

На правах рукописи



МЕТЕЛЁВ

Евгений Александрович

**РАВНОШИПЫЙ КРАБ (*LITHODES AEQUISPINUS*)
СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ**

03.02.10 – гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва – 2021 г.

Работа выполнена в Магаданском филиале Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» («МагаданНИРО»), г. Магадан

Научный руководитель: **Карпинский Михаил Георгиевич**
доктор биологических наук, главный научный сотрудник отдела промысловых беспозвоночных и водорослей ФГБНУ «ВНИРО»

Официальные оппоненты: **Колбасов Григорий Александрович**
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Беломорской биологической станции имени Н.А. Перцова МГУ им. Ломоносова

Згуровский Константин Александрович
кандидата биологических наук, старшего советника программы устойчивого рыболовства Всемирного фонда дикой природы (WWF)

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Камчатский государственный технический университет», г. Петропавловск-Камчатский

Защита состоится 27 мая 2021 г. в 11⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 307.004.04 при Федеральном государственном бюджетном научном учреждении «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ «ВНИРО») по адресу: г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17.

Телефон: 8-499-264-90-90, электронный адрес **kzh@vniro.ru**

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБНУ «ВНИРО»: http://www.vniro.ru/files/disser/2021/metelev_disser_ov.pdf

Автореферат разослан «__» марта 2021 г.

Ученый секретарь диссертационного совета, кандидат биологических наук



Жукова
Кристина Алексеевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Равношипый краб *Lithodes aequispinus* Benedict, 1895 – один из самых массовых крабов-литодид, обитающих в Дальневосточных морях. Этот вид широко распространён в Северной Пацифике: встречается у центральной Японии, в Охотском и Беринговом морях, до берегов Британской Колумбии (Канада) (Родин, 1970; Низяев, 1992; Клитин, 1993; Butler, Hart, 1962; Hiramoto, Sato, 1970; Sloan, 1985; Wolotira et al., 1993; Blau et al., 1996). В северной части Охотского моря обитает самая многочисленная группировка равношипного краба, которая эксплуатируется промыслом уже почти полвека. По объёмам вылова равношипый краб в Северо-Охотоморской рыбопромысловой подзоне (далее – СОМ) занимает второе место после краба-стригуна опилио, а среди крабов-литодид – первое, при этом основной объём его вылова в дальневосточном бассейне (более 65%) осуществляется в северной части Охотского моря (2 тыс. т). На мировых рынках готовая продукция из равношипного краба в среднем стоит 25-28/кг \$ США.

В отечественных водах наиболее полно исследовано распределение равношипного краба в районе Курильских островов (Низяев, 2005 и др.). Несмотря на длительный период промышленного освоения этого вида в северной половине Охотского моря и ряд публикаций, посвященных его биологии (Родин, 1970; Низяев, 1992; Михайлов, Овсянников, 1984; Афанасьев и др., 1998; Долженков, Жигалов, 2001; Журавлёв, Крылов, 1998, 2001; Слизкин, Сафронов, 2000; Слизкин, 2002; Михайлов и др., 2003; Живоглядова, 2004 и др.), без детального изучения пространственного распределения размерно-функциональных групп краба, миграционной активности и особенностей биологии вида, весьма сложно сформировать целостную картину на такой обширной акватории, соответственно, оценить промышленный потенциал равношипного краба. Вышеуказанные вопросы в значительной степени определили актуальность исследований.

Цель исследования: изучить функциональную структуру ареала равношипного краба, обитающего в северной части Охотского моря, и оценить его промысловую значимость. Для достижения поставленной цели решались следующие **задачи:**

1. Изучить пространственное распределение равношипного краба, с уточнением границ скоплений различных размерно-функциональных групп.
2. Оценить миграционную активность крабов, выявить особенности генеральных перемещений.
3. Определить линейные размеры достижения половой зрелости, плодовитость, описать нерестовый и личиночные циклы, найти параметры группового роста крабов, изучить спектр питания, провести учёт зараженных паразитами крабов и оценить их распространённость.
4. Определить и описать функциональную структуру ареала равношипного краба в северной части Охотского моря.
5. Провести анализ промыслового использования равношипного краба и дать практические рекомендации по рациональному использованию его промысловых запасов.

Научная новизна. Впервые обобщены и представлены данные по пространственному распределению равношипного краба в северной части Охотского моря. В пределах исследованной акватории установлен статус популяции равношипного краба и уточнена его пространственно-функциональная структура. С помощью мечения оценена миграционная активность крабов, определены основные направления перемещений, определен темп роста, продолжительность стадий личиночного цикла. Описан качественный и количественный состав пищевого спектра краба. Определены линейные размеры, при которых наступает 50% половая зрелость.

Личный вклад. Автор принимал участие в 1 траловой и 4 ловушечных съёмках, был наблюдателем на 4 рейсах судов-краболовов. В ходе экспедиций выполнялся сбор и обработка данных по биологии краба, работы по мечению, а также анализ промышленного лова. Весь объём первичных данных,

используемых в настоящей работе, обобщён и интерпретирован автором диссертации.

Практическое значение. Работа обобщает результаты многолетних исследований по распределению и биологии равношипного краба, обитающего в северной части Охотского моря. Полученные результаты исследований о пространственной структуре поселений, особенностях его миграций, личинных процессов и воспроизводства, создали базу для биологических основ регулирования добычи этого объекта. Материалы работы используются при ежегодной разработке ОДУ равношипного краба в двух подзонах (Северо-Охотоморской и Восточно-Сахалинской) и в подрайоне 61.52 Центральная часть Охотского моря, а также совершенствованию рекомендаций по рациональному использованию промысловых ресурсов.

Основные положения, выносимые на защиту. Равношипный краб на материковом склоне северной части Охотского моря образует одну единую популяцию. В функциональной структуре ареала равношипного краба выделяются: репродуктивная зона, зона обитания молоди, зона нагула зрелых самцов. Выявлен комбинированный характер существования репродуктивных зон и зон обитания молоди, обитающих как раздельно, так и совместно. Промысловые самцы совершают регулярные миграции из зон нагула в зоны размножения в пределах материкового склона северной половины Охотского моря.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на всероссийской научной конференции, посвящённой памяти академика К.В. Симакова (Магадан, 2009), международной научно-технической конференции «Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана» (Владивосток, 2010), международном симпозиуме «Паразиты Голарктики» (Петрозаводск, 2010), всероссийской научно-практической конференции «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование» (Петропавловск-Камчатский, 2011), I международной научно-практической интернет-

конференции «Современные научно-практические достижения в морфологии животного мира» (Брянск, 2011), дальневосточной региональной конференции, посвящённой 100-летию со дня рождения А.П. Васьковского (Магадан, 2011), международном европейской симпозиуме EMBS 49 (Санкт-Петербург, 2014), отчётных сессиях МагаданНИРО (2008-2018) и на расширенном коллоквиуме лаборатории промысловых беспозвоночных и водорослей ВНИРО (2009-2011).

