

УДК 595.384.2-116(268.45+268.52)

ФОРМИРОВАНИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА КАМЧАТСКОГО КРАБА В ПРОЦЕССЕ ЕГО АККЛИМАТИЗАЦИИ В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

© 2024 г. С. В. Баканев *, Т. В. Шамрай

*Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии ("ПИНРО" им. Н.М. Книповича), Мурманск, Россия*

**e-mail: bakanev@pinro.vniro.ru*

Поступила в редакцию 04.10.2023 г.

После доработки 05.12.2023 г.

Принята к публикации 28.12.2023 г.

Представлен сравнительный анализ размерной структуры, размеров 50%-го созревания и плодовитости камчатского краба Баренцева моря в период его расселения и акклиматизации и в современный период интенсивного промысла. Кроме того, на основе литературных данных проведена оценка различий вышеуказанных параметров баренцевоморских особей и особей из нативного ареала краба. В 2019–2022 гг. у камчатского краба в Баренцевом море наблюдается тенденция к снижению его репродуктивного потенциала в сравнении с периодом активной акклиматизации (1995–2003 гг.), который предшествовал промысловой эксплуатации. Изменения в репродуктивных параметрах баренцевоморской популяции камчатского краба в последние годы увеличивают сходство этих характеристик с таковыми у нативных популяций тихоокеанского региона, активная эксплуатация которых началась в начале XX в.

Ключевые слова: камчатский краб, Баренцево море, половозрелость самок, плодовитость, акклиматизация

DOI: 10.31857/S0030157424040072, **EDN:** PRNTZN

ВВЕДЕНИЕ

Мониторинг и оценка состояния сложно организованных и плохо наблюдаемых объектов, таких как, например, морские экосистемы или популяции гидробионтов, связаны с определенными трудностями [12]. Например, изучение популяционной динамики и в рамках нее определение репродуктивного потенциала сопряжено со сложностью определения точной численности гидробионта в силу обширной пространственно-временной изменчивости объекта исследований, невозможности прямой оценки естественной смертности и параметров процессов размножения, а также определения природной емкости среды. Оценка вышеуказанных параметров, отражающих состояние популяции, требует не только данных прямого учета инструментальными методами в ходе многолетнего мониторинга, но и применения методов математического моделирования. Однако некоторые биологические показатели, в том числе оценивающие репродуктивные характеристики популяции, возможно относительно легко оценить посредством прямого полевого анализа, например, из уловов

научно-исследовательских съемок или промысла. Одними из таких критериев, отражающих изменение репродуктивного потенциала популяций морских гидробионтов, могут служить данные по размерному составу, скорости полового созревания и плодовитости.

Индивидуальная плодовитость, как параметр, имеющий возможность наиболее точного определения, является одним из важнейших количественных показателей, характеризующим успешность воспроизводства гидробионта, а в случае с акклиматизированным камчатским крабом в Баренцевом море является показателем уровня адаптации популяции к условиям новой среды обитания.

Оценки плодовитости и других репродуктивных параметров баренцевоморской популяции камчатского краба были выполнены в ходе первых специализированных экспедиций российских и норвежских исследователей в 1993–2000 гг. [4, 5, 18, 21, 22, 23]. Было установлено, что по ряду репродуктивных параметров (максимальные размеры, максимальная индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП), размер

50%-го созревания) самки камчатского краба Баренцева моря несколько превосходят самок тихоокеанского региона [2, 4, 11]. Высокие значения ИАП самок камчатского краба в Баренцевом море были обусловлены двумя причинами: крупными размерами, по которым они, как правило, превосходили самок тихоокеанских популяций, а также большим объемом кладки у самок одних и тех же размеров.

С открытием коммерческого лова и одновременно интенсификацией браконьерского промысла камчатского краба в Баренцевом море некоторые исследователи начали отмечать признаки снижения ряда репродуктивных параметров в начале 2000-х гг. [13, 20]. Кроме того, с 2008 г. в норвежских водах при промысле камчатского краба кроме самцов промыслового размера (с длиной карапакса свыше 135 мм) стало допускаться изъятие самок с длиной карапакса 137 мм [20]. Схожие тенденции в снижении репродуктивного потенциала при интенсификации промысла ранее отмечались в нативных ареалах как камчатского краба, так и других промысловых беспозвоночных. Например, некоторые авторы указывают, что популяционная плодовитость может снизиться из-за уменьшения численности производителей, но также может быть следствием изменения соотношения самок и самцов [27]. Достаточно часто отмечается, что промысел многих ценных ракообразных меняет демографическую структуру их популяции, поскольку вылавливаются только крупные самцы [45]. Такие изменения характерны для популяций камчатского краба в тихоокеанском регионе, когда репродуктивный успех краба зависит от одновременного нахождения на местах спаривания самцов и самок [37, 46]. Размер самца является важным фактором эффективности спаривания из-за иерархии доминирования, которую демонстрируют более крупные самцы во время спаривания [35]. Крупные самки, производящие наибольшее количество икры, более успешно оплодотворяются крупными самцами [25, 41]. Самки, спаривающиеся с мелкими самцами с меньшим объемом сперматофор, имеют меньший успех оплодотворения, чем самки, спаривающиеся с более крупными самцами [33–35, 40]. В некоторых работах отмечается, что в уловах в районах, наиболее подверженных промысловому воздействию, наблюдались крупные самки без кладки или с уменьшенными размерами кладки [39], что может быть связано с неудачным спариванием с более мелкими самцами. Таким образом, делается вывод о том, что промысел, основанный на изъятии крупных самцов, мо-

жет косвенно, но в значительной мере влиять на популяционную плодовитость, тем самым снижая репродуктивный потенциал популяции в целом. При этом ежегодный мониторинг динамики репродуктивных параметров эксплуатируемых популяций и своевременное принятие управленческих решений в рамках стратегии регулирования промысла при негативных изменениях этих параметров позволит обеспечить рациональную эксплуатацию биологических ресурсов.

В настоящей работе впервые выполнен сравнительный анализ размерной структуры, размеров 50%-го созревания и плодовитости камчатского краба Баренцева моря в период его расселения и акклиматизации, предшествующий его промысловой эксплуатации, и в современный период его изучения и интенсивного промысла. Кроме того, на основе литературных данных проведена оценка различий вышеуказанных параметров баренцевоморских особей с аналогичными характеристиками, полученными для его нативного ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы данные Полярного филиала ФГБНУ “ВНИРО” по уловам самок камчатского краба в Баренцевом море, полученные в ходе специализированных траловых и ловушечных съемок, а также данные наблюдателей в ходе промысла этого вида в российской части Баренцева моря в 1995–2022 гг. Сбор проб на плодовитость выполнялся в начальный период исследований интродуцированного краба (1995–2003 гг.), когда происходила его активная акклиматизация, и в последние годы на фоне относительной стабилизации пространственной структуры популяции камчатского краба в Баренцевом море (2019–2022 гг.). При пространственном анализе репродуктивных параметров камчатского краба обследованная акватория была разделена, с учетом истории его акклиматизации, на три района: Западный (Варангер-фьорд, северо-запад Рыбачьей банки), Центральный (Мотовский залив, Рыбачья и Кильдинская банки, Западный Прибрежный район) и Восточный (Восточный Прибрежный район, Мурманское мелководье, Канинская банка) (рис. 1).

