

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ ЛИЧИНОК КАМЧАТСКОГО КРАБА У ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ САХАЛИНА

А. К. Клитин

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

Личиночная стадия — наиболее уязвимый период в развитии камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus* (Tilesius)), от успешного оседания личинок в благоприятные для развития молоди участки шельфа зависит численность будущих поколений (Родин, 1985; Федосеев, Родин, 1986; Федосеев и др. 1988; Низяев, Федосеев, 1994). Величина и преобладающее направление дрейфа зоза с учетом существующих схем поверхностных течений и расположения районов нереста самок, а также районы преимущественного оседания личинок являются важными элементами функциональной структуры популяционных ареалов камчатского краба. Вопрос о дальности разноса личинок камчатского краба является одним из основных, поскольку от нее зависит не только возможность расширения ареала и поддержание популяции вне зоны размножения (Макаров, 1966), но и возможность оседания в благоприятные для развития молоди районы и, в конечном итоге, выживаемость мальков и величина пополнения.

Без знания особенностей пространственного распределения и районов преимущественного оседания личинок и развития молоди камчатского краба, а также основных причин его смертности на ранних этапах онтогенеза невозможно не только дать долговременный прогноз численности популяции, но и решить многие вопросы культивирования этого ценного объекта промысла. Между тем относительная редкость появления урожайных поколений этого вида у побережья Сахалина (Клитин, 1996) и большая вероятность подрыва его численности в результате чрезмерного промысла может сделать задачу искусственного разведения камчатского краба в ближайшем будущем одной из приоритетных. Сопоставление районов оседания личинок и мест концентрации молоди и взрослых особей позволяет прояснить многие стороны пространственно-функциональной структуры популяций камчатского краба. По распределению различных личиночных стадий можно судить о зависимости размножения декапод от абиотических условий среды и проследить сдвиги фаз биологических процессов по годам и районам (Макаров, 1966).

Личинки видов рода *Paralithodes* описаны в работах Марукавы (Marukawa, 1933), Сато (Sato, 1958), Кураты (Kurata, 1964), Макарова (1966). Распределение личинок камчатского краба в настоящее время рассмотрено для западнокам-

чатского шельфа (Макаров, 1964, 1966; Takeuchi, 1969), Южно-Курильского пролива (Marukawa, 1933; Клитин, 1999), Берингова моря (Takeuchi, 1962; Канарская, Слизкин, 1975; Armstrong et al., 1983). Генерализованные схемы распределения личинок камчатского краба в Аяно-Шантарском районе, Бристольском заливе и на западнокамчатском шельфе приводит Родин (1985) при обсуждении пространственно-функциональной структуры обитающих там популяций этого вида. Распределение личинок камчатского краба в заливе Анива показано в работе Клитина и Кочнева (1999), Татарском проливе — Клитина и Саматова (1999) и Клитина с соавторами (Klitin et al., 2002, in print).

Целью данной работы является выяснение мест концентрации личинок камчатского краба на шельфе западного Сахалина и определение направления и протяженности возможного дрейфа зоэа этого вида в 1999 г. с учетом существующих схем поверхностных течений, а также оценка продолжительности развития личинок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе рассмотрены результаты трех планктонных съемок, выполненных у побережья западного Сахалина в марте—мае 1999 г. (табл. 1, рис. 1), общее число станций составило 243. При оценке продолжительности развития личинок привлечены также данные за 1991—1998 гг., уже использованные в предыдущей работе автора с соавторами (Klitin et al., in print).

Таблица 1

Районы, сроки и объем проведенных работ

Судно	Сроки	Орудия сбора зоопланктона	Число станций
НИС «Дмитрий Песков»	27.03—1.04.1999	ИКС-80	54
НИС «Дмитрий Песков»	22.04—3.05.1999	ИКС-80	115
НИС «Дмитрий Песков»	12—18.05.1999	ИКС-80	74

