

УДК -595.384.2-116(268.45+268.52)

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ И РЕПРОДУКТИВНЫХ ПАРАМЕТРОВ КРАБА-СТРИГУНА ОПИЛИО (*CHIONOECETIS OPILIO*) КАРСКОГО И БАРЕНЦЕВА МОРЕЙ

© 2023 г. С. В. Баканев¹, В. А. Павлов¹, *¹Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии ("ПИНРО" им. Н.М. Книповича), Мурманск, Россия

*e-mail: pavval@pinro.ru

Поступила в редакцию 04.10.2022 г.

После доработки 10.01.2023 г.

Принята к публикации 27.03.2023 г.

Представлен сравнительный анализ размерных и репродуктивных параметров краба-стригуна опилио Баренцева и Карского морей, оцененных в период 2005–2021 гг. У самок из Карского моря половая зрелость наступает при ширине карапакса (ШК) свыше 30 мм, а размер 50%-ного созревания равен 38 мм. Функциональная половая зрелость у самок краба Баренцева моря наступает при ШК > 35 мм, а размер 50%-ного созревания значительно выше: 51 мм. Плодовитость особей одного размера, выловленных в Карском море, ниже плодовитости особей, отмеченных в Баренцевом море. Прирост количества икры с приростом ШК у самок Карского и Баренцева морей линейен и статистически различен (ANCOVA, $p = 0.0327$): 27 и 22 тыс. икринок при увеличении ШК на 10 мм, соответственно. В Карском море величины изученных параметров близки к величинам, оцененным для опилио арктических восточных морей: Чукотского и Бофорта. Большинство параметров баренцевоморской популяции были сопоставимы с параметрами популяций южной части нативного ареала (Японское море, Северо-Западная Атлантика). Различия в морфологических и репродуктивных показателях крабов Баренцева и Карского морей необходимо учитывать при организации их промысла и разработке стратегии рациональной эксплуатации этого вида в Карском море.

Ключевые слова: краб-стригун опилио, Баренцево море, Карское море, плодовитость, огиба половозрелости, размерный состав

DOI: 10.31857/S0030157423050039, **EDN:** DANQMV

ВВЕДЕНИЕ

Наиболее информативными биологическими параметрами для оценки состояния популяции могут служить такие морфометрические и репродуктивные показатели, как максимальный размер особей, размеры функциональной половозрелости, индивидуальная и популяционная плодовитость [19, 21, 31, 36, 41]. Изучение клинальной изменчивости этих параметров на всем протяжении ареала может иметь важное практическое значение, например, для понимания адаптивной стратегии вида в новых условиях обитания, а также при биологическом обосновании мер рационального управления запасами промысловых видов рыб и беспозвоночных [27, 61].

Активная инвазия краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* в воды северо-восточной Атлантики, которая началась в конце прошлого века [3, 16, 23], не ограничилась Баренцевым морем, но затронула и сопредельные акватории. Сформировав самовоспроизводящуюся популяцию в барен-

цевоморских водах, вселенец проник в Карское море, в котором отмечается с 2010 г. [8, 11, 27, 32]. По сравнению с Баренцевым морем, Карское имеет менее благоприятные океанографические условия [6, 7, 20, 33, 34] и гораздо более низкую биомассу бентоса [10, 29, 30].

При этом в условиях Карского моря половозрелые самцы *Ch. opilio* крайне редко достигают размеров с шириной карапакса (ШК), превышающей 100 мм. Большинство самцов с ШК более 60 мм достигают половозрелого возраста [9]. Отметим, что в Баренцевом море доля крупных самцов (>100 мм по ШК), а также размеры 50%-го созревания, по предварительным данным [4], существенно выше аналогичных параметров, оцененных для Карского моря.

Исследования географической изменчивости морфометрических и репродуктивных параметров как самцов, так и самок краба-стригуна опилио в рамках его нативного ареала хорошо представлены в литературе и, как правило, результаты

Таблица 1. Характеристика первичного материала по крабу-стригуну опилию, полученного в Баренцевом и Карском морях в 2005–2021 гг.

Годы исследований	Количество донных тралений	Количество тралений с крабом	Количество пойманных крабов, экз.	Количество проб, взятых на плодовитость
Баренцево море				
2005–2021 гг.	6806	1191	136 122	117
Карское море				
2010–2019 гг.	196	135	10 268	31

таких исследований ассоциированы с “обратным правилом Бергмана” [46, 53]. При этом уменьшение максимальных размеров особей, размеров полового созревания и плодовитости с увеличением географической широты обычно связывают с воздействием отрицательных температур [39, 40, 42, 44, 48, 49, 53, 58, 60, 63].

В настоящей работе впервые выполнен сравнительный анализ размерной структуры, размеров 50%-го созревания и плодовитости краба-стригуна опилию Карского и Баренцева морей. Кроме того, на основе литературных данных, проведена оценка различий вышеуказанных параметров с аналогичными характеристиками, полученными для его нативного ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для оценки морфологических и репродуктивных параметров краба-стригуна опилию сравнивались данные научно-исследовательских съемок Полярного филиала ФГБНУ “ВНИРО”, выполненных в Баренцевом море в период 2005–2021 гг. и в Карском море в 2010–2019 гг.

В Баренцевом море изучение запаса опилию осуществляется в рамках комплексной российско-норвежской экосистемной съемки, которая ежегодно проводится по стандартной методике в летне-осенний период и охватывают большую часть акватории моря, ее площадь в среднем составляет около 1800 тыс. км². В период съемок сбор первичного материала осуществлялся донным тралом Sampelen-1800 с горизонтальным раскрытием 15 м, вертикальным — 5 м, вставкой в кутовой части из дели с ячейей 22 мм. Продолжительность учетных тралений составляла 15 мин, скорость — 3.1–3.3 узла. Траления велись на участках с глубинами от 17 до 529 м.

В настоящее время регулярных исследований запаса краба-стригуна опилию в Карском море не проводится. Первичные данные получены за период времени с 2010 по 2014 гг. и в 2019 г., при этом сбор материала осуществлялся четырьмя типами тралов. Наиболее полная информация о распределении и биологии краба-стригуна опилию в Карском море была получена в ходе ком-

плексной съемки на НИС “Профессор Леванидов” в сентябре 2019 г. (табл. 1).

В качестве учетного орудия лова использовался донный трал ДТ-27.1/24.4 с горизонтальным раскрытием 17 м, вертикальным — 3 м, вставкой с ячейей 10 мм, оснащенным мягким грунтропом. Продолжительность учетных тралений составляла 15–30 мин, скорость — 3.0–3.5 узла. Траления велись на участках с глубинами от 20 до 450 м.

Кроме того, в качестве дополнительных данных были использованы результаты специализированных траловых исследований, выполненных в октябре 2016 г. на ограниченной акватории в южной части Карского моря (рис. 1). В этот период исследований сбор первичного материала осуществлялся донным тралом Sampelen-1800. Всего было выполнено 73 траления и проанализировано 1321 особь.