Сбор и обработку биологического материала выполняли в соответствии с методиками, принятыми в Полярном филиале ФГБНУ “ВНИРО” [7]. Биологический анализ самок камчатского краба включал в себя промеры ширины (ШК) и длины карапакса, взвешивание, определение стадии

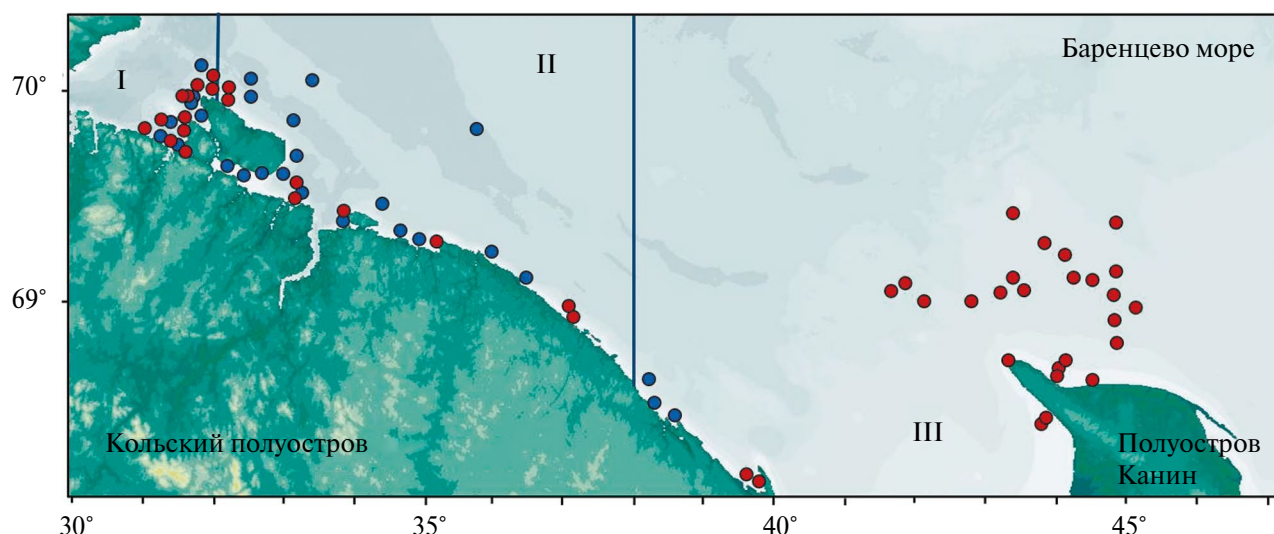


Рис. 1. Места отбора проб камчатского краба на плодовитость в Баренцевом море в 1995–2003 гг. (синие точки) и 2019–2022 гг. (красные точки): I – Западный; II – Центральный; III – Восточный районы.

зрелости икры, межлиночной категории, состояния конечностей и наличие обрастаний. Под половой зрелостью самок понималась функциональная половозрелость, которая определялась по наличию наружной икры под абдоменом. При отборе проб на плодовитость кладку икры вместе с плеоподами помещали в отдельную емкость и фиксировали 4% раствором формальдегида. Всего за время исследования подверглось биологическому анализу 37 тыс. особей и было отобрано 763 пробы на плодовитость (табл. 1).

Таблица 1. Характеристика первичного материала по камчатскому крабу, собранного в 1995–2022 гг. в Баренцевом море

Период/ Районы	Кол-во биологических анализов	Кол-во проб на плодовитость
1995–2003 гг.		
Западный	1299	151
Центральный	4979	206
Восточный	11236	14
2004–2018 гг.		
Западный	508	—
Центральный	2117	—
Восточный	10840	—
2019–2022 гг.		
Западный	1299	134
Центральный	4979	55
Восточный	11236	203
Всего	36883	763

При оценке плодовитости кладку икры отделяли от плеопод и обсушивали на фильтровальной бумаге до постоянной массы. Кладку взвешивали, просчитывали количество икры в двух навесках по 500 мг. Определяли вес одной икринки и общее количество икры в кладке, т. е. абсолютную индивидуальную плодовитость (ИАП) по соотношению веса кладки и среднего веса икринки. Относительную индивидуальную плодовитость (ИОП) определяли как отношение абсолютной плодовитости к массе тела самки без учета массы икры.

Для оценки скорости полового созревания логистические кривые (огивы половозрелости) были построены методом взвешенной нелинейной регрессии [30] с использованием GLM-функции с биномиальным распределением (family = binomial) в статистической среде R [43]. Поскольку объясняющая переменная (наличие наружной икры) выражается бинарным значением (1 – самка с икрой и 0 – самка без икры), можно оценить, при какой ШК краб имеет 50%-ю вероятность нести икру. Эта оценка была произведена с использованием команды “dose.p” пакета “Mass” [44]. Значимость наблюдаемых различий оценивалась по критерию Стьюдента.

Для оценки зависимости плодовитости, веса кладки и среднего веса икринки от ШК использовалась линейная регрессия, с помощью которой определялись статистическая значимость и величина прироста указанных переменных с увеличением ШК. Ковариационный анализ (ANCOVA) построенных зависимостей был выполнен для определения статистической значимости изменчивости данных переменных [49], а также в целях

оценки различий в приросте ИАП по отношению к ШК (наклона регрессионных линий), полученных для самок камчатского краба, пойманных в разные годы и в разных районах.

Обработка данных выполнялась в Microsoft Office Excel [26], а статистический анализ и создание рисунков выполнялось в приложении R с помощью библиотек “ggplot2” [47] и “ggthemes” [48].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ временного ряда показал весьма существенные различия в частотно-размерных характеристиках уловов самок камчатского краба в Баренцевом море в 1995–2022 гг. (рис. 2). Отсутствие молоди (ШК < 80 мм) в размерных рядах самок без икры обусловлено селективностью лова и особенностями распределения особей, которые, концентрируясь в узкой прибрежной полосе, были недоступны для облова в ходе исследовательских съемок. Одномодальное распределение размерного ряда неполовозрелых самок было характерно для большинства лет, при этом медиана варьировала в основном от 110 до 120 мм по ШК, а мода – 100–130 мм по ШК. Минимальная медиана была отмечена в 1998–2000 гг. (96–100 мм), когда впервые было зарегистрировано высокоурожайное поколение в новых для камчатского краба восточных районах его баренце-

воморского ареала. В отдельные годы (1999, 2004, 2005, 2014, 2016) размерно-частотное распределение самок без икры носило четкий двухмодальный характер, что скорее всего свидетельствовало о появлении в уловах исследовательских съемок двух последовательных высокоурожайных поколений неполовозрелых самок.

Частота появления урожайных поколений, по всей видимости, является также основной причиной, влияющей на характер размерно-частотного распределения самок с икрой. При этом на протяжении всего временного ряда в уловах были отмечены самки с одно-, двух- и полимодальными ассиметричными размерными группами. При этом в начальный период исследования в 1995–2011 гг. размеры модальных групп были весьма вариативны. Например, с 2001 по 2009 г. в размерном составе самок с икрой хорошо прослеживается урожайное поколение с последовательно возрастающими размерами модальной группы. В 2001–2003 гг. это поколение постепенно пополняет нерестовую часть популяции, имея при этом размеры 100–140 мм по ШК. В 2007–2009 гг. поколение достигает максимальных размеров 150–180 мм и постепенно элиминируется. С 2012 г. модальные размеры, доминирующие в уловах, имеют сходные значения. При этом мода основной группы незначительно повышается с 2012 по 2016 г., а затем снижается с 2017 по 2022 г.