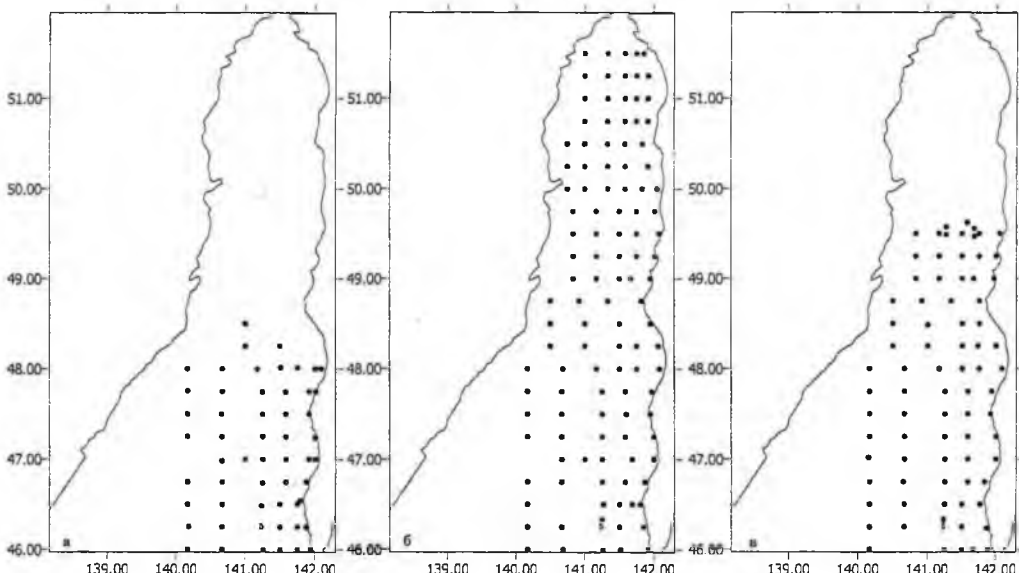


Рис. 1. Схема планктонной съемки в 1999 г.: а — 27.03—1.04; б — 22—28.04; в — 12—18.05.

Сбор зоопланктона выполняли стационарно икорной сетью ИКС-80 (диаметр 0,8 м, площадь 0,5 кв. м, газ № 14) в соответствии с «Инструкцией по сбору и первичной обработке планктона в море» (1980). На каждой станции лов зоопланктона осуществлялся вертикально в слое 100—0 м, на меньших глубинах тотально: дно — 0 м. Пробы зоопланктона подвергались качественно-количественной обработке экспресс-методами с предварительным разделением проб по фракциям. Из каждой пробы отбирали личинки десятиногих ракообразных, просчитывали и определяли виды и стадии развития. Определение личинок крабов и их возрастных стадий проводили по работам Макарова (1966), Кураты (Kurata, 1964), Сасаки и Михары (Sasaki und Mihara, 1993). Полученные результаты обчислены на 1 кв. м поверхности моря и нанесены на карты с использованием компьютерной программы Surfer for Windows. В рамках этой программы для интерполяции данных был применен метод «kriging» (Wackernagel, 1995).

Индекс развития личинок, аналогичный индексу зрелости личинок (Макаров, 1966), рассчитывали как средневзвешенную величину всех личиночных стадий, выловленных за период одной планктонной съемки. Расчетные значения индекса развития личинок изменялись от 1 (присутствие в планктоне только зоэа I) до 5,0 (соответственно глаукотоз). Пограничную ситуацию, когда в планктон вышла только часть зоэа I, обозначали индексом развития личинок 0,5. Для расчета зависимости индекса развития личинок от температуры воды и суммы эффективных температур использовали поверхностную температуру воды на тех планктонных станциях, где были встречены личинки камчатского краба, а также данные береговых гидрометеостанций (ГМС). При этом использовали средневзвешенную с учетом плотности распределения личинок температуру воды, которая во всех случаях была на 0,3—0,9°С выше среднеарифметической, поскольку более плотные скопления личинок были приурочены к более высокой температуре воды: $t_{cp} = (t_1 \rho_1 + t_2 \rho_2 + \dots + t_n \rho_n) / (\rho_1 + \rho_2 + \dots + \rho_n)$, где t_{cp} — средневзвешенная температура воды; t_1, t_2, t_n — температура воды на станциях 1, 2...n; ρ_1, ρ_2, ρ_n — плотность распределения личинок на станциях 1, 2...n.