Структура и объём работы. Диссертация объёмом 209 страниц состоит из введения, шести глав, заключения, выводов, списка литературы из 214 наименований, из них 73 работ на иностранном языке. Работа иллюстрирована 75 рисунками и включает 18 таблиц.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 20 работ, из них 6 работ в изданиях, рекомендованных ВАК, глава в коллективной монографии.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность за помощь и ценные советы при подготовке работы своему научному руководителю д.б.н. М.Г. Карпинскому. Приношу искреннюю благодарность сотрудникам КамчатНИРО к.б.н. Т.В. Рязановой, ТИНРО к.б.н. И.С. Черниенко, ННЦМБ ДВО РАН к.б.н. П.А. Савельеву за помощь в обработке материалов, а также всем сотрудникам лаборатории промысловых беспозвоночных МагаданНИРО за поддержку и помощь в организации экспедиционных работ. Также признателен всем коллегам, участвовавшим в научно-исследовательских съёмках и на промысловых судах, без помощи которых не было бы возможности собрать весь привлечённый к анализу массив данных, сотрудникам ТИНРО и ВНИРО за предоставленную информацию по траловым (1997, 2009 гг.) и ловушечным съёмкам (2013-2015 гг.).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материал и методика исследований

В основу работы легли материалы трёх донных траловых съёмок, одиннадцати ловушечных съёмок, а также многолетние данные рейсов промысловых судов при добыче равношипного краба (табл. 1).

Таблица 1. Объём используемого в работе материала

Методы сбора данных	Годы	Кол-во судов	Кол-во станций	Кол-во экз.
Донные траловые съёмки	1997, 2009, 2013	5	528	1310
Ловушечные съёмки	2008, 2010-2015, 2017, 2018	14	850	25496
Мониторинг и промышленный лов ловушками	1992-2015, 2017	92	3028	271170

Донные тралы оснащались мягким грунтропом и вставкой из дели в кутце размером 10-12 мм, при этом имели горизонтальное раскрытие от 14 до 38 м. Траления выполнялись круглосуточно по заранее намеченной сетке станций. Коэффициент уловистости трала принимался равным 0,75, уловы приведены на 1 км².

Основной массив данных получен в ходе выполнения учётных ловушечных съёмок и промышленного лова крабов с использованием конусовидных и прямоугольных ловушек. Учётной станцией в обоих видах работ считался улов из нескольких последовательно идущих друг за другом ловушек в порядке, в которых произведён учёт различных размерно-функциональных групп краба. Уловы из ловушек двух конструкций переведены в уловы на конусовидную ловушку (самое массовое орудие лова), с учётом соотношения их эффективных площадей облова (Михайлов и др., 2003).

Для проведения биологических анализов отбиралось не менее 100 крабов из ловушечных уловов и весь улов – на траловых станциях. У большей части ловушечных сборов указывалось количество отобранных для анализа ловушек, а также точные координаты и глубина их постановки. Биологический анализ проводился по общепринятой на Дальнем Востоке методике (Родин и др., 1979) с некоторыми дополнениями в отношении регистрации утерянных конечностей, паразитов, стадий нерестового цикла самок.

Для установления характера и протяжённости миграций крабов проводилось их мечение (8219 экз.). Период пребывания крабов в море составлял от 3 до 2170 суток. Собраны сведения о вторичных поимках 147 крабов. Вскрытие (327 экз.) и отбор проб для гистологических исследований

производилось сразу после вылова крабов (42 экз.), их дальнейшая обработка выполнялась в КамчатНИРО. При исследовании пространственной изменчивости морфологических признаков проводились измерения 26 пластических признаков 638 экз. самцов по схемам (Родин и др., 1979), применяемым на Дальнем Востоке, и модифицированы автором. Для изучения изменчивости морфологических признаков крабов, заражённых корнеголовым раком *B. callosus*, послужили измерения 780 особей, не имеющих визуальных признаков инвазий, и 158 заражённых крабов. Для оценки параметров уравнения Бергаланфи использовался метод SLCA (Shepherd, 1987), кривая роста восстановлена по данным о приросте и вероятности линьки. Аквариальные наблюдения за молодью краба (9 экз. размером 10-42 мм по ширине карапакса (ШК)) выполнялись на НИС «Зодиак». Прогнозирование запаса осуществлялось продукционной моделью (Пелла-Томлинсона). Общий объём выполненных исследований и обработанного материала приведён в таблице 2.

Таблица 2. Общий объём обработанного материала по равношипому крабу

Методы исследований	Количество проанализированных экз.
Биологический анализ	297976
Мечение	8219
Аллометрический рост	4107
Размер 50% половой зрелости	9609
Патологоанатомические	327
Морфологический	1418
Плодовитость	372
Размер яиц	300
Питание	30
Учёт травмированности	16818
Прирост карапакса (мечение)	11
SLCA	111733

При построении карт распределения признаков использовалась программа Surfer 15 с применением метода триангуляции. Статистический анализ морфометрических признаков, дискриминантный анализ, построение дендрограмм и диаграмм рассеяния выполнялись по алгоритмам модулей

программных пакетов Statistica 10 и Excel в соответствии с методиками, рекомендованными в литературе (Урбах, 1964; Лакин, 1990; Плохинский, 1970; Рокицкий, 1973).

Глава 2. Условия среды обитания равношипного краба в северной части Охотского моря

В главе приведены сведения о физико-географической характеристике Охотского моря, климатическим условиям, геоморфологической структуре дна, гидрологическим условиям, донным осадкам, продуктивности и донной фауне, которые были рассмотрены с точки зрения того, как они влияют на пространственно-функциональную структуру, поведение и жизненный цикл равношипного краба.

Глава 3. Характеристика распределения равношипного краба в северной части Охотского моря

Плотные скопления равношипного краба по данным траловых съёмок отмечены на нескольких участках: в центральной части, включая район вокруг банки Кашеварова, между меридианами 144-152° в.д. и вдоль побережья Западной Камчатки между 154-155° в.д. Самцы промыслового размера (более 130 мм по ШК) распределялись на исследованной акватории равномерно, плотность их скоплений изменялась от 50 до 510 экз./км². Концентрации самцов меньшего размера отмечались на двух участках: в центральной части моря (плотность агрегаций достигала 9400 экз./км²) и в северо-восточной части района (2300 экз./км²). Молодь краба (менее 90 мм по ШК) преимущественно концентрировалась в центральной части моря на глубине 290 м, и в районе, расположенном севернее б. Кашеварова. Основные поселения самок были приурочены к тем же участкам, что и самцов. Значимые агрегации самок отмечались в центральной части моря около 148° в.д. (более 1000 экз./км²), с увеличением глубины до 650 м плотность их агрегаций возрастала до 1570 экз./км² (рис. 1). Температура придонных вод с наиболее частыми уловами краба колебалась в узком диапазоне от +0,7 до +2,9°С.