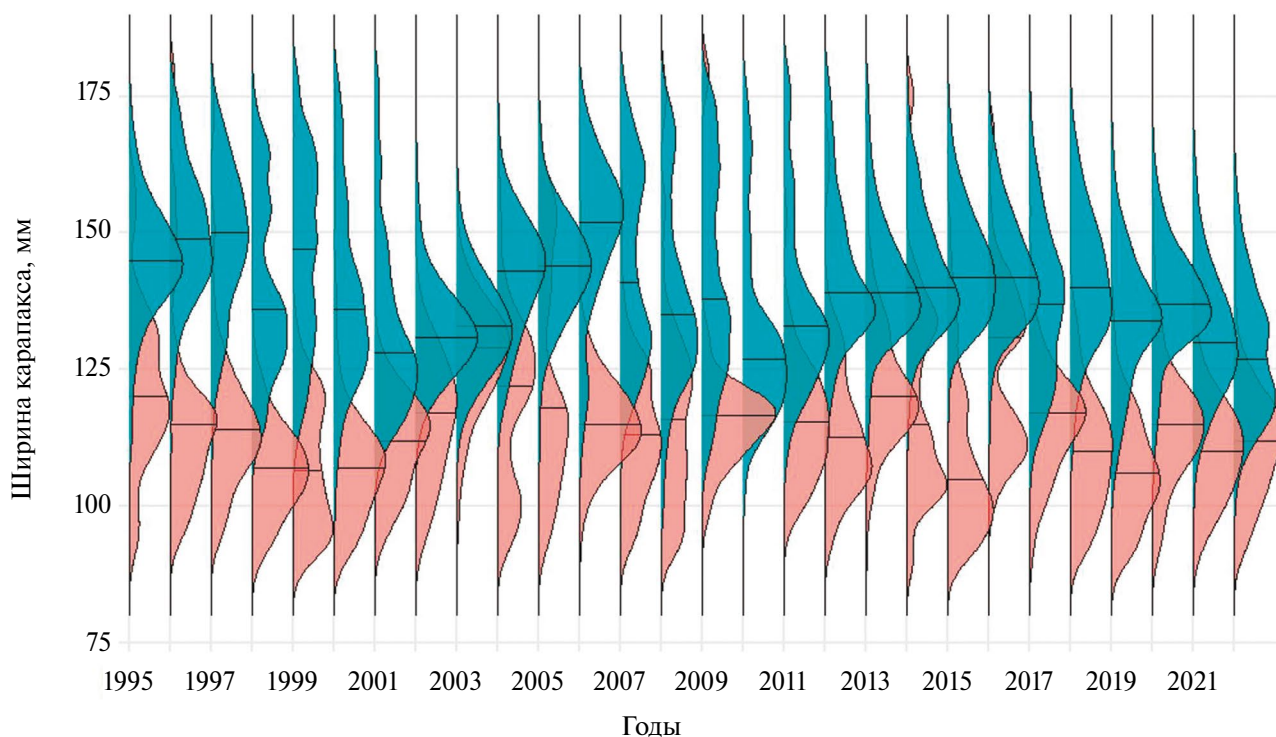


Рис. 2. Размерный состав уловов неполовозрелых (красная область) и половозрелых (бирюзовая область) самок камчатского краба в Баренцевом море по данным 1995–2022 гг. (черная линия – медиана).

Характер размерно-частотного распределения половозрелых самок камчатского краба обусловлен не только появлением урожайных поколений, но и поэтапным его расселением с запада на восток в ходе его акклиматизации и формированием современного ареала в начальный период исследований. Это подтверждается сравнительным анализом размерного состава самок с икрой отдельно по районам и годам, с помощью кривых скользящих регрессий (loess), которые лучше всего согласовываются с исходными данными по размерным рядам (рис. 3).

Плавные кривые регрессий размерных рядов с весьма сходной динамикой характерны для размерных рядов самок с икрой из уловов Западного и Центрального районов. При этом размерный диапазон варьирования кривых имеет весьма узкий диапазон (130–150 мм по ШК) на всем временном ряду исследования. Низкая межгодовая изменчивость модальных размеров половозрелых самок обусловлена сравнительно ранней (до периода начала специализированных исследований) акклиматизацией камчатского краба в этих районах. Заселение камчатским крабом Восточного района происходило позднее, что уже подтверждается данными регулярного мониторинга. Впервые формирование нерестового стада в этом регионе происходило с 1999 г., когда в уловах начали встречаться самки с икрой с минималь-

ными модальными размерами 105–115 мм ШК, урожайное поколение которых можно отнести к 1991 г. К 2008 г. половозрелые самки этого поколения достигли максимальных модальных размеров 145–155 мм по ШК. С 2009 г. модальные размеры самок с икрой из Восточного района постепенно начали снижаться, а с 2014 г. кривые регрессий размерных рядов половозрелых самок из уловов всех трех районов практически совпадают, имея незначительный негативный тренд. Таким образом, характер изменения размерного состава половозрелых самок из уловов Восточного района с 1999 г. обусловил общую тенденцию в изменчивости размерно-частотного распределения самок баренцевоморской популяции камчатского краба, представленного на рис. 2.

Стоит отметить, что в 1995, 2009, 2014 гг. отмечалось присутствие крупных самок (с ШК свыше 160 мм) с отсутствием наружной икры. Увеличение доли самок без икры среди крупных особей, т. н. яловость, может свидетельствовать об уменьшении репродуктивного потенциала популяции по каким-либо причинам. Мониторинг этого показателя является простым, и, одновременно, важнейшим критерием, отражающим состояние как эксплуатируемых популяций в целом, так и интродуцируемого камчатского краба в частности. Временной анализ межгодовой изменчивости доли яловых самок среди крупных самок

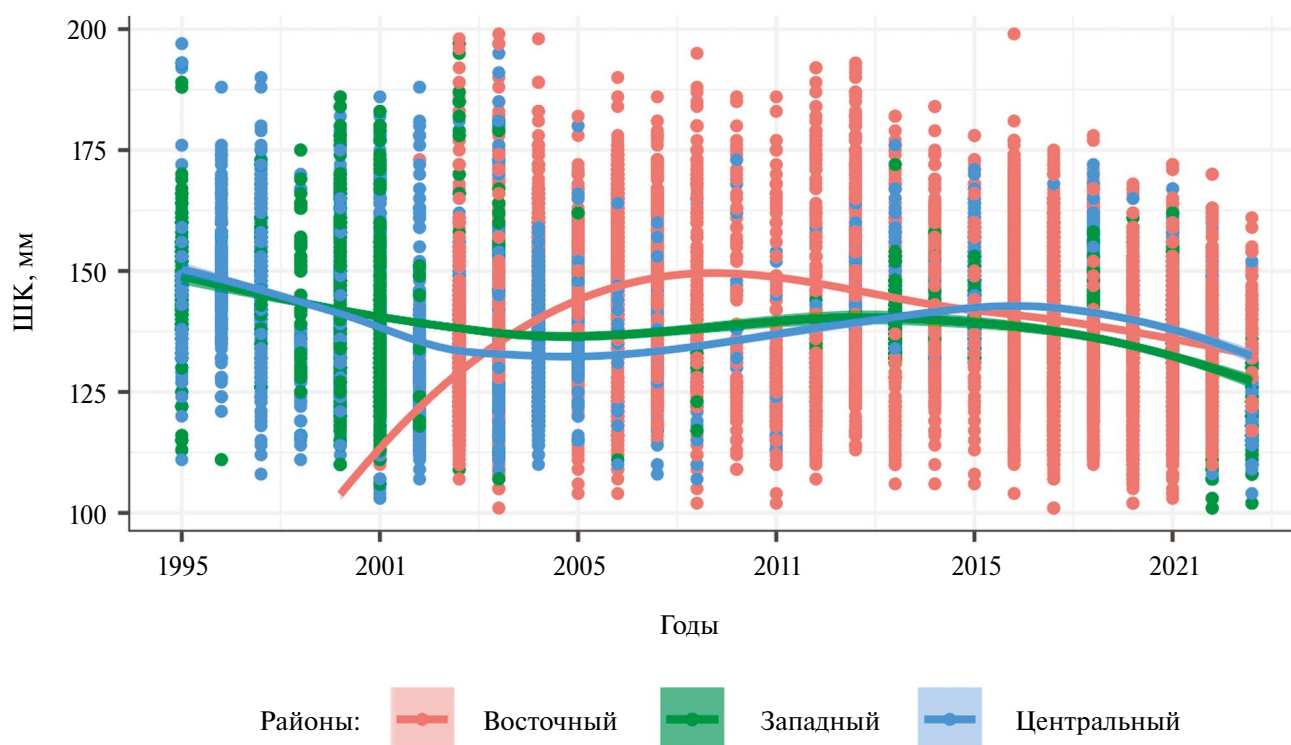


Рис. 3. Кривые скользящих регрессий (loess-функция) размерных рядов половозрелых самок камчатского краба в уловах в разных районах Баренцева моря в 1995–2022 гг.