Распределение личинок

Весной 1999 г. в Татарском проливе были выполнены три последовательные планктонные съемки, что позволяет проследить перенос личинок течениями от момента их появления в планктоне до появления первых зоэа IV.

В конце марта 1999 г. зоэа I камчатского краба присутствовали в планктоне преимущественно в прибрежных водах (над глубинами 19—80 м) южной части Татарского пролива (южнее 47°07' с. ш.). Личинки встречены на 8 станциях (рис. 2а). Максимальная плотность зоэа (452 экз./м²) была отмечена в районе 46°45' с. ш. над глубиной 19 м при поверхностной температуре воды 1,05°С (табл. 2).

В конце апреля 1999 г. зоэа II были встречены на 11 станциях в более широком районе от 46°15' до 48°45' с. ш. (рис. 2б). Площадь распространения личинок по сравнению с аналогичным показателем в марте увеличилась в два раза (табл. 3).

Одновременно плотность распределения зоэа снизилась в 9,1 раза, составив в среднем всего 7,07 экз./м². Максимальных значений (68 экз./м²) плотность личинок достигла в районе 47°15' с. ш. над глубиной 29 м, что на 30 миль севернее района получения максимального улова в конце марта 1999 г.

Во второй декаде мая 1999 г. в планктоне присутствовали зоэа II, зоэа III

Условия развития личинок камчатского краба в Татарском проливе в 1999 г.

Год съемки	Сроки	Стадия	ЧВ ¹ (%)	Температура поверхностная (°С) (макс.) ²	Глубина (м) ³	
					пределы	макс. улова
1999	27.03–1.04	Зона I	14,8	0,33–1,20 (1,05)	19–80	19
1999	22.04–3.05	Зона II	9,6	1,3–3,8 (3,8)	18–70	29
1999	12–18.05	Зона II	12,2	1,5–4,8 (4,8)	21–200	25
1999	12–18.05	Зона III	9,5	2,5–4,8 (4,7)	21–317	21
1999	12–18.05	Зона IV	1,4	3,1	200	200

Примечание: 1 – частота встречаемости, 2 – в скобках поверхностная температура в районе максимального улова, 3 – глубины, над которыми встречены личинки.