Более детальное количественное распределение крабов выяснилось по данным ловушечных уловов. Краб встречался на глубинах от 126 до 987 м. Концентрации промысловых самцов с уловами более 10 экз./лов. размещались на глубинах в пределах от 280 до 760 метров и преимущественно приходились на район б. Кашеварова, а также центральную часть моря. Непромысловые самцы на протяжённом участке акватории между меридианами 149-153° в.д. формировали несколько плотных агрегаций вдоль 300 м изобаты в зоне преобладания неподвижных сестонофагов (рис. 1).

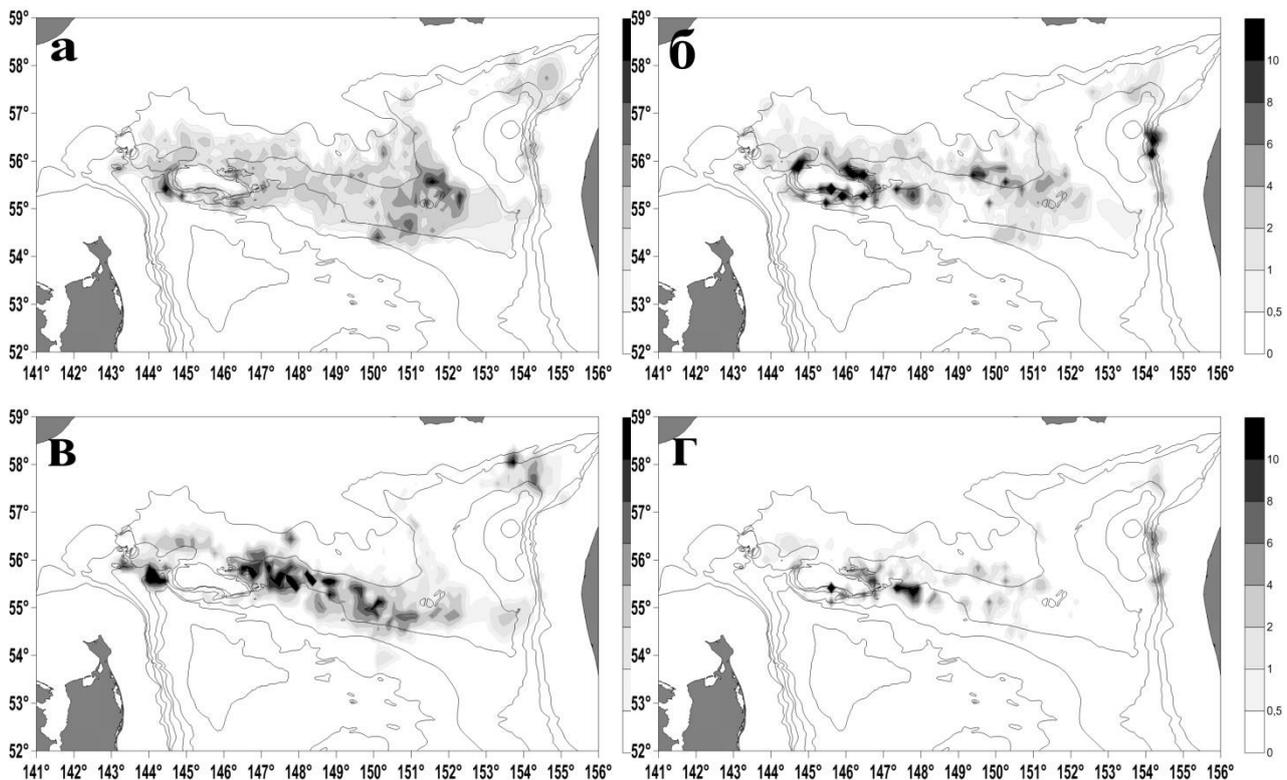


Рис. 1. Распределение промысловых (а) и непромысловых самцов (б), половозрелых (в) и неполовозрелых самок (г) равношипого краба (экз./лов.) по данным 1992-2018 гг.

Молодь краба регистрировали на всех склонах б. Кашеварова, где их уловы иногда превышали 90 экз./лов. Соотношение полов в скоплениях молоди преимущественно было равным. Половозрелые самки на исследованной акватории распределялись компактнее, образуя поселения с уловами более 60 экз./лов. Наиболее плотные агрегации самки формировали на глубинах 280-600 метров. Плотные поселения были приурочены к центральной части моря, где их локальные скопления вытягивались вдоль материкового склона в

западном направлении к северо-восточному склону б. Кашеварова, также обособленные скопления располагались на западном склоне обозначенной банки – в верховьях Старицкого прогиба и на севере впадины ТИНРО.

Анализ размерного состава по данным траловых уловов показал, что средние размеры самцов и самок имели незначительную тенденцию к возрастанию с увеличением глубины. Пространственно-временная изменчивость размерного состава равношипного краба более всего соответствует сегрегированному типу. Материалы траловых и ловушечных сборов дают примерно одинаковый результат по оконтуриванию границ встречаемости равношипного краба в исследованном районе ($51^{\circ}36'4$ – $58^{\circ}00'2$ с.ш., $141^{\circ}59'3$ – $154^{\circ}59'6$ в.д.) и пространственному распределению его наиболее плотных агрегаций.

Перемещения крабов в пределах материкового склона (по результатам мечения) носят произвольный характер: особи, выпущенные на склонах б. Кашеварова, преимущественно мигрировали в восточном (48,8%) и северо-западном направлениях (20,9%) (рис. 2 А); в центральной части моря крабы перемещались во всех направлениях (рис. 2 Б); большая часть особей из восточной части района мигрировала в восточном (30,1%) и юго-западном направлениях (19,2%) (рис. 2 В).