Сбор и обработку биологического материала выполняли в соответствии с методиками, принятыми в Полярном филиале ФГБНУ “ВНИРО” [12]. Биологический анализ краба-стригуна включал в себя промеры ШК (в самой широкой части с точностью до 1 мм) и высоты клешни у самцов (с шипами) с точностью до 0.1 мм, взвешивание (с точностью до 1 г), определение пола, межличностной категории, состояния конечностей (учитывалась их сохранность, определялись новые или старые травмы, при наличии регенерированной конечности отмечался процент восстановления конечности и наличие язв).

Разделение на неполовозрелых (“узкопалых”) и половозрелых (“широкопалых”) самцов краба-стригуна опилию проводили с учетом аллометрического роста краба [5, 15, 18].

Для определения плодовитости краба-стригуна опилию использованы материалы, собранные в осенних траловых учетных съемках в Баренцевом (117 экз.) и Карском морях (31 экз.) в 2019 г. (см. рис. 1). Кладку яиц вместе с плеоподами отделяли от тела самки и фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида. В камеральных условиях икру отделяли от плеопод и после подсушивания фильтровальной бумагой взвешивали на электронных весах с точностью до 0.01 г. Яйца просчитывали в трех навесках по 200 мг и в соответствии с массой

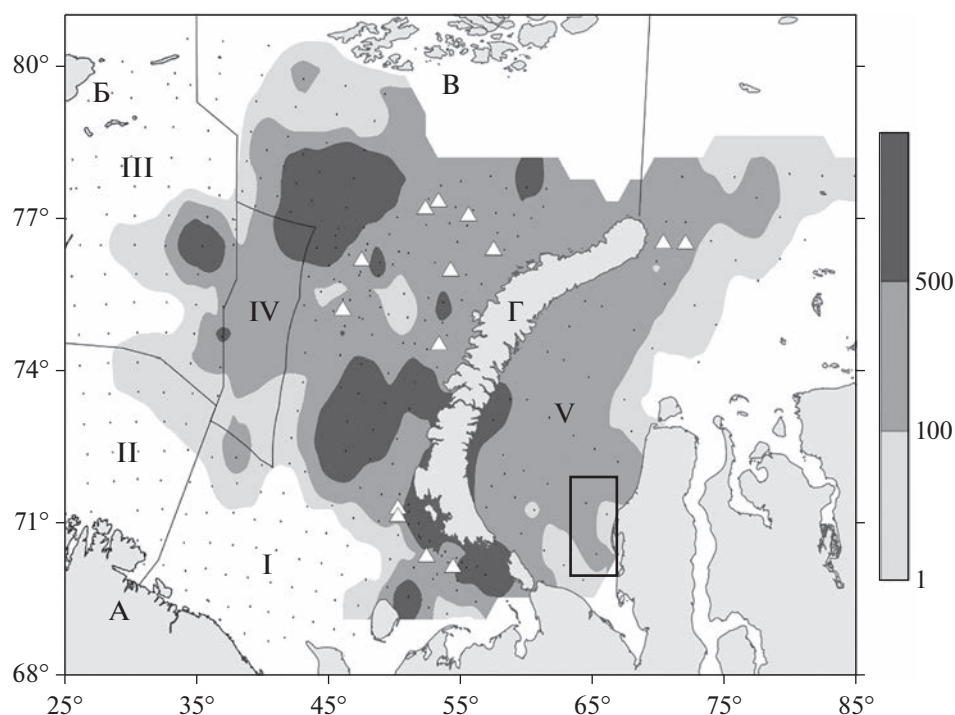


Рис. 1. Распределение краба-стригуна опилио (экз./км²) и расположение траловых станций (точки) в ходе проведения экосистемных съемок в 2021 г. в Баренцевом море и комплексной съемки на НИС “Профессор Леванидов” в Карском море в 2019 г., а также станции отбора проб на плодovitость в 2019 г. (белые треугольники) и район специализированных траловых исследований в 2016 г. (черный прямоугольник): I – ИЭЗ РФ, II – ИЭЗ Норвегии, III – район архипелага Шпицбергена, IV – Открытая часть Баренцева моря, V – Карское море, А – Кольский полуостров, Б – архипелаг Шпицберген, В – архипелаг Земля Франца-Иосифа, Г – архипелаг Новая Земля.

кладки оценивали индивидуальную плодovitость. Индивидуальная абсолютная плодovitость (ИАП) определялась как число икринок, выметываемых одной самкой за один нерестовый сезон, по соотношению массы кладки и средней массы одной икринки.

Для оценки зависимости ИАП от ШК использовалась линейная регрессия, с помощью которой определялся средний прирост ИАП с увеличением ШК на 10 мм. Ковариационный анализ (ANCOVA) построенных зависимостей, был выполнен с целью оценки различий в приросте ИАП по отношению к ШК (наклона регрессионных линий), полученных для самок опилио Карского и Баренцева морей.

Стадии полового созревания определялись путем построения логистической кривой по данным о доле икросных самок в размерных группах с шагом 10 мм по длине карапакса. Кроме того, в расчет включали половозрелых самок, уже отметавших икру, которые встречались только в Карском море и отсутствовали в уловах осенних съемок в Баренцевом море. Кривые (огивы половозрелости) были построены методом взвешенной нелинейной регрессии [54]. Сравнительный анализ скорости полового созревания в Баренцевом и Карском морях проводили путем оценки и

сравнения размеров, при которых 50% самок краба-стригуна опилио имеют наружную икру. Значимость наблюдаемых различий оценивали по критерию Стьюдента. Аналогичную процедуру оценки скорости полового созревания проводили для “узкопалых” и половозрелых “широкопалых” самцов краба-стригуна опилио.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В настоящее время инвазийный вид краб-стригун опилио стал обычным и одним из самых массовых представителей донной фауны восточной и центральной частей Баренцева моря и западных районов Карского моря (рис. 1; [28]). Сравнительный анализ показал весьма существенные различия в частотно-размерных характеристиках уловов самцов и самок краба опилио в Баренцевом и Карском морях (рис. 2).

В размерном ряде самцов опилио Карского моря в 2019 г. отмечается отсутствие молоди, а преобладающие размеры неполовозрелых самцов составляют 50–70 мм по ШК (рис. 2, 1а). В Баренцевом море в период 2005–2021 гг. отмечались значительные уловы молоди самцов, большую часть которых составляли особи с ШК менее 40 мм (см. рис. 2 (1б)). Двухмодальное распределение