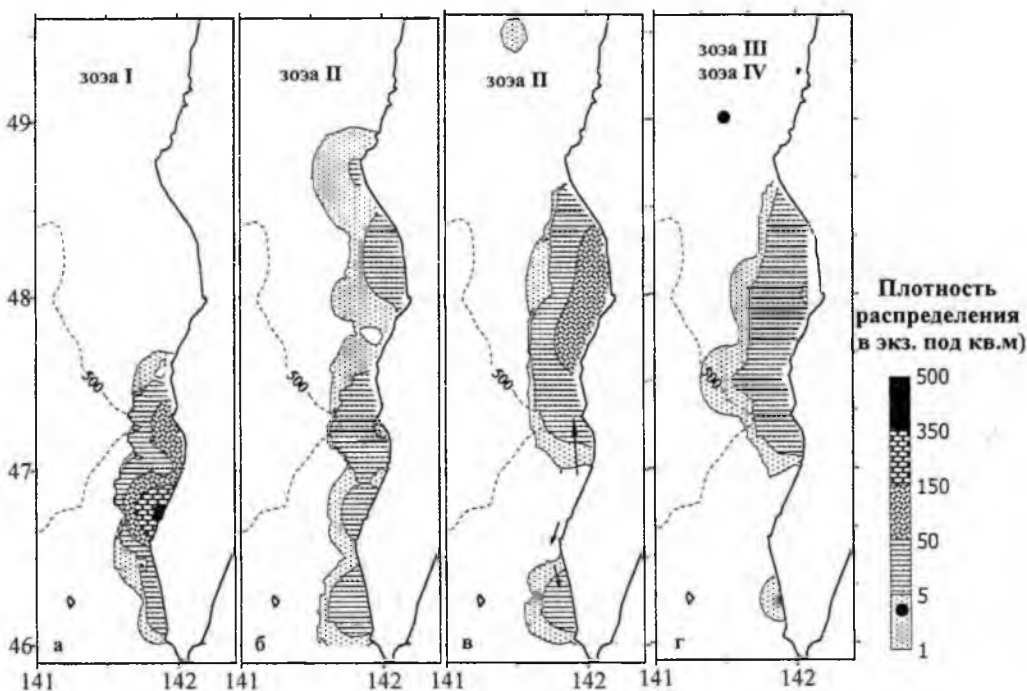


Рис. 2. Распределение личинок камчатского краба в 1999 г.: а – зона I (27.03–1.04); б – зона II (22–28.04); в, г – 12–18.05; в – зона II; г – зона III и зона IV. Распределение зона I, II, III показано штриховкой, зона IV – символом, вектора течений – стрелками.

и зона IV камчатского краба (рис. 2в, г). Они были встречены на 11 станциях (14,9% от числа выполненных). В распределении зона II произошел разрыв единого контура распределения и аккумуляция личинок в двух обособленных районах: на Ильинском мелководье (в пределах 47°15'–48°15' с. ш.) и на юге района – у западного побережья полуострова Крильон (46°10'–46°20' с. ш.). В первом районе плотность зона II достигала 120 экз./м², во втором – 16 экз./м². Максимальная концентрация личинок отмечена в районе 47°45' с. ш. над глубиной 25 м. Незначительная часть личинок была вынесена в район 49°30' с. ш. (глубина 200 м, поверхностная температура 1,5°С), который расположен в 50 милях к северу от м. Ламанон и в 145 милях от района их максимального улова. Их плотность на этой станции составила всего 2 экз./м².

Площадь распространения, плотность и численность личинок у западного побережья Сахалина в 1999 г.

Год съемки	Сроки	Стадия	Площадь (кв. миль)	Плотность (экз./м ²)		Численность личинок
1999	27.03—1.04	Зоза I	1162	64,21	452	2,559×10 ¹¹
1999	22.04—3.05	Зоза II	2380	7,07	68	5,771×10 ¹⁰
1999	12—18.05	Зоза II	2005	27,47	120	1,889×10 ¹¹
1999	12—18.05	Зоза III	1829	11,58	58	7,264×10 ¹⁰
1999	12—18.05	Зоза IV	100	2,0	2,0	6,860×10 ⁸
1999	12—18.05	Всего	2105	36,31	160	2,622×10 ¹¹

Распределение зоза III в мае 1999 г., в целом, повторяло распределение зоза II, однако диапазон глубин, над которыми встречались личинки, был значительно шире. Максимальная плотность зоза III (58 экз./м²) отмечена в кутовой части залива Делангля (48°00' с. ш.) над глубиной 21 м, что на 15 миль севернее района максимальной концентрации зоза II. Зоза IV встречены только на одной станции в районе 49°00' с. ш. над глубиной 200 м при поверхностной температуре воды 3,1°С. Их плотность на этой станции составила всего 2 экз./м².

В результате выполненных в 1991—1999 гг. планктонных съемок были выявлены общие тенденции в распространении личинок камчатского краба у западного побережья Сахалина: распределение почти исключительно в прибрежных водах, их постепенный снос преимущественно в северном направлении и постоянное присутствие небольшого скопления личинок на юге района (46°20'—46°30' с. ш.). Выход личинок в планктон начинается в южной части района и в течение недели охватывает более северные участки шельфа. В третьей декаде апреля площадь распространения личинок увеличивается, вероятно, достигая максимума на стадии зоза II, а их плотность снижается.

На рис. 2 достаточно четко виден механизм появления обособленного «пятна» с личинками камчатского краба в южной части западно-сахалинского шельфа (46°20'—46°30' с. ш.) в 1999 г. Наиболее ранний и интенсивный нерест самок камчатского краба и, соответственно, выход личинок в планктон в 1999 г. происходил в районе 46°45' с. ш., во второй половине марта на глубинах 15—30 м (см. рис. 2а). Впоследствии личинки дрейфовали в двух взаимно противоположных направлениях, что в целом соответствует векторам теплого Цусимского и более холодного Западно-Сахалинского течения. Район аккумуляции личинок в южной части западно-сахалинского шельфа (см. рис. 2в, г) совпадает с зоной конвергенции одной из ветвей Цусимского течения (которая отходит от основной струи и огибает о. Монерон с севера) с Западно-Сахалинским течением. Следствием конвергенции является антициклонический круговорот вод и эффект даунвеллинга (хорошо фиксируется по прогибу изотерм на вертикальном океанологическом разрезе), который способствует механическому накоплению планктона в этом районе.