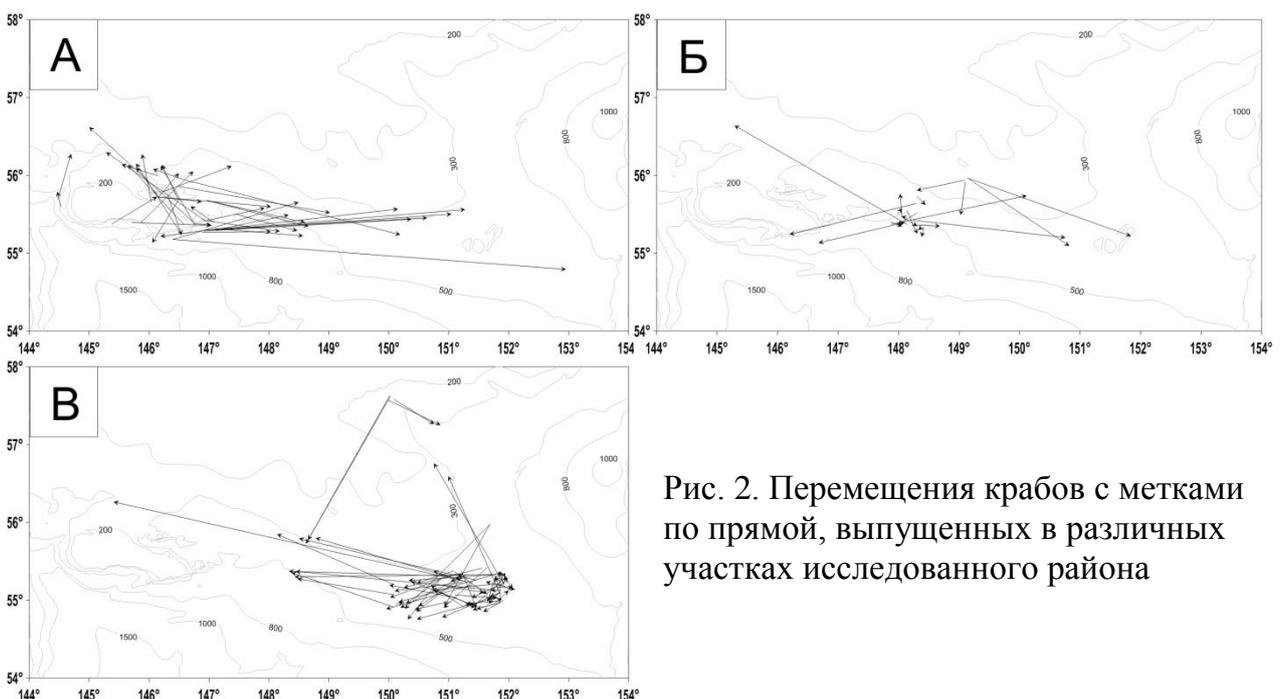


Рис. 2. Перемещения крабов с метками по прямой, выпущенных в различных участках исследованного района

Большинство крабов совершали протяжённые миграции: 90,7% регистрировалась на расстоянии, превышавшем 20 км от места их выпуска (наибольшее удаление 420 км). Наиболее протяжённые миграции (более 200 км) совершали промысловые самцы, находившиеся при выпуске с неокрепшим после линьки панцирем. Средняя скорость перемещений краба составила $0,47 \pm 0,04$ км/сут (максимум – 2,65 км/сут). Высокая миграционная активность характерна для всех размерно-функциональных групп, за исключением ювенильных самок (средняя скорость $0,13 \pm 0,07$ км/сут). Средняя скорость промысловых самцов снижалась по мере старения их панцирей. При исследовании короткопериодных миграций выявлена тенденция перемещений самцов промыслового размера с неокрепшим после линьки панцирем (спустя 4-6 месяцев) в более глубоководные участки материкового склона к зонам обитания половозрелых самок. Обозначенного периода времени также было достаточно для наполнения конечностей мышечной тканью (до 60-70%), что соответствует требованиям для приема крабов в промышленную обработку.

Анализ внутривидовой изменчивости морфо-анатомических элементов экзоскелета самцов краба при помощи обобщенного расстояния Махаланобиса D_M^2 показал, что среди рассмотренных 26 пластических признаков из нескольких пространственно разобценных скоплений статистически значимых различий между ними не выявлено, что указывает на сходство условий их жизни или активные перемещения между имеющимися группировками. Высокая миграционная активность краба связана с особенностями геоморфологии дна в исследованном районе и отсутствием сложно преодолимых препятствий (хребтов и глубоководных каньонов) для их передвижений.

В целях разработки мер регулирования промысла изучались личинные процессы краба в отношении целесообразности введения запрета на промышленный лов в период массовой линьки. В ходе выполненных исследований установлено, что процесс линьки растянут во времени и характерных зависимостей его протекания не наблюдается. Отмеченное

увеличение доли крабов с постаревшим панцирем на средних глубинах (400-600 м) становится следствием их миграций в репродуктивные зоны для участия в процессах воспроизводства, а возрастание доли крабов в послелиночном состоянии на глубинах от 200 до 400 м – с их нагульными миграциями. Нахождение крабов с неокрепшим после линьки панцирем на значительных глубинах (600-720 м) объясняется тем, что крабы, участвовавшие в нересте, линяют на смежных более глубоководных участках.

По результатам мечения установлено, что после выпуска крабов с неокрепшим после линьки панцирем необходимо 2 недели для его отвердения. Длительность каждой из трех стадий линочного цикла крупноразмерных самцов с окрепшим панцирем длится от 7 до 10 месяцев. Максимальный межлиночный период может достигать 34 месяца.

Глава 4. Особенности биологии равношипного краба северной части Охотского моря

По своим размерным характеристикам равношипый краб северной части Охотского моря близок к поселениям крабов этого вида, обитающим в южной и центральной частях Берингова моря. Самцы достигают предельного размера 216 мм по ШК, самки – 182 мм. Величина межлиночного прироста (по данным мечения) самцов размером по ШК от 120 до 163 мм составила в среднем $16,9 \pm 1,3$ мм. Логистическая кривая линочного процесса самцов в годовом цикле показала, что вероятность линьки пререкрутов составляет 92%, рекрутов – 87%, промысловых самцов – 50% (при среднем размере 161,4 мм по ШК). Использование метода SLCA позволило установить параметры уравнения группового роста краба: значения асимптотической ширины и константы для самцов составили $W_{\infty}=252$ см, $K=0,081$; для самок – $W_{\infty}=165,3$ см, $K=0,13$. При этом установлено, что самцы краба достигают промыслового размера в возрасте 9 лет.

При исследовании особенностей роста крабов уделяли внимание определению линейных размеров, при которых 50% особей становится

половозрелыми. В отношении самцов применялась методика, основанная на существовании различий в аллометрическом росте правой клешни, которая значительно увеличивается в размерах после наступления полового созревания, и поиска точки пересечения линий регрессий для неполовозрелых и половозрелых особей. Линейный размер 50% половой зрелости для самцов СОМ составил 124,7 мм, у самок 50% функциональная зрелость наступала при ШК 99,0 мм.

Исследование нерестового цикла самок и определение плодовитости проведено благодаря массовым ловушечным сборам. Преобладание самок на разных стадиях инкубационного периода в большей степени зависело от батиметрических горизонтов их обитания. Значительные вариации физиологического состояния самок на разных стадиях нерестового цикла в течение всего календарного года свидетельствуют об отсутствии у краба выраженных сезонных нерестовых процессов. Абсолютная реализованная плодовитость колебалась от 0,84 до 22,06 тыс. яиц. Индивидуальная относительная плодовитость изменялась в диапазоне 2-35 яиц на 1 г массы, наибольшие значения принадлежали самкам с ШК 110-140 мм. Яйца краба имеют эллипсоидную форму, и в процессе эмбрионального развития происходит увеличение их размеров (диаметр с 2,0 до 2,08 мм, длина с 2,22 до 2,34 мм).