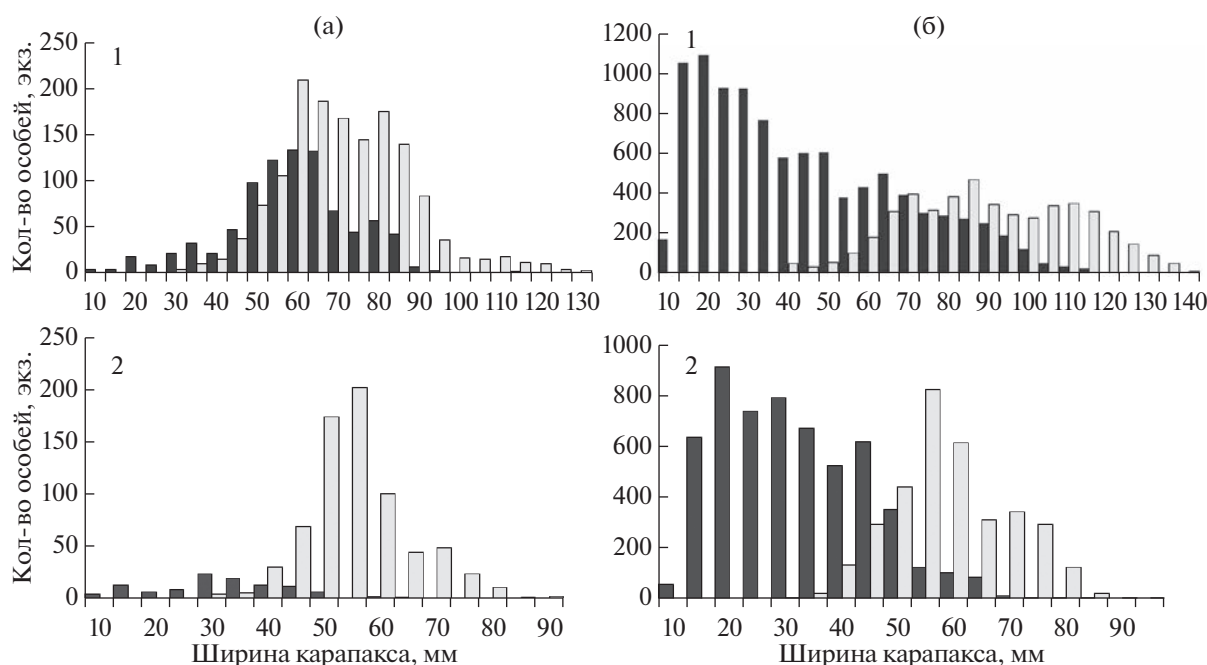


Рис. 2. Размерный состав уловов неполовозрелых (темные столбики) и половозрелых (светлые) самцов (1) и самок (2) краба-стригуна опилио в Карском море (а) в 2019 г. и в Баренцевом море (б) по данным 2005–2021 гг.

размерного ряда половозрелых самцов было характерно для Карского моря с модами 55–65 и 70–85 мм по ШК (рис. 2, 1а). В Баренцевом море были отмечены половозрелые самцы с тремя модальными группами: 65–75, 85–95, 105–120 мм по ШК (рис. 2, 1б). При этом доля крупных самцов как среди половозрелых (свыше 100 мм по ШК) в Баренцевом море (38%) была значительно выше по сравнению с Карским морем (5%). Стоит отметить, что среди неполовозрелых самцов доля крупных в Баренцевом море составляет 3%, тогда как в Карском море неполовозрелые самцы с ШК свыше 100 мм не обнаружены. Размеры самцов в Баренцевом море достигали 150 мм (данные исследовательских съемок) и 159 мм по ШК (данные наблюдателей на промысле). Самец с максимальными размерами (166 мм по ШК) в баренцевоморском регионе был выловлен в 2005 г. на северном склоне Мурманского мелководья [24]. В Карском море краб опилио с максимальными размерами 134 мм по ШК был выловлен в северо-западной его части, которая находится под существенным влиянием водообмена с Баренцевым морем. В центральной части Карского моря максимальные размеры самцов по нашим данным составили 115 мм, а по данным исследований института океанологии им. П.П. Ширшова РАН – 122 мм [9].

В размерном ряде самок опилио Карского моря в 2019 г. так же, как у самцов, отмечается отсутствие молоди (рис. 2, 2а). Размерные составы уловов самок в Карском и Баренцевом морях имели

бимодальное распределение (рис. 2, 2а, б). Первая мода в уловах в Карском море имела размеры по ШК 25–35 мм, в Баренцевом море – 15–30 мм по ШК. Вторая мода в уловах в Баренцевом и Карском морях имела схожие размеры: 50–65 мм. Доля крупных самок среди половозрелых (свыше 60 мм по ШК) в Баренцевом море (50%) была выше по сравнению с Карским морем (32%). Предельные минимальные и максимальные размеры половозрелых самок в Карском (32–90 мм по ШК) и Баренцевом (31–99 мм по ШК) морях оказались весьма близкими.

Данные о размерах полового созревания также показывают, что, основываясь на соотношении ШК и высоты клешни (рис. 3, 1а, б), можно установить, что половая зрелость у самцов в Карском море массово начинает наступать при размерах около 30 мм по ШК, а в Баренцевом – около 40 мм по ШК. В тоже время визуальный анализ соотношения ШК и высоты клешни крабов-стригунов опилио в диапазоне 20–40 мм по ШК не может дать точных минимальных размеров наступления половозрелости. Например, в уловах в Баренцевом море встречались самцы с ШК менее 30 мм, которых на основании соотношения ШК и высоты клешни уже можно отнести к половозрелым.

Если судить по минимальным размерам половозрелых самцов и максимальным размерам неполовозрелых, то созревание самцов опилио в Баренцевом море происходит в более широком размерном диапазоне по сравнению с самцами