Следует отметить, что личинки камчатского краба в южной части шельфа присутствовали в небольших количествах ежегодно и первоначально, учитывая направленность течений у юго-западного побережья Сахалина в весенне-летний период (Истошин, 1952; Леонов, 1960; Будаева и др., 1981; Яричин, 1982), высказывалось предположение об их проникновении в южную часть

Татарского пролива из залива Анива с охотоморскими водами (Клитин, 1990, 2001). Однако анализ схемы геострофических течений в рассматриваемом районе в весенний период, построенной динамическим методом относительно поверхности 200 дб, показал, что со второй половины апреля вследствие более высокого уровня Японского моря течение направлено из южной части Татарского пролива в пролив Лаперуза. Приведенные данные по распределению личинок (см. рис. 2) также отчетливо показывают, что источником возникновения их небольшого скопления в южной части Татарского пролива является репродуктивная зона камчатского краба у западного побережья Сахалина.

Подпор охотоморских вод в виде холодного пятна Макарова отчасти препятствует дрейфу личинок из Татарского пролива, тем не менее, их небольшая часть проникает в пролив Лаперуза. Так, 17 апреля 1998 г. в проливе Лаперуза на единственной станции в районе координат $45^{\circ}50'$ с. ш., $142^{\circ}00'$ в. д. плотность зоэа II камчатского краба составила 8 экз. под м². Появиться здесь в результате нереста самок анивской популяции личинки не могли, поскольку нерест в заливе происходит в более поздние сроки (последняя декада апреля — первая декада мая).

С течением времени в Татарском проливе происходило увеличение общей площади распространения личинок, хотя их основные концентрации по-прежнему продолжали встречаться в прибрежной зоне. Таким образом, от момента выхода личинок в планктон до момента оседания происходит их рассредоточение на более обширной площади, что связано с действием приливно-отливных течений и штормовым перемешиванием поверхностного слоя воды. Аналогичная тенденция в распределении личинок имеет место и у западного побережья Камчатки (Макаров, 1966).

К середине мая взаимно противоположное действие Цусимского и прибрежного Западно-Сахалинского течений привело к аккумуляции личинок в двух основных районах: на Ильинском мелководье и в южной части шельфа. Таким образом, основное скопление личинок камчатского краба, имея индекс развития личинок 2,3 (что соответствует линьке 30% зоэа II в зоэа III), в 1999 г. было перенесено течением за 49 суток на 60—90 миль от места их выхода в планктон. Средняя скорость переноса личинок лежит в пределах 1,2—1,8 мили/сутки или 2,6—3,9 см/сек. И лишь незначительное число зоэа II и зоэа IV проникло в мае 1999 г. севернее мыса Ламанон и было встречено на расстоянии 100—145 миль от первоначального места их максимальной концентрации и от возможного места выхода в планктон.

Распределение личинок камчатского краба у западного побережья Сахалина в 1991—1999 гг. свидетельствует об их преимущественном переносе из репродуктивной зоны ($46^{\circ}40'$ — $47^{\circ}30'$ с. ш.) в северном направлении. Это хорошо согласуется с плотными скоплениями молоди, обнаруженными в начале 1930-х годов и в 1986—1988 гг. в северной части Ильинского мелководья (Ishii, 1933; Клитин, 1990, 1992), а также с интегральной схемой циркуляции вод в Татарском проливе в весенний период (Будаева и др., 1981; Яричин, 1982; Юрасов, Яричин, 1991). Уловы глаукотоз в северо-восточной части Татарского пролива ($50^{\circ}02'$ с. ш.) в 1994 г. и зоэа II севернее м. Ламанон в 1998 г. также, без сомнения, являются следствием их сноса (на 90—140 миль в 1994 г. и 60—75 миль в 1998 г.) (Клитин, Саматов, 1999; Kantakov et al., 2001; Klitin et al., in print) водами Цусимского течения из основной репродуктивной зоны в северном направлении.