Спектр питания краба разнообразный: основная роль пищи отведена иглокожим (46,1%), полихетам (25,6%), мшанкам (7,6%), ракообразным, моллюскам и рыбам. Равношипый краб относится к оппортунистическим всеядным хищникам. Существует изменчивость спектра питания краба по составу доминирующих групп кормового бентоса в зависимости от пола: самцы предпочитают питаться иглокожими (51,0%), самки – полихетами (40,1%). Максимальная интенсивность питания (ИНЖ более 20,0‰) отмечена на глубинах 300 м, миграции крабов на обозначенные глубины носят нагульный характер.

При исследовании травмированности крабов и влияния промысла на её уровень собирались материалы по потерям конечностей. Выяснено, что значительная часть травм самцам причиняется в период после линьки (2,3%), после отвердения панциря и по мере его старения уровень травмированных особей практически не изменялся (2,4-2,9%). Более резкий рост отмечен у крабов с постаревшим панцирем и в предлиночном состоянии (5,9-6,3%), который связан с внутривидовым антагонизмом в период размножения в конкурентной борьбе за самок в зонах воспроизводства. Чаще крабы имели одну утраченную конечность (максимум – 4). Сравнение травмированности крабов в 3-ей поздней стадии линочного цикла (СЛЦ), которые также изымаются промыслом, как и особи с твёрдым панцирем других СЛЦ, позволило считать, что основной вклад в уровень травматизма вносят естественные причины. Доля травм, причиняемых в процессе промысла, крайне низка.

Для равношипного краба характерна высокая встречаемость особей, заражённых корнеголовым раком *B. callosus*. Наиболее высокие уровни инвазии наблюдались на глубинах 400-650 м и были приурочены к центральной части моря. Максимальный уровень инвазии в пробах составил 43,2%. У заражённых особей преимущественно (94,8%) отмечалось по одной эктосоме паразита (максимум – 4). Инвазия ракообразными приводит к деградации половой системы (Meyers, 1990). Исключение из воспроизводства значительной части инвазированных корнеголовым раком крабов, а также антропогенное воздействие в виде изъятия здоровых и возвращения в море заражённых особей в целом снижают репродуктивный потенциал. Выполненный дискриминантный анализ здоровых и заражённых особей по 26 пластическим признакам показал, что инвазированные особи существенно отличались по морфологическому облику от здоровых крабов: заражённые самцы имели более мелкие клешни и короткие мероподиты по сравнению со здоровыми, в то время как инвазированные самки обладали более массивными клешнями, чем здоровые особи. Другие виды паразитов (микроспоридии родов *Thelohania* и *Ameson*, а

также паразитические динофлагелляты *Hematodinium* sp.) встречались редко. Симбиотические взаимоотношения между крабом и рыбами семейства Liparidae квалифицируются как кладочный (репродуктивный) паразитизм.

Глава 5. Функциональная структура ареала равношипного краба в северной части Охотского моря

Имеющийся материал охватывает не все этапы жизненного цикла равношипного краба, и для составления полного представления о процессах, происходящих в популяции, недостающие сведения, в частности о развитии личинки (Shirley, Zhou, 1997; Haynes, 1982) и репродуктивном цикле самок (Paul, Paul, 2001), были восполнены из литературных источников.

В северной части Охотского моря процесс выпуска личинок у равношипного краба происходит на глубинах более 400 м и наблюдается на протяжении всего календарного года, этому способствует наличие в своём развитии лецитотрофной личинки. В течение месяца после выпуска личинки последовательно линяют, превращаясь от зоэа I до стадии глаукотое. Период развития до I мальковой стадии (при 2°C, характерной для придонных вод североохотоморского района) составляет 175 суток. В течение этого периода они заносятся в районы с обильно развитой эпифауной, после оседания глаукотое превращается в малька.

Локализация мальков равношипного краба на акватории соответствует расположению выявленных основных скоплений половозрелых самок в северной части Охотского моря, что свидетельствует о переносе личинок в пределах мест своего выпуска на небольшие расстояния. Основным механизмом разноса личинок являются придонные непериодические течения. Локализация мальков краба сопряжена с нахождением в северной части Охотского моря крупномасштабных циркуляций, формирующихся при взаимодействии генеральных течений с рельефом дна. В областях их формирования доминирующей группой бентоса чаще всего становятся неподвижные сестонофаги, наличие которых способствуют оседанию личинок

и их дальнейшему росту. В таких укрытиях молоди удаётся прятаться от хищников и вырасти до размеров, при которых они начинают мигрировать.

В первые годы жизни крабы быстро растут, линяя на первом году жизни до 11-12 раз. В последующие годы количество линек постепенно уменьшается до одного раза в год, а у крупноразмерных крабов смена панциря происходит не чаще одного раза в два-три года. В первые годы жизни частая смена панциря и мелкие размеры крабов определяют его одиночный и скрывающийся от хищников образ жизни. Основными пищевыми объектами молоди краба являются доминирующие группы бентоса. Наименее разнообразна пища у крабов размерной группы при ШК 2-20 мм, основу питания которых составляют губки и гидроиды. С ростом крабов рацион их становится более разнообразен. По мере взросления молоди роль губок в питании снижается, а двустворчатых моллюсков, иглокожих, ракообразных и полихет увеличивается.

Физиологически половозрелыми самцы становятся раньше их морфометрического оформления (увеличения размеров правой клешни). Для успешного оплодотворения (проявления функциональной половозрелости) в естественных условиях самцам необходимо морфометрически оформиться. Увеличение размеров клешни необходимо как для удержания самок, так и в возможной борьбе за них. Самцы при ШК от 124,7 мм массово становятся морфометрически половозрелыми, т.е. с этого возраста большинство крабов принимает участие в процессах воспроизводства. Действующая промысловая мера (130 мм по ШК) биологически обоснована и не требует корректировки, более того преимущественно промыслом изымаются крабы более 140 мм по ШК. Самки могут откладывать яйца впервые при ШК 76 мм, массово – при 99 мм.

Процесс спаривания, линьки и откладки новой порции яиц происходит на границе плотных поселений самок, у которых имеются яйца с хорошо развитыми личинками, на меньших глубинах. На этих участках самок ожидают морфометрически оформившиеся самцы, совершившие нагульные миграции и набравшие мышечную массу. Процесс спаривания занимает несколько дней,

спустя 2-3 дня после линьки у самок происходит откладка яиц на плеоподы. Инкубация яиц длится около года, в этот период самки рассредоточиваются на смежных участках, совершая нагульные миграции протяжённостью до 161 км (средняя скорость – $0,46 \pm 0,08$ км²) к верхней зоне материкового склона. После нагула самки смещаются в глубоководные участки для выпуска личинок. Процесс выпуска личинок длится около 30 суток, после него самки пребывают в межнерестовой стадии (длительность – 200 суток), т.е. репродуктивный цикл самок составляет около 590 суток.