(с ШК более 100 мм) не показал ярко выраженных тенденций. Ежегодная доля этих крабов в уловах изменялась в пределах от 0.0 до 10.6% со среднемноголетним значением 5.6%. Причины появления экстремальных значений скорее связаны не с биологическими причинами, а статистическими, так как были получены на выборках менее 100 экз. при среднемноголетнем показателе промера 773 особей в год. Анализ по укрупненным периодам показал, что доля яловых самок в начальный период исследований, когда отсутствовал коммерческий промысел камчатского краба в Баренцевом море, была выше (8.9%) по сравнению с последующими периодами 2004–2018 и 2019–2022 гг.: 3.1 и 3.4% соответственно.

Межгодовой сравнительный анализ скорости созревания самок камчатского краба в Баренцевом море показал, что 50% особей созревали при ШК равной 111.5–124.5 мм за весь период исследований. Анализ по укрупненным периодам показал, что размер 50%-го созревания самок в начальный период исследований был статистически значимо ниже (116.1 мм по ШК) по сравнению с последующими периодами 2004–2018 и 2019–2022 гг.: 119.0 и 121.1 мм по ШК, соответственно. Несущественные, но статистически значимые отличия в скорости созревания были получены в различных районах Баренцева моря: Западный – 120.0 мм, Центральный – 117.8 мм, Восточный – 118.7 мм по ШК (рис. 4).

Пространственно-временной анализ зависимости плодовитости от размеров самки показал различия в величине прироста плодовитости с увеличением размеров особи как в разные пе-

риоды исследования, так и по районам (рис. 5, 1А и 1Б). Так, прирост количества икры с приростом ШК у самок в начальный период исследования (1995–2003) и в последние годы (2019–2022) линейен и статистически различен (ANCOVA, $p < 0.001$): 50 и 25 тыс. икринок при увеличении ШК на 10 мм соответственно. Статистическая значимость различий была также подтверждена для связи между ШК самок и их плодовитостью в разных районах ареала. Максимальный прирост количества икры при увеличении ШК на 10 мм был получен для самок камчатского краба Центрального района (60 тыс. икринок), а минимальный (25 тыс. икринок) для крабов Восточного района.

Тесная корреляция между плодовитостью и ШК в значительной степени обусловлена объемом кладки, размер которой растет с увеличением ШК (рис. 5, 2А и 2Б), нежели весом икринок, который статистически значимо ($p < 0.001$) отличался в начальный период исследований и последние годы, но взаимосвязь с ШК обнаружена не была (рис. 5, 3А). В тоже время отмечался незначительный, но статистически значимый ($p = 0.048$) прирост веса икринки с увеличением ШК при анализе уловов Западного и Центрального района (рис. 5, 3Б).

Индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) в ранний период исследований (1995–2003) была значимо выше значений позднего периода (2019–2022). Кроме того, максимальные значения ИОП, ИАП, веса кладки и икринки были получены для Центрального района, а минимальные – для Восточного (рис. 6).

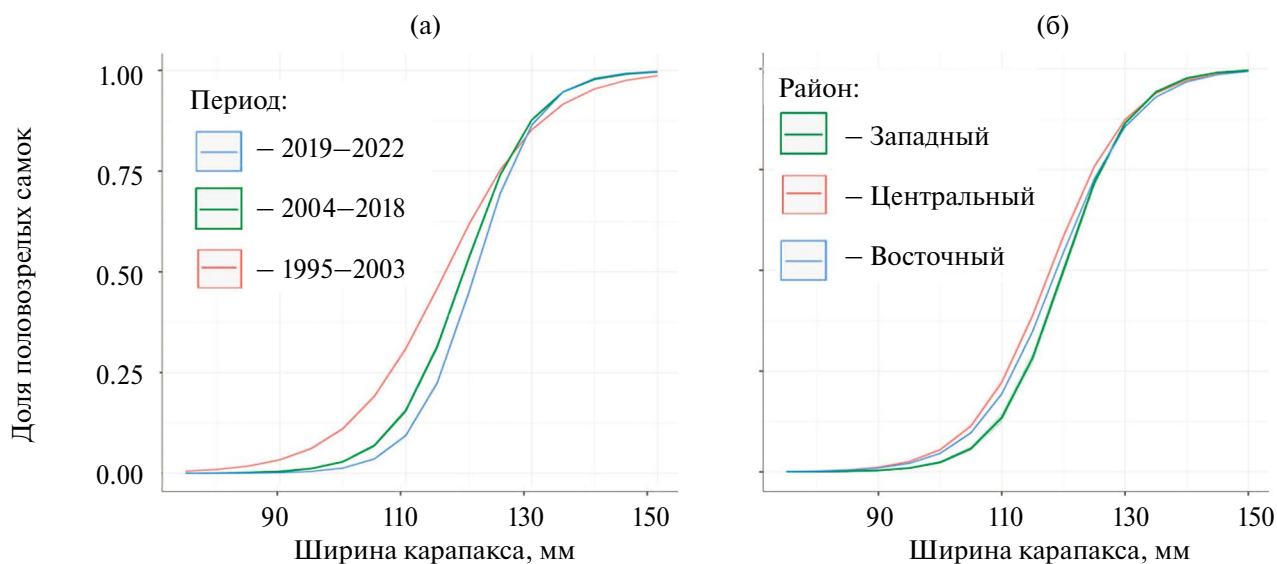


Рис. 4. Зависимость доли самок с икрой от размеров их карапакса в уловах в разные периоды (а) и разных районах исследований (б) в 1995–2022 гг. в Баренцевом море.

