Ogata, T.** Studies on the population biology of the edible crab, *Chionoecetes opilio* O. Fabricius in the Japan Sea Region / T. Ogata // Mar. Sci. Man. – 1973. – Vol. 5, No. 3. – P. 27–33.
22. **Paul, A. J.** A review of size at maturity in male tanner (*Chionoecetes bairdi*) and king (*Paralithodes camtschaticus*) crabs and methods used to determine maturity / A. J. Paul // Am. Zoologist. – 1992. – Vol. 32, No. 3. – P. 534–540.
23. Sainte-Marie, B. Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (*Brachyura*: *Majidae*) / **B. Sainte-Marie, S. Raymond, J.-C. Brethes** // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1995. – Vol. 52. – P. 903–924.
24. **Somerton, D. A.** Contribution to the life history of the deep-sea king crab, *Lithodes couesi*, in the Gulf of Alaska / D. A. Somerton // Fish. Bull. – 1981. – Vol. 79, No. 2. – P. 259–269.
25. Taylor, D. M. Biological aspects of the spring breeding migration of snow crab, *Chionoecetes opilio*, in Bonne Bay, Newfoundland (Canada) / **D. M. Taylor, R. G. Hooper, G. P. Ennis** // Fish. Bull. – 1985. – Vol. 83, No. 4. – P. 707–711.
26. **Watson, J.** Maturity, mating and egg laying in the spider crab, *Chionoecetes opilio* / J. Watson // J. Fish. Res. Board Can. – 1970. – Vol. 27. – P. 1607–1616.
27. Watters, G. A new method for estimating the morphometric size of maturity of crabs / **G. Watters, A. Habdey** // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1998. – Vol. 55. – P. 704–714.

Первеева, Е. Р. Особенности полового созревания краба-стригуна опилио (*Brachyura*, *Majidae*) присахалинских вод / Е. Р. Первеева // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Труды Сахалинского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. – Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2006. – Т. 8. – С. 155–169.

Половое созревание крабов определяется по наступившим изменениям в пропорциях клешни для самцов и абдомена для самок относительно ширины карапакса. Для определения размера 50%-ной половозрелости (для самцов) и параметров уравнений связи размеров клешни (у самцов) и абдомена (у самок) стригуна опилио с размерами карапакса использовали данные биоанализов и морфометрического анализа, полученные из траловых и ловушечных уловов за период с 1997 по 2002 г. в водах, прилегающих к о. Сахалин. Полученные эмпирические данные аппроксимировали логистической S-образной кривой, коэффициенты которой находили по уравнению Ферхюльста.

Рассчитаны параметры уравнения зависимости линейных размеров клешни для самцов и абдомена для самок краба от ширины карапакса для западного Сахалина, залива Анива и восточного Сахалина. Наблюдаются явные достоверные изменения пропорций отдельных частей тела обоих полов стригуна опилио относительно ширины карапакса в процессе созревания особей во всех исследуемых районах.

Размеры самцов стригуна опилио при наступлении половозрелости широко варьируются, крабы одного размера могут быть как половозрелыми, так и нет. Полученные данные по размеру 50%-ной половозрелости свидетельствуют о сходстве этого параметра для самцов залива Анива и восточного Сахалина (83 и 86 мм соответственно). Для стригунов, обитающих у западного Сахалина, он несколько больше (92 мм). Полученные результаты позволят в дальнейшем разработать биологически обоснованную промысловую меру.

Perveyeva, E. R. Maturation peculiarities of snow crab opilio (*Brachyura, Majidae*) from the near-Sakhalin waters / E. R. Perveyeva // Water life biology, resources status and condition of inhabitation in Sakhalin-Kuril region and adjoining water areas : Transactions of the Sakhalin Research Institute of Fisheries and Oceanography. – Yuzhno-Sakhalinsk : SakhNIRO, 2006. – Vol. 8. – P. 155–169.

A sex maturation of crabs is determined by changes appeared in a chela proportions for males and abdomen for females relative to the carapace width. In order to determine a specimen size under the 50% maturity (for males) and equation parameters of relation between a size of chela (for males) and abdomen (for females) of the snow crab opilio with the carapace sizes, the data of biological and morphometric analyses obtained from the trawl and trap catches since 1997 through 2002 in Sakhalin waters were used. The empiric data obtained were approximated with the logistic S-shaped curve, which coefficients were calculated by the Ferhulst's equation.

The equation parameters of dependence of the linear chela sizes for males and abdomen for females on the carapace width were calculated for western Sakhalin, Aniva Bay and eastern Sakhalin. The reliable changes were observed in proportions of the individual body parts of both crab sexes relative to the carapace width during maturation in all the study regions.

The sizes of matured male snow crab opilio varied widely (the same-sized crabs can be mature and immature). The obtained data on specimen sizes of the 50% maturity prove a similarity of this parameter for males from Aniva Bay and eastern Sakhalin (83 and 86 mm, respectively). It is a little greater (92 mm) for snow crabs inhabiting the western Sakhalin coast. The obtained results will allow to establish a biologically reasonable commercial standard in future.