Успешное протекание процессов воспроизводства обеспечивается необходимым соотношением полов в репродуктивных зонах, которое поддерживается за счёт асинхронных линочных и нерестовых циклов, а также способности половозрелых самцов успешно оплодотворять нескольких самок. Необходимое соотношение полов для успешного оплодотворения самок в репродуктивных центрах поддерживается за счёт динамического равновесия самцов, уходящих и возвращающихся с нагульных миграций.

Высокая миграционная активность крабов в североохотоморском районе обусловлена удалённостью основных мест нагула и репродуктивных зон друг от друга, а также отсутствием значительных преград для перемещения крабов на обширной акватории северной половины Охотского моря, это позволяет крабу совершать протяжённые миграции до 420 км. В других районах видового ареала краба подобных миграций не отмечалось. Самцы расселяются широко, выходя на границу шельфа, где их дальнейшее проникновение на меньшие глубины ограничивается распространением промежуточной водной массы, поэтому при температуре ниже 0°C крабы почти не встречаются. Совершив нагульные миграции к зонам с повышенной биомассой бентоса, самцы мигрируют в районы концентрации самок. В центральной части моря нагульные миграции наблюдаются в трёх направлениях: к склонам б. Кашеварова, к верхней границе материкового склона и к восточным возвышенностям.

В функциональной структуре популяции равношипого краба выделены: 1) зоны размножения, 2) зоны обитания молоди, 3) зоны преобладания зрелых самцов, 4) периферийная зона, их наложение на реальный ареал даёт функциональную структуру ареала (рис. 3).

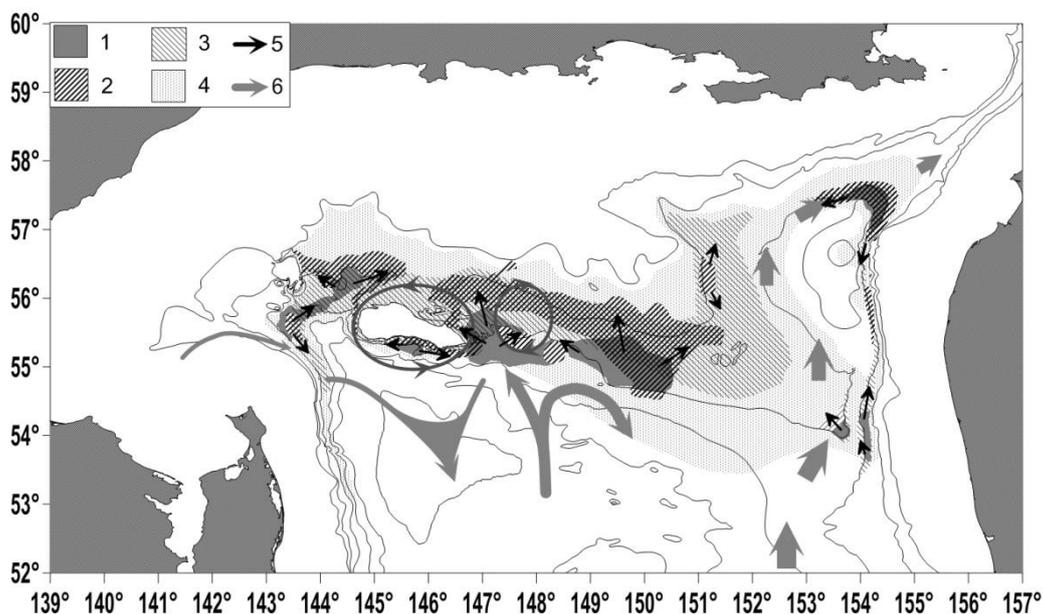


Рис. 3. Схема функциональной структуры ареала равношипого краба в северной части Охотского моря: 1 – зона размножения, 2 – зона преобладания молоди, 3 – зона преобладания зрелых самцов, 4 – периферийная зона, 5 – основные онтогенетические миграции, 6 – основные придонные течения

Зоны оседание личинок и обитания молоди располагаются вблизи районов размножения (выявлен комбинированный характер существования репродуктивных зон и зон обитания молоди).

В северной части Охотского моря равношипый краб – неотъемлемое звено в высших трофических уровнях макробентоса, в крабовом сообществе его роль также существенна. На обширной площади материкового склона (на глубинах менее 350 м) равношипый краб обитает совместно с крабом-стригуном опилио *Ch. opilio*, где образуют плотные скопления, создавая возможности для двувидового промысла. В северо-восточной части моря в пределах узкого материкового склона, где существует резкий свал глубин, он обитает совместно с синим *P. platypus* и камчатским *P. camtschaticus* крабами. В глубоководной части материкового склона равношипый краб граничит со стригуном ангулятусом *Ch. angulatus*, крабами Веррилла *P. verrilli*, многошипым *P. multispina* и Коуэса *L. couesi*. Таким образом, в центральной

части моря равношипый краб занимает срединное положение между двумя самыми массовыми видами крабов-стригунов северной половины Охотского моря – *Ch. opilio* и *Ch. angulatus*.

Функциональная структура ареала показывает, что равношипый краб на материковом склоне северной части Охотского моря образует одну единую популяцию, которая практически непрерывным поясом тянется от западнокамчатского склона до северо-восточного Сахалина. Поселения крабов на западнокамчатском побережье всё же имеют определённую обособленность от североохотоморской группировки за счёт отделения этой части глубоководным желобом Лебеда и впадиной ТИНРО, также как и поселения на Восточном Сахалине отделены глубоководной котловиной Дерюгина и желобом Старицкого. Однако обмен генетической информацией между ними, вероятно, существует посредством миграций взрослых особей краба по материковому склону. Это подтверждается и отсутствием различий по морфологическим признакам между самцами из различных участков.

Процесс воспроизводства краба на этапах от личинок до образования малькового стада основан на продуцировании достаточно жизнеспособного и защищённого, хотя и сравнительно малочисленного, по сравнению с шельфовыми видами крабов, поколения (средняя АРП – 10 тыс. яиц). Растянутость личинных и нерестовых циклов (асинхронность) позволяет поддерживать необходимое количество самцов и самок в репродукционных центрах. Особенности геоморфологии дна и высокая миграционная активность крабов позволяет перемещаться им на значительные расстояния в пределах материкового склона, расширяя тем самым жизненное пространство и восполняя убывающих в ходе промысла крупноразмерных крабов на отдельных участках.