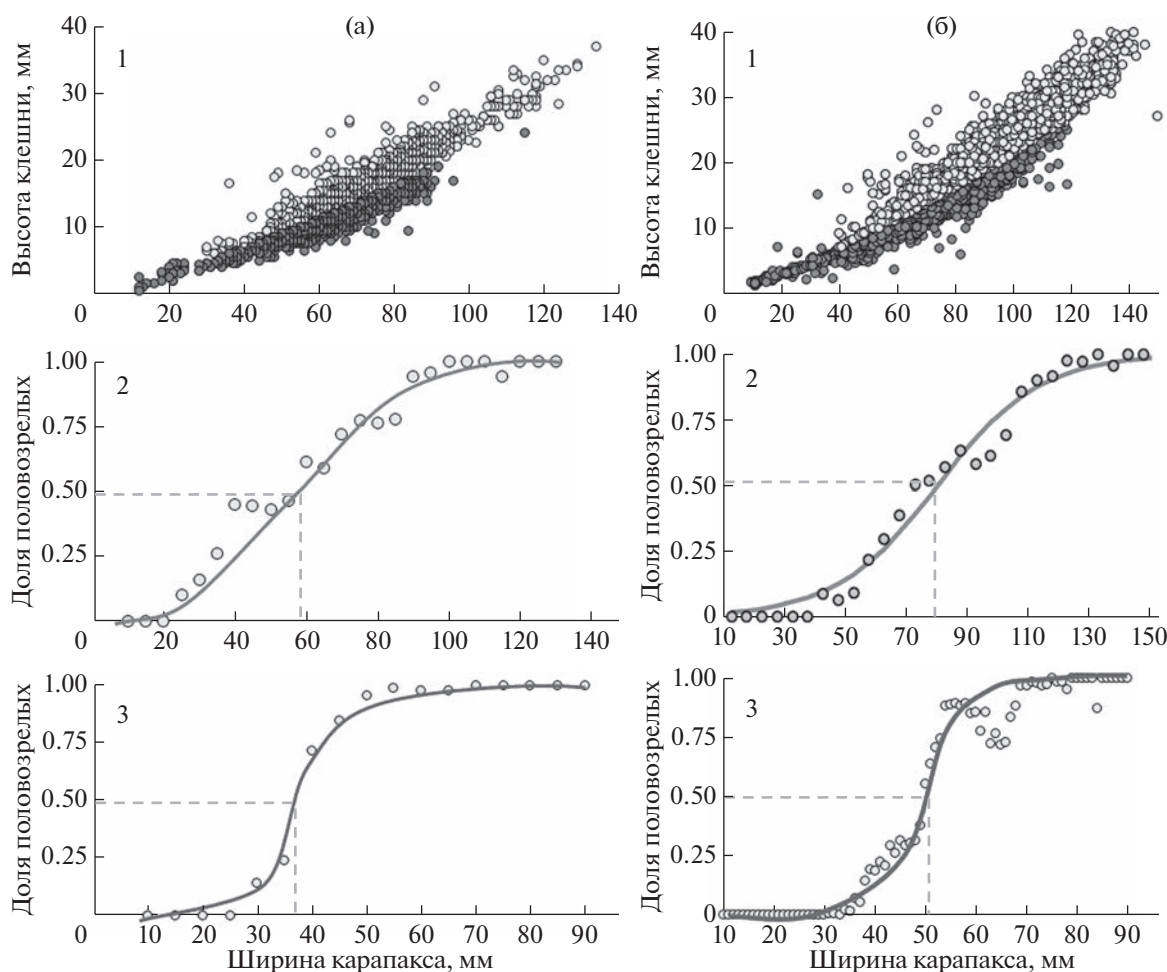


Рис. 3. Соотношение ширины карапакса и высоты клешни широкопалых (светлые точки) и узкопалых (темные точки) самцов краба-стригуна опилю (1), а также огивы половозрелости: зависимость доли широкопалых самцов от размеров их карапакса (2) и зависимость доли самок с икрой от размеров их карапакса (3) в Карском море (а) в 2019 г. и в Баренцевом море по данным 2005–2021 гг. (б).

опилю Карского моря. При этом размер 50%-го созревания самцов в Карском море составляет 54 мм, а в Баренцевом море — 80 мм по ШК (рис. 3, 2а, б).

В отличие от самцов, минимальный размер наступления половой зрелости самок краба может быть точно установлен по наличию развивающейся икры на плеоподах. Как указывалась ранее, предельные минимальные размеры половозрелых самок в Карском и Баренцевом морях практически одинаковые: 32 и 31 мм по ШК, соответственно. У самок Карского моря половая зрелость наступает при ШК > 30 мм, а размер 50%-ного созревания равен 38 мм (рис. 3, 3а). Функциональная половая зрелость у самок краба Баренцева моря наступает при ШК > 35 мм, а размер 50%-ного созревания значительно выше по сравнению с Карским морем и равен 51 мм (рис. 3, 3б).

Существенные различия в связи между ШК самок краба-стригуна опилю и их индивидуальной абсолютной плодовитостью (АИП) в Карском и в Баренцевом морях в настоящий момент не выявлены. Некоторые несущественные отличия могут быть объяснены разницей в величине выборки, которая в Баренцевом море значительно превышает таковую в Карском. Так, прирост количества икры с приростом ШК у самок Карского и Баренцева морей линейен и статистически различен (ANCOVA, $p = 0.0327$): 27 и 22 тыс. икринок при увеличении ШК на 10 мм, соответственно. АИП варьировала в интервале от 17 до 120 и от 5 до 123 тыс. икринок у самок, выловленных в Карском и Баренцевом морях, соответственно. Различие в минимальной АИП объясняется тем, что половозрелые самки с минимальными размерами (менее 45 мм по ШК) в Карском море не были отобраны для анализа АИП. Самки

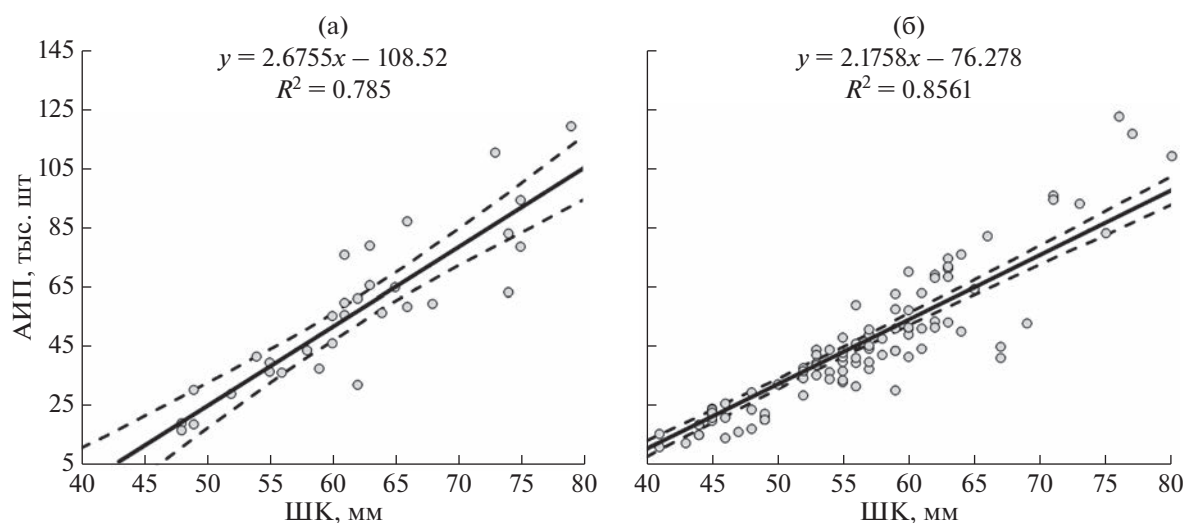


Рис. 4. Связь между шириной карапакса самок краба-стригуна опилио и их абсолютной индивидуальной плодовитостью в Карском море (а) в 2019 г. и в Баренцевом море (б) по данным 2005–2021 гг. Сплошная линия — линия регрессии; пунктирные линии — границы 95%-го интервала линии регрессии.

с ШК 50–65 мм, которые в Карском и Баренцевом морях вносят основной вклад в воспроизводство, имели АИП в сходном диапазоне 20–70 тыс. икринок (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный анализ показал существенные различия в размерном составе, максимальных размерах, доле крупных особей и размерах 50%-го созревания и прироста АИП по отношению к ШК краба-стригуна опилио Карского и Баренцева морей. Морфометрические и репродуктивные различия могут быть объяснены следующими факторами: 1) различие абиотических и биотических условий среды обитания краба в этих морях; 2) поздней акклиматизацией краба в Карском море по сравнению с баренцевоморским регионом; 3) различной конструкцией и, соответственно, селективностью тралов, использующихся в съемках в этих морях; 4) сравнительно коротким рядом наблюдений в Карском море по сравнению с Баренцевым морем.