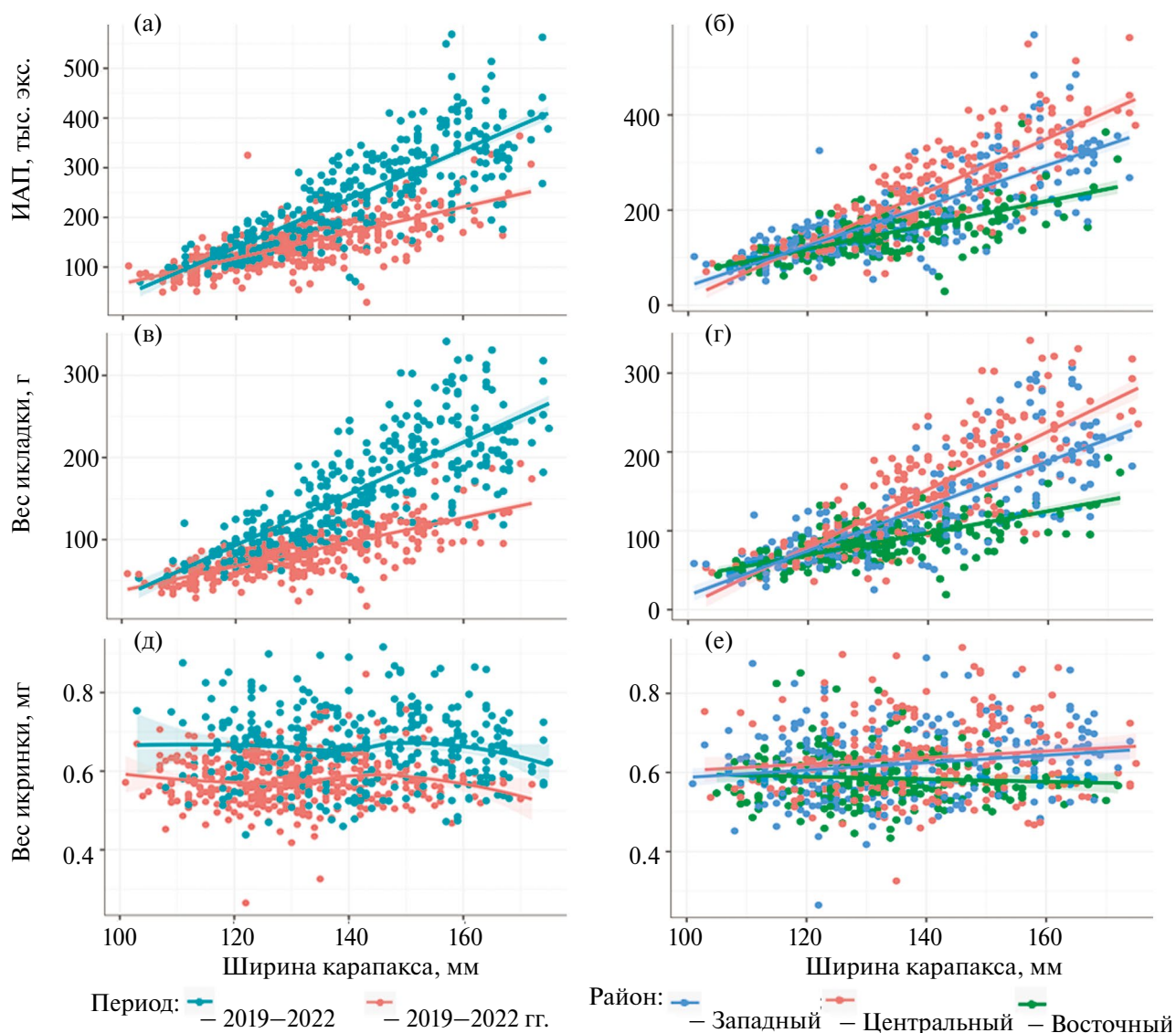


Рис. 5. Связь между шириной карапакса самок камчатского краба и их плодовитостью (ИАП) (1), весом кладки (2) и весом икринки (3) в разные периоды (А) и разных районах исследований (Б) в Баренцевом море по данным 1995–2003 и 2019–2022 гг.

Корреляционная связь между ИОП и ШК достоверно отсутствовала при анализе двух временных отрезков, поэтому для визуализации использовались кривые скользящих регрессий (loess-функция) (рис. 6а). В то же время при анализе взаимосвязи ИОП с ШК по разным районам отмечалась значимая линейная связь (ANCOVA, $p < 0.001$; рис. 6б).

С ростом размеров самок возрастала ИОП, достигая максимальных значений при ШК 150 мм в 1995–2003 гг. Однако в последние годы исследований (2019–2022) таких тенденций обнаружено не было, а ИОП имела два слабовыраженных пика при ШК 125 и 170 мм по ШК (рис. 6а). Статистически значимые отличия в трендах связи ИОП и ШК были обнаружены по Центральному

и Западному районам, в то же время отсутствие тренда связи ШК с ИОП, а также минимальные показатели ИОП были характерны для уловов в Восточном районе, где акклиматизация камчатского краба происходила позднее, по сравнению с западными районами, а его эксплуатация интенсивнее.

ОБСУЖДЕНИЕ

В период начала мониторинга формирования популяции (1995–2003 гг.) по ряду репродуктивных параметров (максимальные размеры, размер 50%-ного созревания, максимальная абсолютная индивидуальная плодовитость) самки камчатского краба Баренцева моря как в российских, так

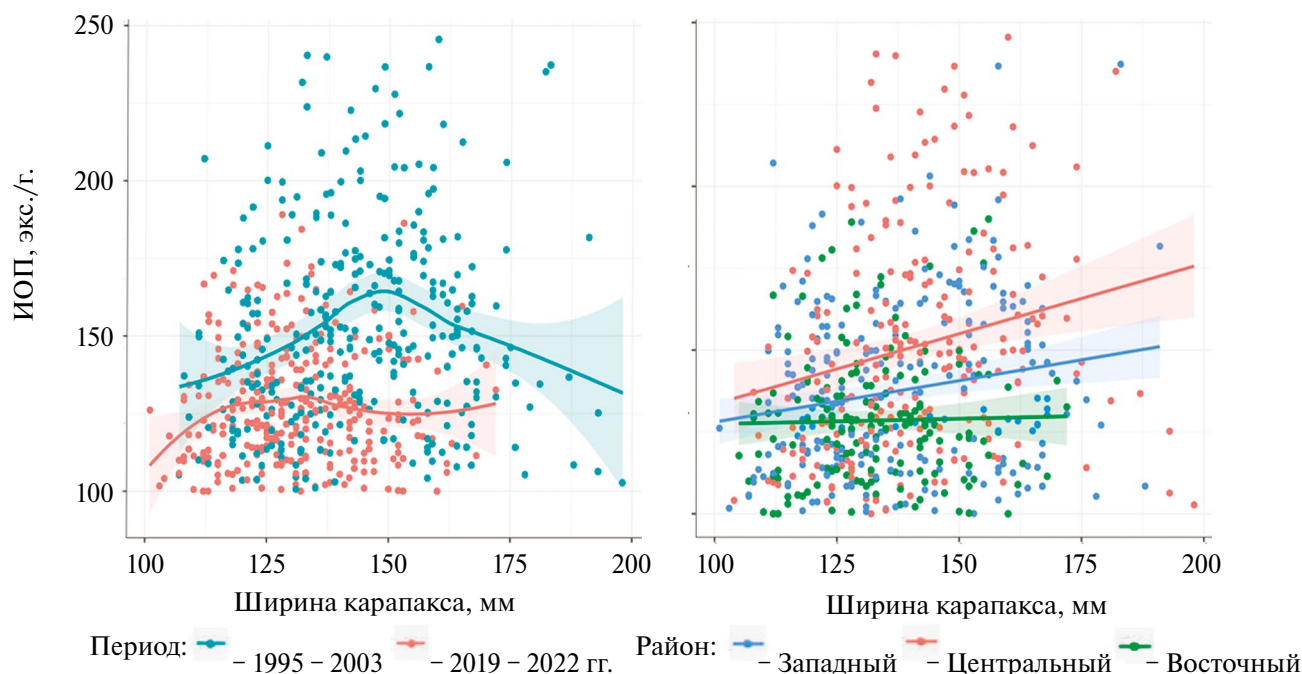


Рис. 6. Связь между шириной карапакса самок камчатского краба и их индивидуальной относительной плодовитостью (ИОП, экз./г.) в разные периоды (А) и разных районах исследований (Б) в Баренцевом море по данным 1995–2022 гг.