Глава 6. Промысел и запасы

История промышленного освоения равношипого краба в Охотском море ведёт своё начало с 1968 г., когда в районе юго-восточнее б. Кашеварова краба

начали добывать японские рыбаки по межправительственному соглашению. Объём разрешённых международной комиссией квот в самом начале его промысла составлял 500 тыс. экз. и постепенно увеличился до 900 тыс. экз. Добыча краба японскими рыбаками осуществлялась конусовидными ловушками. Интенсивность промысла равношипного краба ежегодно возрастала, а объёмы разрешённых к вылову квот осваивались за счёт наращивания промысловых усилий, в результате к 1982 г. состояние популяции оценивалось как напряжённое. Реакцией на сложившуюся ситуацию стало введение с 1984 г. запрета на его промысел.

С 1992 г. равношипный краб вновь стал осваиваться, но теперь российскими предприятиями, получившими возможность выхода на международные рынки. На южных склонах б. Кашеварова были обнаружены плотные скопления краба, обеспечивающие высокие суточные выловы, которые вызвали интерес к его добыче и привели к заметному прессу на его запасы. В конце 90-х годов прошлого столетия промышленный лов на локальном участке был чрезвычайно высок, что, вероятно, и стало причиной резкого снижения его запасов в очередной раз. После снижения объёмов, рекомендованных к вылову, и введения (с 2000 г.) запрета на промышленный лов краба в пределах акватории б. Кашеварова ($55^{\circ}00' - 56^{\circ}00'$ с.ш., $144^{\circ}30' - 148^{\circ}00'$ в.д.), ежегодные объёмы его добычи не превышали 1 тыс. т (рис. 4).

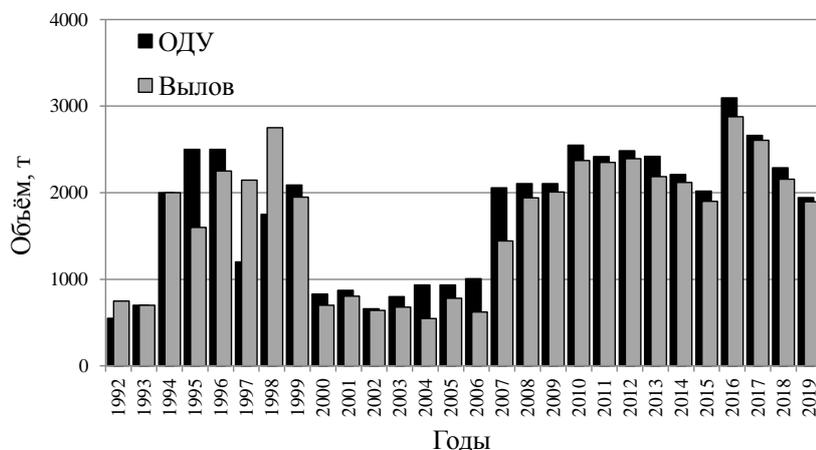


Рис. 4. Динамика ОДУ и фактического вылова равношипного краба в СОМ в 1992-2019 гг.

За счёт исследований, проведённых в центральной и восточной частях СОМ, удалось оценить запас и увеличить ОДУ более чем в два раза – с 935 т

(2004 г.) до 2057 т (2007 г.). Выполненные в 2008-2010 гг. исследования на акватории б. Кашеварова свидетельствовали, что плотность поселений краба в обозначенном районе возросла, и после этого было рекомендовано возобновить здесь промышленный лов (с 2011 г.). Проведение в 2014 г. полномасштабной съёмки на площади 122 тыс. км² позволило единовременно оценить промысловый запас (31,823 млн экз.) и рекомендовать к вылову около 3 тыс. т краба в 2016 г.

Динамика освоения равношипного краба практически не отличается от года к году: промысел традиционно начинается в начале календарного года, наиболее активная добыча краба приходится на весенний период (март-май), в летний период объёмы вылова постепенно снижаются, их увеличение наблюдается с сентября по декабрь. Ежегодно в добыче краба участвует до 12 судов. В настоящее время средний улов на одно судно составляет около 2 т. За последние 10 лет разрешённые к вылову квоты осваивались в полном объёме (в среднем – 95%).

Прогнозирование промыслового запаса равношипного краба в СОМ в последние годы осуществляется с применением продукционной модели (Пелла-Томлинсона), цель эксплуатации запаса – получение стабильного вылова. В ходе работ определены целевые ($B_{tr} = 25,721$ тыс. т) и граничные ориентиры ($B_{lim} = 11,146$ тыс. т) в стратегии эксплуатации его запаса и разработаны правила регулирования промысла. Управление запасом основано на предосторожном подходе (Бабаян, 2000), который обеспечивает его устойчивую эксплуатацию. Промысловая биомасса равношипного краба в настоящее время оценивается в 27,32 тыс. т. Величина допустимого улова согласно разработанным правилам регулирования промысла в ближайшие годы будет находиться на уровне 1,7-2,0 тыс. т.

Результаты работы позволили оценить современное состояние запасов равношипного краба северной части Охотского моря и дополнили сведения о биологии вида в целом. Все это позволило сделать следующие выводы:

ВЫВОДЫ

1. Распространение равношипного краба связано с распространением в Охотском море глубинных тихоокеанских вод (1-3°C). На материковом склоне северной части моря краб образует самую многочисленную из известных независимых популяций, основная её часть обитает на глубинах от 280-760 м.

2. Краб характеризуется высокой миграционной активностью (средняя скорость – 0,47 км/сут), перемещения преимущественно носят произвольный характер. Отсутствие сложно преодолимых препятствий для передвижений (глубоких каньонов и хребтов) позволяет особям совершать протяжённые миграции (до 420 км). Выход крабов в верхнюю зону материкового склона связан с их нагулом. Отсутствие морфологических различий между обособленными группировками свидетельствует о пространственном единстве популяции равношипного краба.

3. Самцы при ШК от 124,7 мм массово принимают участие в процессах воспроизводства, большинство самок половозрелыми становятся при 99 мм. Реализованная плодовитость колеблется от 0,84 до 22,06 тыс. яиц. Краб характеризуется отсутствием сезонности линочных и нерестовых циклов. Возраст вступления в промысел самцов (метод SLCA) оценён в 9 лет, продолжительность межлиночного периода крупных самцов может достигать 34 месяцев. Спектр питания краба разнообразный, основная роль отведена иглокожим, полихетам, мшанкам, ракообразным, моллюскам и рыбам. Из паразитов наиболее распространён корнеголовый рак *B. callosus*, основной вред при его инвазии связан с деградацией половой системы краба.

4. В функциональной структуре популяции равношипного краба выделяются зоны нагула зрелых самцов и зоны размножения. Зоны оседания личинок и обитания молоди располагаются вблизи районов размножения. Необходимое соотношение полов для успешного оплодотворения самок в репродуктивных центрах поддерживается за счёт динамического равновесия самцов, уходящих и возвращающихся с нагульных миграций. Построенная схема функциональной структуры ареала позволяет говорить о единой,

независимой популяции в северной части Охотского моря.