Например, малое количество проб на плодовитость, собранных в Карском море, повлияло на минимальные величины диапазона варьирования АИП. Незначительная доля молодежи в уловах в Карском море по сравнению с ее долей в уловах в Баренцевом море может быть объяснена как различной селективностью тралов, так и неурожайными поколениями, которые обусловили в форму кривой размерно-частотного распределения уловов крабов в Карском море. В пользу первого предположения (низкая уловистость молодежи тралом ДТ-27.1/24.4, используемом в 2019 г. в Карском море, по сравнению с тралом Campelin-1800, ис-

пользуемом в Баренцевом море в ходе экосистемной съемки) говорят результаты специализированных исследований с использованием трала Campelin-1800 в октябре 2016 г. в южной части Карского моря. В размерном ряду самок и самцов опилио, выловленных в ходе этих исследований, отмечается преобладание мелких неполовозрелых особей с размерами 15–20 мм по ШК (рис. 5).

Стоит отметить, что остальные морфометрические и репродуктивные характеристики (максимальные размеры, доля крупных особей, размеры 50%-ного созревания), оцененные на ограниченной акватории в южной части Карского моря, оказались близки к таковым, полученным в последующем исследовании в НИС “Профессор Леванидов” в 2019 г. и выполненном на всей акватории Карского моря.

Большие максимальные размеры и увеличенная доля крупных половозрелых особей в Баренцевом море (159 мм по ШК) по сравнению с Карским (134 мм по ШК) может также быть объяснена двумя причинами. Первая и наиболее вероятная причина — это менее благоприятные температурные условия в Карском море и более скудная кормовая база, что может препятствовать оптимальному онтогенезу опилио в Карском море по сравнению с Баренцевым. Второй причиной может быть поздняя акклиматизация краба в Карском море по сравнению с баренцевоморским регионом. При этом редкие поимки крупных особей в Карском море могут быть объяснены короткой историей существования опилио в этом регионе, в течении которой ракообразные не достигли максимальных размеров. В пользу первого предположения свидетельствует факт существования популяций опилио в Чукотском море и море Бо-

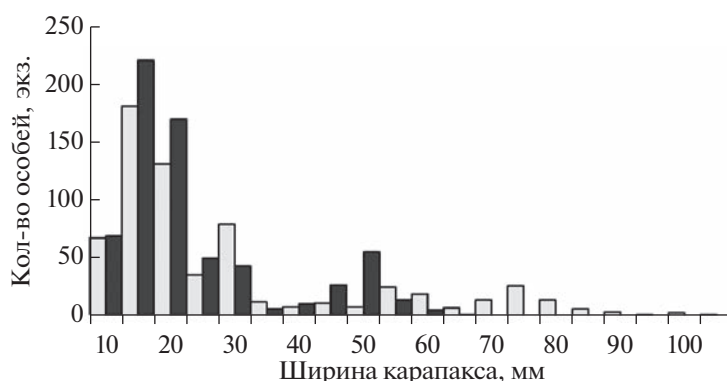


Рис. 5. Размерный состав уловов самцов светлые (столбики) и самок (темные) краба-стригуна опилио в Карском море в 2016 г.

форта, особи которых в силу неблагоприятных климатических условий уступают по своим размерным характеристикам особям, обитающим южнее, в более теплых водах тихоокеанского региона [45, 56]. В пользу второй гипотезы может служить результаты исследований баренцевоморского краба в период его активной акклиматизации в 2004–2015 гг. Крупные самцы (с ШК > 130 мм) начали массово встречаться в уловах с 2010 г., а самки (с ШК > 80 мм) — с 2012 г. Возможно, что оба предположения обуславливают вышеуказанные морфометрические различия, однако в пользу большого относительного вклада климатического фактора свидетельствуют различия в размерах 50%-ного созревания, которые невозможно объяснить ни различной селективностью орудий лова, ни темпами акклиматизации или разницей в величине выборки.

Стоит отметить, что сравнительный анализ максимальных размеров краба-стригуна опилио достаточно часто встречается в отечественной и иностранной литературе. Наименьшие максимальные размеры краба-стригуна были отмечены в Восточно-Сибирском море (77 мм; по данным рейса “ВНИРО” на НИС “Профессор Леванидов” в сентябре 2019 г.), которое является наиболее суровым по ледовому режиму окраинным морем Арктики [1]. Несколько больше оказались максимальные размеры самцов, выловленных в ИЭЗ США (87 мм, [45, 56] и 106 мм, [22]) Чукотского моря. Самцы сравнительно большего размера (максимальный — 119 мм) были отмечены в водах моря Бофорта [56]. В других районах максимальные наблюдаемые размеры самцов составляли 162 мм в заливе Св. Лаврентия у атлантических берегов Канады [35, 57] и 160 мм у берегов западной Гренландии [38]. В Тихом океане максимальный зарегистрированный размер самцов в Охотском море составлял 166 мм [14] и 178 мм в прибрежных водах о. Сахалин [26].

Положительная корреляция максимальных размеров самцов опилио с температурой, описанная

выше, характерна также и для самок этого вида. Наименьшие максимальные размеры были отмечены для районов восточных арктических морей: Восточно-Сибирского (65 мм по ШК, по данным рейса “ВНИРО” на НИС “Профессор Леванидов” в сентябре 2019 г.), Чукотского (69 мм, [22]) и моря Бофорта (70 мм, [45]). В Карском море две самки краба опилио с максимальными размерами 90 мм по ШК были выловлены в северо-западной его части, которая находится под существенным влиянием водообмена с Баренцевым морем. В центральной части Карского моря (Новоземельский трог, район мыса Галла) максимальные размеры самок по нашим данным составили 78 мм по ШК, что несколько выше максимальных размеров самок, отмеченных в морях Восточной Арктики. В Баренцевом море максимальные размеры самок (104 мм по ШК; поймана 5 июля 2019 г. в районе Возвышенность Персея (74°53' N и 42°49' E) на глубине 250 м на судне “Александр Машаков”) были сопоставимы с аналогичными показателями тихоокеанского региона [14, 17, 26]. При этом наименьшие максимальные размеры (84 мм по ШК) отмечались для самок, выловленных в северных районах тихоокеанского региона (Берингово море, [13]), а наибольшие 117 мм — для самок, выловленных значительно южнее (Японское море, Татарский пролив; [26]).

Исследователи предполагают, что одной из возможных причин ограниченного роста краба в Чукотском море являются низкие придонные температуры, которые наблюдаются на северо-восточном шельфе большую часть года ($\leq -1^\circ\text{C}$; [42, 49, 63]). Кроме того, указывается, что температура $\leq 1^\circ\text{C}$ может приводить к отрицательному энергетическому балансу у краба-стригуна, выращенного в лаборатории [48, 60], и может привести к пропуску линьки перед терминальной [39, 53] или к меньшему размеру после терминальной линьки в естественных условиях (прибрежные воды западной Гренландии: [39], залив Св. Лав-

рентия: [44, 58], прибрежные воды о. Ньюфаундленд: [44]).