и норвежских водах превосходили самок нативного тихоокеанского региона [2, 3, 19, 20]. Максимальные размеры самок с икрой в начальный период исследований нередко превышали 200 мм по ШК, достигая в отдельные годы рекордных 220 мм [4], в то время как в нативном ареале самки таких размеров практически не встречались [10, 17, 31]. Средний размер 50%-ного созревания (118–132 мм по ШК) [4] в начале исследований существенно превышал аналогичный параметр для популяций тихоокеанского региона (73–112 мм по ШК) [10, 17, 31]. Рекордные значения абсолютной плодовитости (до 704 тыс. икринок) были отмечены для баренцевоморских самок в этот же период исследований, что значительно превышало максимальные значения этого параметра для самок дальневосточного региона (214–564 тыс. экз.) [9, 10, 25, 35, 40]. Существенные различия ИАП обнаруживались для самок с икрой с наиболее многочисленными модальными размерами, характерными для Баренцева моря 130–140 мм по ШК. В 1995–2003 гг. ИАП баренцевоморских самок указанных размеров в среднем изменялась в пределах 178–235 тыс. экз., в то время как в тихоокеанском регионе ИАП, рассчитанная на основе коэффициентов регрессионной взаимосвязи с ШК, варьировала в пределах 97–230 тыс. экз. [9, 10, 17, 25, 31, 35].

В последние годы исследований (2019–2022 гг.) вышеуказанные репродуктивные параметры половозрелых самок баренцевоморской популяции

статистически значимо изменились. Максимальные размеры самок с икрой снизились в среднем со 197 мм по ШК в 1995–2003 гг. до 175 мм по ШК в 2019–2022 гг. При этом средний размер 50%-го созревания увеличился со 116 мм по ШК до 121 мм по ШК в эти периоды. Значительно ниже стали вес кладки (на 39%) и ИАП (на 30%) для самок одних и тех же размеров (см. рис. 5, 1А; рис. 5, 1Б), при этом вес икринки также снизился, но менее существенно, в среднем на 12% (с 0.66 до 0.58 мг). Стоит отметить, что отрицательные тренды аналогичных показателей во временных рядах были отмечены для самок баренцевоморской популяции, обитающих в норвежских фьордах, которые были описаны в обобщающей магистерской работе Naakon Winge Hjertaas в 2023 [19]. При этом негативные тенденции отмечались для самок, выловленных в разных фьордах, с некоторым запаздыванием с востока на запад, т. е. по мере расселения камчатского краба в норвежских водах. Предполагаемыми причинами таких явлений стали процессы, связанные как с акклиматизацией (увеличение плотности акклиматизанта и, вследствие этого, ухудшение его трофической базы и увеличение риска инфекционных заболеваний), так и интенсификацией промысла (селективное изъятие крупных самок и травматическая смертность). Стоит отметить, что изменения, в том числе и негативные, в репродуктивных параметрах баренцевоморской популяции отмечались норвежскими и отечественными учеными

еще в начале XXI века, практически сразу после первой вспышки численности интродуцента и начала его промысла, в том числе и браконьерского [14, 20, 22, 23]. Например, в Ура-губе, на базе его круглогодичного прибрежного мониторинга, в 1995–2002 гг. отмечалось устойчивое уменьшение плодовитости [14]. Уменьшение на 30% индивидуальной плодовитости самок камчатского краба в наиболее многочисленных размерных классах от 120 до 150 мм в промысловый сезон 1999–2000 гг. по сравнению с 1994–1998 гг. отмечали и другие исследователи [16]. По мнению авторов этих работ, главной причиной снижения плодовитости являются официальный промысел и браконьерский лов, приводящие к омоложению нерестового стада за счет изъятия крупных самцов и, частично, самок. Последнее повышает травматизм самок, в первую очередь, крупных, а также находящихся на их абдомене икринок.

Изменения в репродуктивных параметрах баренцевоморской популяции в последние годы увеличивают сходство этих характеристик с таковыми у нативных популяций камчатского краба. Значения максимальных размеров самок с икрой в 2010–2022 гг. (172–178 мм по ШК) в Западном и Центральном районах, где акклиматизация прошла в среднем на 10 лет раньше, чем в Восточном районе [1] вписываются в пределы варьирования максимальных размеров икроносных самок нативного ареала (161–203 мм по ШК) [10; 17; 31]. В Восточном районе в этот период встречались самки большего размера (199–212 мм по ШК), однако с 2008–2010 гг. модальные размеры самок с икрой в этом районе ежегодно снижались и с 2014 г. статистически значимо не отличались от размеров самок Западного и Центрального района (см. рис. 3). Тенденции о статистически значимом снижении среднего размера 50%-го созревания самок в ходе акклиматизации (со 120.1 мм по ШК в 2002–2007 гг. до 118.4 мм по ШК в 2011–2022 гг.), отмеченные в норвежских фьордах [19], не подтверждаются нашими данными на всем временном ряду как в общем по российской части Баренцева моря, так и по отдельным районам в частности. С 1995 по 2022 гг. статистически значимое увеличение среднего размера 50%-го созревания самок произошло в Западном районе с 115 до 123 мм по ШК, в Центральном районе с 118 до 122 мм по ШК и в Восточном районе с 115 до 121 мм по ШК. Средние размеры 50%-го созревания самок тихоокеанского региона весьма вариативны (73–112 мм по ШК), но в общем существенно уступают баренцевоморским значениям, полученным как в нор-

вежских, так и российских водах. В литературе указываются следующие возможные факторы, влияющие на снижение размеров 50%-го созревания самок камчатского краба: менее благоприятные температурные условия, снижение объема и качества кормовой базы, а также уменьшение размеров как самцов, так и самок вследствие селективности промысла [19]. В отличие от норвежских вод, где разрешен промышленный лов самок камчатского краба, в российских водах действие негативных факторов, влияющих на снижение размеров 50%-го созревания самок, по всей видимости, пока не наблюдается.

В отличие от скорости полового созревания, негативное снижение как абсолютных показателей плодовитости, так и темпа прироста плодовитости при увеличении ШК самок баренцевоморской популяции свидетельствует о существенных изменениях в формирующейся популяционной структуре акклиматизанта в последние годы. Очевидно, что снижение ИАП связано с уменьшением веса кладки, поскольку между весом кладки и размерами существует более тесная связь по сравнению с ИАП [24, 28, 42]. По мнению некоторых авторов, объем кладки будет зависеть от успешности оплодотворения самки, так как оплодотворенная икра будет удерживаться под абдоменом, а неоплодотворенная будет осыпаться в процессе вынашивания [6, 15]. В свою очередь отмечается, что чем крупнее самец, тем больший объем кладки будет оплодотворен, следовательно, увеличение количества более мелких самцов будет снижать вероятность спаривания крупных самцов с самками, вследствие чего будет снижаться репродуктивный потенциал популяции [14, 40]. Кроме того, экспериментальным путем было доказано, что даже при успешном спаривании часть икры остается неоплодотворенной [32, 34, 36, 38]. Частичная потеря икры вследствие неполного оплодотворения кладки может быть вызвана дефицитом самцов. Лабораторные опыты тех же авторов показали, что один самец может спариваться с несколькими самками, но эффективность оплодотворения с каждым последующим разом снижается. Доля оплодотворенной икры в кладках первой и последующих самок может изменяться от 80 до 12% соответственно. После нереста неоплодотворенная икра так же, как и оплодотворенная, прикрепляется к плеоподам [32]. В дальнейшем неоплодотворенная икра осыпается [29]. Анализ размерного состава самцов в российских водах показывает, что доля крупных особей в уловах в начальный период исследования (1995–2003 гг.) в Западном