5. Проведённые исследования позволили сформулировать рекомендации по рациональному ведению промысла. Добычу равношипного краба предлагается вести на протяжении всего календарного года, равномерно распределяя промысловые усилия на различные участки материкового склона. В районах обитания зрелых самцов промысловую нагрузку можно усилить, в том числе за счёт развития двувидового промысла с крабами-стригунами. При отсутствии регулярного мониторинга предпочтителен щадящий режим эксплуатации его промысловых запасов.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в журналах, рекомендованных ВАК РФ

1. Михайлов В.И., Метелёв Е.А. Равношипный краб *Lithodes aequispinus* северной части Охотского моря и влияние паразитарной кастрации на состояние его популяции // Вопросы рыболовства. 2009. Т. 10. №2(38). С. 304-314.
2. Метелёв Е.А. Мечение равношипного краба *Lithodes aequispinus* (Benedict) в северной части Охотского моря: первые результаты // Вопросы рыболовства. 2010. Т. 11. №2(42). С. 225-231.
3. Васильев А.Г., Метелёв Е.А., Вакатов А.В. К вопросу оптимизации промысла равношипного краба // Рыбное хозяйство. 2012. С. 50-53.
4. Метелёв Е.А. Об уровне травмированности равношипного краба *Lithodes aequispinus* в северной части Охотского моря // Вопросы рыболовства. 2012. Т. 13. №2(50). С. 307-319.
5. Метелёв Е.А., Абаев А.Д., Клинушкин С.В., Васильев А.Г. Распределение и численность промысловых видов крабов в центральной части Охотского моря // Труды ВНИРО. 2017. Т. 165. С. 3-12.
6. Метелёв Е.А., Щербакова Ю.А. Питание равношипного краба *Lithodes aequispinus* и синего *Paralithodes platypus* крабов, обитающих на шельфе и материковом склоне северной части Охотского моря // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2018. Вып. 49. С. 62-68.

Публикации в других изданиях

7. Клинушкин С.В., Мельник А.М., **Метелёв Е.А.** О плодовитости равношипного краба *Lithodes aequispinus* (Benedict, 1895) на акватории банки Кашеварова // Чтения памяти акад. К.В. Симакова: тез. докл. Всерос. конф. Магадан, 25-27 ноября 2009 г. Магадан: СВНД ДВО РАН, 2009. С. 178-179.
8. **Метелёв Е.А.**, Мельник А.М. Заражённость крабов-литодид корнеголовым ракообразным *Briarosaccus callosus* на акватории банки Кашеварова северной части Охотского моря // Чтения памяти акад. К.В. Симакова: тез. докл. Всерос. конф. Магадан, 25-27 ноября 2009 г. Магадан: СВНД ДВО РАН, 2009. С. 185-186.
9. **Метелёв Е.А.** Перспективы промысла равношипного краба *Lithodes aequispinus* (Benedict, 1895) в северной части Охотского моря // Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана: матер. Междунар. науч.-техн. конф. Владивосток: Дальрыбвтуз, 2010. Ч. I. С. 231-234.
10. Рязанова Т.В., **Метелёв Е.А.** Некоторые данные о распространённости микроспоридий *Thelohania sp.* среди промысловых крабов Охотского моря // Сб. науч. статей Междунар. симп. «Паразиты Голарктики», Петрозаводск, 4-8 октября 2010 г. Петрозаводск: Изд. инст-та биологии Карельского науч. центра, 2010. Т.2. С. 83-85.
11. **Метелёв Е.А.** К вопросу о возобновлении промышленного лова равношипного краба на акватории банки Кашеварова в северной части Охотского моря // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование: матер. II Всерос. науч.-практ. конф. Петропавловск-Камчатский, 15-18 марта 2011 г. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2011. С. 196-198.
12. **Метелёв Е.А.**, Марченко С.Л. Влияние паразитарной инвазии корнеголового ракообразного *Briarosaccus callosus* (Boschma) на морфооблик равношипного краба *Lithodes aequispinus* (Benedict) // Мат. I Межд. науч.-практ. Интернет-конф. Современные научно-практические достижения в морфологии животного мира. Брянск: БГУ, 2011. С. 36-41.
13. **Метелёв Е.А.** Результаты наблюдений за поведением молоди равношипного краба *Lithodes aequispinus* в северной части Охотского моря // Тез. докл. Дальневосточ. регион. конф. Магадан, 22-24 ноября 2011 г. Магадан: СВНД ДВО РАН, 2011. С. 144.

14. **Метелёв Е.А.**, Мельник А.М. К вопросу двувидового промысла крабов: проблемы и перспективы промысла равношипного краба и краба-стригуна опилио в северной части Охотского моря // Тез. докл. XI Всерос. конф. по проблемам рыбопромыслового прогнозирования (Мурманск, 22-24 мая 2012 г.) [Электронный ресурс] / ПИНРО. Мурманск: ПИНРО, 2012. электрон. опт. диск (CD-ROM). [2 с.].
15. Мельник А.М., **Метелёв Е.А.** Современные проблемы и перспективы двувидового промысла краба-стригуна опилио и равношипного краба в северной части Охотского моря // Отчётная сессия ФГУП «МагаданНИРО» по результатам научных исследований 2011 г.: материалы докладов; Магадан: МагаданНИРО, 2012. С. 59-62.
16. **Метелёв Е.А.** Новые данные о миграциях равношипного краба в северной части Охотского моря // Отчётная сессия ФГУП «МагаданНИРО» по результатам научных исследований 2011 г.: материалы докладов; Магадан: МагаданНИРО, 2012. С. 63-66.
17. **Метелёв Е.А.**, Рязанова Т.В. Некоторые паразиты равношипного краба *Lithodes aequispinus* северной части Охотского моря // Отчётная сессия ФГУП «МагаданНИРО» по результатам научных исследований 2012 г.: материалы докладов; Магадан: МагаданНИРО, 2013. С. 97-100.
18. **Метелёв Е.А.** Размер половозрелости равношипного краба *Lithodes aequispinus* северной части Охотского моря // Отчётная сессия ФГУП «МагаданНИРО» по результатам научных исследований 2013 г.: материалы докладов; Магадан: МагаданНИРО, 2014. С. 112-115.
19. Мельник А.М., Абаев А.Д., Васильев А.Г., Клинушкин С.В., **Метелёв Е.А.** Крабы и крабоиды северной части Охотского моря. Магадан: МагаданНИРО, 2014. 198 с.
20. **Metelyov E.A.** Revealing liparid fish egg clutch inside the golden king crab *Lithodes aequispinus* Benedict, 1895 (Decapoda, Anomura, Lithodidae): commensalism or parasitism? // Abstracts volume from 49th European Marine Biology Symposium September 8-12, 2014, St. Petersburg, Russia. Zoological Institute Russian Academy of Sciences. P. 64-65.