Схожие тенденции отмечаются в клинальной изменчивости размеров полового созревания краба-стригуна опилио. Увеличение размеров 50%-го созревания краба при повышении придонной температуры отмечаются в различных районах его обитания: от юго-восточных районов Берингова моря до Чукотского моря [47, 51, 53, 55, 59, 64], в прибрежных водах западной Гренландии [39] и в заливе Св. Лаврентия атлантических вод Канады [58]. Самцы достигли 50% зрелости при ШК равным или менее 70 мм в районах с суровыми климатическими условиями: в ИЭЗ России (70 мм, [31]) и ИЭЗ США (62 мм, [45]) Чукотского моря, на севере Охотского моря (56–57 мм, [17]) и в Карском море (54 мм, наши данные). В районах с более благоприятными климатическими условиями размеры 50%-го созревания самцов опилио превышали 70 мм по ШК: Баренцево море (80 мм; наши данные); северная часть Японского моря (83–92 мм, [25, 26]). Аналогичная положительная корреляция, хотя и менее очевидная, отмечается в размерах 50%-го созревания самок опилио. Минимальные размеры 50%-го созревания самок регистрировались в Карском море (38 мм, наши данные). В северо-восточной части Чукотского моря (ИЭЗ США) самки достигали 50%-ой зрелости при 46 мм по ШК в ходе двух аналогичных исследований, выполненных в 90-х годах прошлого века и в 10-х годах текущего века [45, 55]. В ИЭЗ России Чукотского моря размер 50%-го созревания самок был близок к оценкам американских коллег (46.5 мм по ШК, [31]). Вышеуказанные оценки были лишь немного меньше, чем размер при 50% половозрелости, зарегистрированный для самок из северной части Берингова моря, залива Св. Лаврентия и Японского моря (49–53 мм по ШК для всех регионов, [31, 50, 51, 53, 62]). Сходство в размерах 50% зрелости предполагает, что изменчивость этого параметра, по всей видимости, существенно ниже, по крайней мере, в некоторых географических регионах с различными климатическими условиями, по сравнению с фенотипической реакцией на температуру, наблюдаемую у самцов [53].

Наши данные сравнительно анализа размеров самок и самцов 50%-го созревания в Карском и Баренцевом морях хорошо согласуются с вышеупомянутыми литературными данными, которые подтверждают положительную связь размеров полового созревания опилио с придонной температурой. Отличие состоит в географических особенностях, при которых для естественных популяций краба-стригуна опилио тихоокеанского региона, в морях восточной Арктики и северной Атлантики действует “обратное правило Бергмана”, т.е. уменьшение размера особей с увеличением географической широты. Вместе с тем, в районах Кар-

ского и Баренцевом морях происходит уменьшение размера особей, в том числе размеров 50%-го созревания, с увеличением географической долготы.

Анализ плодовитости показал, что несмотря на статистически значимое различие в приросте плодовитости по отношению к приросту ширины карапакса в Карском и Баренцевом морях, средняя индивидуальная плодовитость самок с медианным размером 55 мм по ШК (наиболее многочисленной размерной группы, см. рис. 2) существенно не отличается и равна 36 и 40 тыс. икринок, соответственно. Анализ литературы показал, что параметр ИАП может существенно варьировать для крабов, обитающих на акватории одного региона. Например, средняя АИП для самок со средними размерами 55 мм по ШК, обитающих в разных частях Баренцева моря, может изменяться в диапазоне 30–40 тыс. икринок (наши данные, а также [2, 42]). В разных частях Охотского моря диапазон ИАП для самок со средним размером 55 мм по ШК варьировал в диапазоне 25–36 тыс. икринок [14].

Несмотря на существенные вариации АИП в рамках одного региона, положительная корреляционная связь между размерами особей и температурой прослеживается и для этого параметра, если сравнивать его между регионами. Наши данные показывают, что средняя АИП для самок Баренцева моря (40 тыс. икринок для самок со средним размером равным 55 мм по ШК) выше по сравнению с аналогичным параметром, оцененном для Карского моря (36 тыс. икринок). Литературные данные также подтверждают гипотезу о том, что самки одинакового размера имеют большую АИП в районах с более высокой придонной температурой. Наименьшие показатели АИП (24–28 тыс. икринок) были отмечены для самок, обитающих в северных районах ареала с суровыми климатическими условиями, таких как Чукотское море [51], северная часть Берингова моря [52] и северные районы побережья западной Гренландии [37]. Самки идентичных размеров, выловленных в относительно тепловодных районах Северо-Западной Атлантики и Японского моря имели АИП в диапазоне 38–47 тыс. икринок [25, 37, 43].

Ранее было показано, что придонная температура является в значительной степени лимитирующим фактором, влияющим на расселение краба стригуна-опилио в районах Северо-восточной Атлантики [3]. В настоящей работе выявлено, что влияние придонной температуры не ограничивается особенностями пространственной изменчивости ареала краба-стригуна опилио, но, и вероятно, во многом определяет особенности морфометрических и репродуктивных параметров в ходе его акклиматизации в Карском и Баренцевом морях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Максимальные размеры и размеры 50%-го созревания особей краба-стригуна опилио в Карском море существенно меньше чем в Баренцевом. Плодовитость особей одного размера, выловленных в Карском море, ниже плодовитости особей, отмеченных в Баренцевом, при этом скорость прироста плодовитости по отношению к росту ширины карапакса статистически значимо отличается в этих районах исследования.

По сравнению с крабами-стригунами из других географических регионов, в Карском море величины изученных параметров опилио были близки к величинам, оцененным для особей арктических восточных морей: Чукотского моря и моря Бофорта. Большинство параметров баренцевоморской популяции были сопоставимы с параметрами популяций южной части нативного ареала (Японское море, Северо-Западная Атлантика).