и Центральном районе была существенно выше по сравнению с последним периодом исследований (2019–2022 гг.). По нашим данным, в российских водах, за исключением Восточного района, доля самцов с ШК более 200 мм в эти годы снизилась с 31 до 11%, что, возможно, сыграло существенную роль в снижении репродуктивного потенциала самок баренцевоморской популяции камчатского краба в этом регионе. Отрицательные тенденции в размерах крупных самцов также были отмечены во всех исследуемых фьордах в норвежских водах, которые наблюдались в 1995–2011 гг. Снизившись в эти годы доля крупных самцов остается постоянной с 2011 г. [19]. Основной причиной негативных тенденций в динамике размерного состава промысловых гидробионтов, в том числе камчатского краба, как правило, предполагается влияние селективности промысла, направленное на изъятие крупных животных. По всей видимости, увеличение промысловых усилий с приходом крупнотоннажных дальневосточных краболовов в Баренцево море в 2000–2002 гг. существенно повлияло в последующие годы не только на размерный состав промысловых самцов, но и на популяционный репродуктивный потенциал баренцевоморского камчатского краба в целом. Влияние промысла на размерный состав самцов в большей степени отмечалось в Западном и Центральном районах, т. е. в тех районах, где активное расселение краба происходило существенно раньше его промыслового освоения. Наоборот, в Восточном районе эксплуатация популяции началась в период первого массового появления в этом районе промысловых крабов (2002–2005 гг.), которые не успевали достичь максимальных размеров. Поэтому в уловах в этом районе доля крупных самцов на протяжении всего временного ряда была сравнительно ниже по сравнению с уловами в Западном и Центральном районах в годы, предшествующие активному промыслу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние годы исследования (2019–2022 гг.) камчатского краба в Баренцевом море наблюдается тенденция снижения его репродуктивного потенциала по сравнению с периодом активной акклиматизации, предшествующим промысловой эксплуатацией (1995–2003 гг.). Максимальные размеры самок с икрой снизились в среднем со 197 мм до 175 мм по ШК. При этом средний размер 50%-го созревания увеличился со 116 мм до 121 мм по ШК в эти периоды. Значительно

ниже стали вес кладки (на 39%) и ИАП (на 30%) для самок одних и тех же размеров, при этом вес икринки также снизился, но менее существенно, в среднем на 12%. Кроме того, скорость прироста плодовитости по отношению к росту ширины карапакса статистически значимо снизилась, что, возможно, связано со снижением количества более крупных самцов, которые, участвуя в размножении, увеличивают успешность оплодотворения большего количества икры, отложенной самкой.

Большинство параметров (ИАП, ИОП, размеры половозрелых самок, вес икринки) баренцевоморской популяции как в российских, так и в норвежских водах стали сопоставимы с параметрами популяций нативного ареала (Берингова и Японского морей).

Статистически значимые отличия в репродуктивных параметрах и трендах взаимосвязей ИАП, ИОП и ШК были обнаружены по разным районам в российских водах Баренцева моря. При этом минимальные репродуктивные показатели (ИАП, ИОП, вес кладки и икринки) были характерны для уловов в Восточном районе, где акклиматизация камчатского краба происходила позднее, по сравнению с западными районами, а его эксплуатация была интенсивнее. Максимальные показатели отмечались для самок, пойманных в Центральном районе, в котором воздействие промысла было минимальным [8].

Несмотря на то, что промысел камчатского краба направлен на изъятие крупных промысловых самцов, его негативное воздействие отмечается также на репродуктивный потенциал эксплуатируемой популяции. При этом в районах, где не закончились акклиматизационные процессы и репродуктивные показатели не достигли максимальных значений, воздействие промысла проявляется существенней по сравнению с районами, где полная натурализация предшествовала активной эксплуатации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Анисимова Н.А.* К вопросу об акклиматизации камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. Изд. 2-е, перераб. и доп. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. С. 10–22.
2. *Баканев С.В.* Плодовитость и некоторые другие репродуктивные параметры камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. — Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2001. Гл. 3.5. С. 78–88.
3. *Баканев С.В.* Динамика популяции камчатского краба в Баренцевом море (опыт моделирования). Saarbrücken: Lambert Acad. Publ. (LAP). 2011. 151 с.

4. Баканев С.В., Герасимова О.В., Матюков Д.В. Основные репродуктивные параметры баренцево-морской популяции камчатского краба *Paralithodes camtschatica* // Исследования промысловых беспозвоночных в Баренцевом море: сборник научных трудов ПИНРО. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1997. С. 5–14.
5. Герасимова О.В., Кузьмин С.А., Оганесян С.А. 1996. Исследования камчатского краба в Баренцевом море // Рыбное хозяйство. № 2. С. 34–36.
6. Золотухина Л.С. Динамика плодовитости камчатского краба северо-западной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. 2006. Т. 146. С. 183–197.
7. Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. Выпуск 1 // Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в морях Европейского севера и Северной Атлантики. 2-е изд., испр. и доп. М.: Изд-во ВНИРО, 2004. 300 с.
8. Камчатский краб в Баренцевом море. Изд. 3-е, перераб. и доп. М.: ВНИРО, 2021. 712 с.
9. Климин А.К. Камчатский краб (*Paralithodes camtschaticus*) у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала. — М.: Нацрыбресурс. 2003. 253 с.
10. Кочнев Ю.Р., Галимзянов К.Г. Особенности созревания и плодовитости некоторых промысловых видов крабов в Сахалино-Курильском районе // 4-я Всесоюзная конференция по промысловым беспозвоночным: Тезисы докладов. Москва. 1986. С. 14–26.
11. Кузьмин С.А., Гудимова Е.Н. 2002. Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспектива промысла. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН. 236 с.
12. Матюшкин В.Б. Репродуктивные параметры самок камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*, Tilesius) губы Ура Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 2005. Т. 144. С. 212–221.
13. Михеев А.А. Становление математического моделирования в СахНИРО: успехи и проблемы роста // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях: Труды СахНИРО. ЮжноСахалинск: СахНИРО. 2012. Т. 13. С. 61–82.
14. Низяев С.А., Федосеев В.Я. Причины редукции численности поколения краба и их отражение в его репродуктивной стратегии // Рыбохозяйственные исследования в Сахалинско-Курильском районе и сопредельных акваториях. Южно-Сахалинск: Сахалин. обл. кн. изд-во, 1994. С. 57–67.
15. Низяев С.А., Федосеев В.Я., Мясоедов В.И., Родин В.Е. К формированию урожайности поколений камчатского краба *Paralithodes camtschatica* на Шельфе Западной Камчатки // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. М.: ВНИРО. 1992. С. 4–14.
16. Сенников А.М., Шацкий А.В. Промыслово-биологическая характеристика урагубской группировки камчатского краба // Биоресурсы и аквакультура в прибрежных районах Баренцева и Белого морей. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2002. С. 98–109.
17. Blau S.F. Size at maturity of female red king crabs (*Paralithodes camtschaticus*) in the Adak management area, Alaska // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs. — Alaska Sea Grant College Program. 1990. Rep. № 90–94. P. 105–116.
18. Gerasimova O.V. Kuzmin S.A. Some peculiarities of reproduction of king crab *Paralithodes camtschatica* (Til.) in the Barents Sea. ICES C.M. 1995. N. 1995/K:29. 10 p.
19. Hjertaas H.W. Size composition, reproductive investment, and fecundity of red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in Finnmark fjords, 1994–2022 (manuscript). University of Tromsø. 2023. 72 p.
20. Hjelset, A.M. Female life-history parameters in the introduced red king crab (*Paralithodes camtschaticus*, Tilesius 1815) in the Barents Sea: a study of temporal and spatial variation in three Norwegian fjords (manuscript). University of Tromsø. 2012. 39 p.
21. Hjelset, A. M., J.H. Sundet, and E.M. Nilssen. 2009. Size at sexual maturity in the female red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in a newly settled population in the Barents Sea // Norway. J. Northw. Atl. Fish. Sci. V. 41. P. 173–182.
22. Hjelset A.M., Nilssen E.M., Sundet J.H. Reduced size composition and fecundity related to fishery and invasion history in the introduced red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in Norwegian waters // Fisheries Research. 2012. V. 113. P. 73–80.
23. Hjelset A.M., Sundet, J.H. Nilssen E.M. Size at sexual maturity in the female red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in a newly settled population in the Barents Sea, Norway // J. Northw. Atl. Fish. Sci. 2009. V. 41 P. 173–182.
24. Koop K., Field J.G. The influence of food availability on population dynamics of a supralittoral isopod, *Ligia dilatata* Brandt // J. Exp. Marine Biol. Ecol. 1980. V. 48. N1. P. 61–72.
25. Kruse G.H. Biological perspectives on crab management in Alaska. In: Kruse, G.H., Eggers, D.M., Marsasco, R.J. et al. (Eds.), Proceedings of the International Symposium on Management Strategies for Exploited Fish Populations. University of Alaska Sea Grant Rep. 1993. V. 93–02, P. 355–384.
26. Microsoft Corporation. Microsoft Excel. 2018. <https://office.microsoft.com/excel>
27. Murua, H., Kraus G., Sabrido-Rey F. et al, Procedure to estimate fecundity of marine fish species in relation to their reproductive strategy // J. Northw. Atlant. Fish. Sci. 2003. V. 33. P. 33–54.

28. Nazari E.M., Simões-Costa M.S., Müller Y.M.R. et al. Comparisons of fecundity, egg size, and egg mass volume of the freshwater prawns *Macrobrachium potiuna* and *Macrobrachium olfersi* (Decapoda, Palaemonidae) // Journal of Crustacean Biology. 2003. V. 23. N4. P. 862–868.
29. Nizyaev S.A., Fedoseev V.Y. Disorders of the reproductive cycle in crab females of the genus *Paralithodes* // Proc. of the Intern. Symp. on King and Tanner Crabs: Univ. Alaska Sea Grant Rep. Rep. 1989. № 90–04. P. 91–94.
30. Otto R.S. Management and assessment of eastern Bering sea king crab stocks // Jamieson G.S., Bourne N. (eds.). North Pacific Workshop on Stock Assessment and Management of Invertebrates. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 1986. V. 92. P. 83–106.
31. Otto R.S., Macintosh R.A., Cummiskey P.A. Fecundity and other reproductive parameters of female red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in Bristol Bay and Norton Sound, Alaska // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs. University of Alaska Sea Grant. 1989. Rep. № 90–04. P. 65–90.
32. Paul A.J. A review of size at maturity in male tanner (*Chionoecetes bairdi*) and king (*Paralithodes camtschaticus*) crabs and the methods used to determine maturity // Amer. Zool. 1992. V. 32. P. 534–540.
33. Paul J.M., Paul A.J. Reproductive success of sublegal size male red king crab with access to multiple mates // Proceedings of the International King and Tanner Crab Symposium, University of Alaska Fairbanks. Alaska Sea Grant College Program Rep. 1990. V. 90–04. P. 37–50.
34. Paul J.M., Paul A.J. Breeding success of sublegal size male red king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius, 1815) (Decapoda, Lithodidae) // J. Shellfish Res. 1990. V. 9. P. 29–32.
35. Paul A.J., Paul J.M. A note on energy costs of molting and egg production for female red king crab (*Paralithodes camtschaticus*). In: High Latitude Crabs: Biology, Management, and Economics, University of Alaska Fairbanks. Alaska Sea Grant College Program Rep. 1996. V. 96–02. P. 354–363.
36. Powell G.C., Nickerson R.B. Reproduction of king crabs, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // J. Fish. Res. Board Can. 1997. V. 22. P. 101–111.
37. Powell G.C., James K.E., Hurd C.L. Ability of male king crab, *Paralithodes camtschatica*, to mate repeatedly, Kodiak, Alaska // Fish. Bull. 1973. V. 72. P. 171–179.
38. Powell G.C., Nickerson R.B. Reproduction of king crabs *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1965. V. 22 (1). P. 101–111.
39. Powell G.C., Shafford B., Jones M., Reproductive biology of young adult king crabs *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) at Kodiak, Alaska // Proc. Natl. Shellfish. Assoc. 1973. V. 63. P. 77–87.
40. Sato T., Goshima S. Impacts of male-only fishing and sperm limitation in manipulated populations of an unfished crab, *Hapalogaster dentata* // Mar. Ecol. Prog. 2006. Ser. V. 313. P. 193–204.
41. Schmidt D., Pengilly D. Alternative red king crab fishery management practice: modelling the effects of varying size–sex restrictions and harvest rates // Proceedings of the International King and Tanner Crab Symposium, University of Alaska Fairbanks. Alaska Sea Grant College Program Rep. 1990. V. 90–04. P. 551–565.
42. Swiney K.M., Webb J.B., Bishop G.H., Eckert G.L. Temporal and Spatial Variability of Alaska Red King Crab Fecundity, and Accuracy of Clutch Fullness Indices in Estimating Fecundity. In: G.H. Kruse, G.L. Eckert, R.J. Foy et al. (eds.), Biology and Management of Exploited Crab Populations under Climate Change. Alaska Sea Grant, University of Alaska Fairbanks. 2010. P. 265–282.
43. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>. 2022.
44. Venables W.N., Ripley B.D. Modern Applied Statistics with S. New York. Springer. Fourth. <https://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4/>. 2002.
45. Wahle R.A. Revealing stock–recruitment relationships in lobsters and crabs: is experimental ecology the key? // Fish. Res. 2003. V. 65. P. 3–32.
46. Wallace M.M., Pertuit C.J., Hvatum A.R. Contribution to the biology of the king crab (*Paralithodes camtschatica* Tilesius) // US Dept. Interior Fish Wildl. Serv. Fish. Leaflet 340, Washington. DC. 1949. 53 p.
47. Wickham H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>. 2016.
48. Wilke C.O. ggrridges: Ridgeline Plots in 'ggplot2'. <https://CRAN.R-project.org/package=ggrridges>. 2022.
49. Whitlock M.C., Schluter D. The analysis of biological data, Ben Roberts, W.H. Freeman Company. 2009. 818 p.

FEATURES OF REPRODUCTIVE CAPACITY DEVELOPMENT OF RED KING CRAB DURING ITS ACCLIMATIZATION IN THE BARENTS SEA

S. V. Bakanev*, T. V. Shamray

Polar Branch of "VNIRO" ("PINRO" named after N.M. Knipovich), Murmansk, Russia

**e-mail: bakanev@pinro.ru*

The paper deals with a comparative analysis of the Barents Sea red king crab fecundity, size composition and sizes of 50%-mature individuals. The analysis was carried out with the focus on the period of the expansion and acclimatization of the species before commercial exploitation and on the present when crab is actively taken. Based on the literature data, the difference was reviewed between the above-mentioned parameters and that in the red king crab native habitat. According to the recent research data (2019–2022), the Barents Sea red king crab show a decreasing trend of its reproductive capacity compared to that in the period of active acclimatization before commercial exploitation (1995–2003). The maximum carapace width (CW) of berried females decreased on the average from 197 mm to 175 mm whereas the average CW size of 50%-mature individuals increased from 116 mm to 121 mm in these periods. There was a significant decrease found in the weight of eggs in a clutch (39%) and individual absolute fecundity (30%) of same-sized females. The weight of an egg also decreased by 12% on the average. In addition to that, there is a statistically significant decrease in fecundity per CW that may be attributed to the fact that there is a decrease in number of large males that are engaged in the reproduction and contribute to effective fertilization of more eggs laid by a female. Changes of the reproductive features of the Barents Sea red king crab population over the last few years make it more similar to native populations in the Pacific.

Keywords: red king crab, the Barents Sea, female maturity, fecundity, acclimatization