Выявленные различия в росте и размножении крабов Баренцева и Карского морей, которые, вероятно, зависят от температурных условий, необходимо учитывать при организации их промысла и разработке стратегии рациональной эксплуатации этого вида в Карском море.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Атлас Арктики* / А.Ф. Трешников (ред.). М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР, 1985. 204 с.
2. Баканев С.В., Павлов В.А. Структура баренцевоморской популяции краба-стригуна опилио // Краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio* в Баренцевом и Карском морях. Мурманск: ПИНРО, 2016. С. 84–99.
3. Баканев С.В. Перспективы промысла краба-стригуна (*Chionoecetes opilio*) в Баренцевом море // Вопросы рыболовства. 2017. Т. 18. № 3. С. 286–303.
4. Баканев С.В. Биологические основы эксплуатации запасов промысловых беспозвоночных в Баренцевом море. Дисс. ... д-р. биол. наук. М.: ВНИРО, 2022. 386 с.
5. Буяновский А.И., Горянина С.В. Возрастной состав самцов краба-стригуна опилио из ловушечных уловов в Баренцевом море // Вопросы рыболовства. 2018. Т. 19. № 3. С. 327–342.
6. Добровольский А.Д., Залогин Б.С. Моря СССР. М.: Изд-во МГУ, 1982. 192 с.
7. Жичкин А.П. Динамика межгодовых и сезонных аномалий ледовитости Баренцева и Карского морей // Вестник Колского научного центра РАН. 2015. №1 (20). С. 55–64.
8. Залота А.К., Спиридонов В.А., Веденин А.А. Краб-стригун (*Chionoecetes opilio*) – вид-вселенец в Карском море // Труды V международной научно-практической конференции “Морские исследования и образование”. М.: МГУ. 2016. С. 326–328.
9. Залота А.К. Размерная структура половозрелых крабов-стригунов *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788) (Decapoda, Oregonidae) Карском море // Океанология. 2022. Т. 62. № 6. С. 933–942.
10. Захаров Д.В., Стрелкова Н.А., Любин П.А., Манушин И.Е. Сообщества макрозообентоса в области распределения краба-стригуна опилио в Баренцевом и Карском морях. // Краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio* в Баренцевом и Карском морях. Мурманск: ПИНРО, 2016. С. 59–74.
11. Зимица О.Л. Находка краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788) (Decapoda: Majidae) в Карском море // Биология моря. 2014. Т. 40. № 6. С. 497–499.
12. 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.
13. Исупов В.В., Андронов П.Ю., Мясников В.Г. Биологическая характеристика самок краба-стригуна в Анадырско-Наваринском районе Берингова моря // Вопросы рыболовства. 2001. Т. 2. № 4 (8). С. 653–662.
14. Карасев А.Н. Краб-стригун *Chionoecetes opilio* северной части Охотского моря: особенности биологии, запасы, промысел: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 24 с.
15. Карасев А.Н. Краб-стригун опилио северной части Охотского моря (особенности биологии, запасы, промысел). Магадан: Новая полиграфия, 2014. 194 с.
16. Кузьмин С.А., Ахтарин С.М., Менис Д.Т. Первые находки краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (Decapoda, Majidae) в Баренцевом море // Зоол. Журнал. 1998. Т. 77. № 4. С. 489–491.
17. Метелев Е.А., Карасев А.Н. Особенности полового созревания самок краба-стригуна *Chionoecetes opilio* в северной части Охотского моря // Вопросы рыболовства. 2008. Т. 9. № 2 (34). С. 395–405.
18. Михайлов В.И., Бандурин К.В., Горничных А.В., Карасев А.Н. Промысловые беспозвоночные шельфа и материкового склона северной части Охотского моря. Магадан: МагаданНИРО, 2003. 281 с.
19. Наумов Н.П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963. 618 с.
20. Никитин О.П., Касьянов С.Ю. Пространственно-временные изменения поверхностной температуры Баренцева и Карского морей по данным дрейферных измерений 1992–2021 гг. // Морские исследования и образование: Сборник трудов X Международной научно-практической конференции, Тверь, 25–29 октября 2021 года. Тверь: ПолиПРЕСС, 2021. С. 167–171.
21. Одум Ю. Экология. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.
22. Орлов А.М., Бензик А.Н., Ведищева Е.В. и др. Рыбохозяйственные исследования в Чукотском море на НИС “Профессор Леванидов” в августе 2019 г.: некоторые предварительные результаты // Тр. ВНИРО. 2019. Т. 178. С. 206–220.

23. Павлов В.А., Соколов А.М. К биологии краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) в Баренцевом море // Тр. ВНИРО. 2003. Т. 142. С. 144–150.
24. Павлов В.А. Новые данные о крабе-стригуне *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) Баренцева моря // VII Всеросс. конф. по промысл. беспозвоночным (Мурманск 9-13 октября 2006 г.): тез. докл. М.: ВНИРО, 2006. С. 109–111.
25. Первеева Е.Р. Размер половозрелости и терминальная линька у самок крабов-стригунов (Brachyura, Majidae) Сахалина и северных Курильских островов // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сах.-Курил. регионе и сопред. акваториях: Тр. СахНИРО. Ю-Сах.: СахНИРО, 2002. Т. 4. С. 202–211.
26. Первеева Е.Р. Распределение и биология стригуна опилио *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) в водах, прилегающих к острову Сахалин: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 25 с.
27. Соколов А.М. Интродукция краба-стригуна опилио в Карское море. Пример дальнейшей адаптивной стратегии этого вида в российском секторе Арктики (по результатам исследований ПИНРО в 2013 г.) // Рыб. хоз-во. 2014. № 6. С. 63–68.
28. Соколов К.М., Павлов В.А., Стрелкова Н.А. и др. (ред.) Краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio* в Баренцевом и Карском морях. Мурманск: ПИНРО, 2016. 242 с.
29. Стрелкова В.А. Об акклиматизации краба-стригуна опилио в водах Баренцева и Карского морей // Краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio* в Баренцевом и Карском морях / ПИНРО. Мурманск: ПИНРО, 2016. С. 17–34.
30. Сиренко Б.И., Алимов А.Ф. Арктические морские экосистемы // Известия ТИНРО. 2004. Т. 137. 77–84.
31. Слизкин А.Г., Федотов П.А., Хен Г.В. Пространственная структура поселений и некоторые особенности биологии краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* в российском секторе Чукотского моря // Морские промысловые беспозвоночные и водоросли: биология и промысел. К 70-летию со дня рождения Б. Г. Иванова. М.: ВНИРО. 2007. Т. 147. С. 144–157.
32. Спиридонов В.А., Залота А.К., Веденин А.А. Быстрое развитие инвазии краба-стригуна (*Chionoecetes opilio*) в Карском море // Материалы научной конференции “Экосистема Карского моря – новые данные экспедиционных исследований”. М.: Ин-т океанологии РАН, 2015. С. 179–183
33. Суздальский О.В. Литодинамика мелководья Белого, Баренцева и Карского морей. Л.: Недра. 1974. С. 27–33.
34. Суркова Г.В., Романенко В.А. Изменение климата и теплообмен между атмосферой и океаном в Арктике на примере Баренцева и Карского морей // Проблемы Арктики и Антарктики. 2021. Т. 67. № 3. С. 280–292.
35. Alunno-Bruscia M., Sainte-Marie B. Abdomen allometry, ovary development, and growth of female snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura, Majidae), in the northwestern Gulf of St. Lawrence // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1998. V. 55. № 2. P. 459–477.
36. Bernardo J. Determinants of maturation in animals // Trends in Ecology and Evolution. 1993. V. 8. P. 166–173.
37. Burmeister A. Preliminary notes on the reproductive condition of mature female snow crabs (*Chionoecetes opilio*) from Disko Bay and Sisimiut, West Greenland. In: Paul A.J. (eds). Crabs in cold water regions: biology, management and economics. Alaska Sea Grant College Program Report, AK-SG-02-01, 2002. P. 255–267.
38. Burmeister A.D., Siegstad H. Assessment of snow crab in West Greenland 2008 // Greenland institute of natural resources, Nuuk. 2008. 47 p.
39. Burmeister A.D., Sainte-Marie B. Pattern and causes of a temperature-dependent gradient of size at terminal moult in snow crab (*Chionoecetes opilio*) along West Greenland // Polar Biol. 2010. V. 33. P. 775–788.
40. Clarke A. Temperature, latitude and reproductive effort // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1987. V. 38. P. 89–99.
41. Corey S., Reid D.M. Comparative fecundity of decapod crustaceans I. The fecundity of thirty-three species of nine families of caridean shrimp // Crustaceana. 1991. V. 60. P. 270–294.
42. Danielson S.L., Eisner L., Ladd C. et al. A comparison between late summer 2012 and 2013 water masses, macronutrients, and phytoplankton standing crops in the northern Bering and Chukchi Seas // Deep-Sea Res. II, 2017. V. 135. P. 7–26
43. Davidson K., Roff J.C., Elnor R.W. Morphological, electrophoretic, and fecundity characteristics of Atlantic snow crab, *Chionoecetes opilio*, and implications for fisheries management. // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1985. V. 42. № 3. P. 474–482.
44. Dawe E.G., Mullowney D.R., Moriyasu M., Wade E. Effects of temperature on size-at-terminal molt and molting frequency in snow crab *Chionoecetes opilio* from two Canadian Atlantic ecosystems // Mar. Ecol. Progr. Ser. 2012. V. 469. P. 279–296.
45. Divine L.M., Mueter F.J., Kruse G.Y. et al. New estimates of weight-at-size, maturity-at-size, fecundity, and biomass of snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the Arctic Ocean off Alaska // Fisher. Res., 2019. V. 218. P. 246–258.
46. Elnor R.W., Beninger P.G. The reproductive biology of snow crab, *Chionoecetes opilio*: a synthesis of recent contributions // American Zoologist. 1992. V. 32. P. 524–533.
47. Ernst B., Orensanz J.M., Armstrong D.A. Spatial dynamics of female snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the eastern Bering Sea // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2005. V. 62. P. 250–268.
48. Foyle T.P., O'Dor R.K., Elnor R.W. Energetically defining the thermal limits of the snow crab // J. Exp. Biol. 1989. № 145. P. 371–393.
49. Grebmeier J.M., Bluhm L.W., Cooper L.W., Danielson S. Ecosystem characteristics and processes facilitating persistent macrobenthic biomass hotspots and associated benthivory in the Pacific Arctic // Progr. Oceanogr. 2015. V. 136. P. 92–114.
50. Ito K. Ecological studies on the edible crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius), in the Japan Sea. I. When do female crabs first spawn and how do they advance into the following reproductive stage? // Bull. Jpn. Sea

- Reg. Fish. Res. Lab. 1967. V. 17. P. 67–84. [English translation: Fish. Res. Board Can. Transl. Ser. 1103.]
51. Jewett S.C. Variations in some reproductive aspects of female snow crabs, *Chionoecetes opilio* // J. Shellfish Res. 1981. V. 1. № 1. P. 95–100.
 52. Kolts J.M., Lovvorn J.R., North C.A., Janout M.A. Oceanographic and demographic mechanisms affecting population structure of snow crabs in the northern Bering Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2015 V. 518. P. 193–208.
 53. Orensanz J.M., Ernst B., Armstrong D.A. Variation of female size and stage at maturity in snow crab (*Chionoecetes opilio*) (Brachyura: Majidae) from the eastern Bering Sea // J. Crust. Biol. 2007. V. 27. № 4. P. 576–591.
 54. 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.
 55. Paul J.M., Paul A.J., Barber W.E. Reproductive biology and distribution of the snow crab from the northeastern Chukchi Sea // Am. Fish. Soc. Symp. 1997. V. 19. P. 287–294.
 56. Rand K.M., Logerwell E.A. The first demersal trawl survey of benthic fish and invertebrates in the Beaufort Sea since the late 1970s // Polar Biol. 2011. V. 34. P. 475–488.
 57. Sainte-Marie B., Raymond S., Brethes J.-C. Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. V. 52. P. 903–924.
 58. Sainte-Marie B., Gilbert D. Possible effects of changes in CIL temperature and thickness on population dynamics of snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the Gulf of Saint Lawrence // CSAS Research Document 98/38. 1998. 19 p.
 59. Stevens B.G., MacIntosh R.A. Analysis of crab data from the 1985 NMFS survey of the northeast Bering Sea and Norton Sound // Northwest and Alaska fisheries center (NMFS) Processed Report 1986. 1986. V. 16. 43 p.
 60. Thompson R.J., Hawryluk M. Physiological energetics of the snow crab, *Chionoecetes opilio* // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs. University of Alaska Sea Grant, AK-SG-90-04, Fairbanks. 1990. P. 283–291.
 61. Wang Q., Yang J., Zhou C.Q., Zhu Y.A. Length–weight and chelae length–width relationships of the crayfish *Procambarus clarkia* under culture conditions // J. Freshw. Ecol. 2011. V. 26. № 2. P. 287–294.
 62. Watson J. Maturity, mating and egg laying in the spider crab, *Chionoecetes opilio* // J. Fish. Res. Board Can. 1970. V. 27. P. 1607–1616.
 63. Weingartner T., Aagaard K., Woodgate R. et al. Cavalieri ircuitulation on the north central Chukchi Sea shelf // Deep-Sea Res II. 2005. V. 52. P. 3150–3174.
 64. Zheng J., Kruse G.H., Ackley D.R. Spatial distribution and recruitment patterns of snow crabs in the eastern Bering Sea Spatial // Kruse G.H. et al (eds.). Processes and Management of Marine Populations. Alaska Sea Grant College Program AK-SG-01-02. 2001. P. 233–255.

Comparative Analysis of Morphometric and Reproductive Parameters of Snow Crab (*Chionoecetes opilio*) of the Kara and Barents Seas

S. V. Bakanev^a, V. A. Pavlov^{a, #}

^aPolar Branch of “VNIRO” (“PINRO” named after N.M. Knipovich), Murmansk, Russia

[#]e-mail: pavval@pinro.ru

The paper presents a comparative analysis of size and reproductive parameters of snow crab in the Barents and Kara Seas, estimated in the period 2005–2019. In the Kara Sea, females reach maturity when their carapace width (CW) is over 30 mm, and the carapace width at 50% maturation is 38 mm. In the Barents Sea, female crabs reach functional maturity when their CW > 35 mm, and the carapace width at 50% maturation is significantly higher compared to the Kara Sea and is equal to 51 mm. The fecundity of individuals of the same size, caught in the Kara Sea, is slightly lower than the fecundity of individuals recorded in the Barents Sea. At the same time, the increase in the number of eggs with an increase in CW in females of the Kara and Barents Seas is linear and statistically different (ANCOVA, $p = 0.0327$): 27 and 22 thousand eggs with an increase in CW by 10 mm, respectively. Compared to snow crabs in other geographic regions, in the Kara Sea, the values of the studied snow crabs parameters were close to the values estimated for individuals of the Arctic eastern seas: the Chukchi Sea and the Beaufort Sea. Most of the parameters of the Barents Sea population were comparable with the parameters of the populations of the southern part of the native range (the Sea of Japan, North-West Atlantic). It was revealed that the near-bottom temperature is to a large extent a limiting factor affecting not only the distribution of snow crab in the regions of the Northeast Atlantic, but largely determines the features of its morphometric and reproductive parameters during the acclimatization of the species in the Kara and Barents Seas.

Keywords: snow crab, the Barents Sea, the Kara Sea, fecundity, maturity ogive, size composition