В предыдущей публикации (Klitin et al., in print) указывалось, что вынос личинок на север за пределы Ильинского мелководья, вероятно, приводит к формированию малочисленных поколений камчатского краба, поскольку в северной части Татарского пролива преобладают илистые грунты с низкими биомассами бентоса. На это указывает полное отсутствие молоди камчатского краба в этом районе. Более протяженный дрейф личинок и их оседание в неблагоприятных для развития молоди камчатского краба районах является, на наш взгляд, следствием нескольких причин, подробно описываемых ниже.

1. Океанологическая ситуация в северной части Татарского пролива

В северной части Татарского пролива (севернее м. Ламанон) наблюдается существенная сезонная и межгодовая изменчивость циркуляции вод, что Будаева с соавторами (1981) объясняет изменением барической ситуации и сменой преобладающих ветров. Согласно Яричину (1982), у северо-западного побережья Сахалина расположена область неустойчивых течений (критерий Неймана менее 50%). В весенний период в этом районе формируются сопряженные вихревые образования различных знаков со средними скоростями на поверхности 4—6 см/сек. (Пищальник, Архипкин, 1999). Весной в поверхностном слое на севере пролива нередко формируется устойчивый поток южного направления со скоростями около 0,2 м/сек. (Будаева и др., 1981), препятствующий проникновению личинок в северную часть Татарского пролива. Наличие подобного потока, ограничивающего проникновение вод Цусимского течения на север мысом Ламанон (48°40' с. ш.), было отмечено, в частности, весной 1991 г.

2. Нерест самок и выход личинок в планктон в более северных, чем обычно, районах западного Сахалина

Другим немаловажным фактором, обусловившим оседание личинок камчатского краба в 1994 и 1998 гг. значительно севернее, чем в 1991 г., является выход части личинок в планктон в более северных, чем в 1991 г., районах западно-сахалинского шельфа. Районы выхода личинок в планктон совпадают с зонами размножения (репродуктивными зонами) камчатского краба, и о них можно судить по расположению нерестовых скоплений самок.

В марте 1989 г. основное преднерестовое скопление самок и район последующего выпуска личинок были расположены на траверзе пос. Правда (46°55' с. ш.) на глубинах 25—60 м. В данном районе уловы самок достигали 200 экз. за получасовое траление. Менее многочисленное скопление самок (улов до 183 экз. за траление) располагалось в 25 милях севернее на глубинах 100—120 м в районе 47°20' с. ш. (Клитин, 1992). В конце марта самки переместились на меньшие глубины.

В последующие годы в весенний период у западного побережья Сахалина проводили только ловушечные съемки. В 1994 г. максимальный улов самок (1,95 экз. на стандартную ловушку) был получен в районе 47°34' с. ш. на глубине 141 м. В феврале—марте 1996—1997 гг. самки с икрой на последней стадии эмбриогенеза (икра с «глазками») были встречены от 47°00' с. ш. до 48°30' с. ш. на глубинах 40—237 м. Наибольшие уловы самок (21,4—30,0 экз. на американскую ловушку) были получены в южной части залива Делангля (47°34'—47°58' с. ш.) на глубинах 100—190 м (рис. 3). В целом, в 1994—1998 гг. основной репродуктивный район западно-сахалинской популяции камчатского краба по сравнению с 1988—1991 гг. сместился до 45 миль в северном направлении. Переладов с соавторами (1999) выполняли ловушечные съемки у побере-

жья западного Сахалина в течение весенних месяцев 1995—1997 гг. Согласно их данным, в эти годы активный нерст самок наблюдался как в прежних районах, так и значительно севернее — на Ильинском мелководье в районе $48^{\circ}00'—48^{\circ}20'$ с. ш. Следует отметить, что этот период (1995—1996 гг.) соответствовал наиболее высокой численности западно-сахалинской популяции камчатского краба. Рост численности промысловой части популяции, начиная с 1993 г., повлиял на освоение этим видом северных районов Татарского пролива. Одновременно с этим происходило перемещение на север промысловых скоплений и репродуктивных зон камчатского краба, что вызвало существенную перестройку пространственной структуры популяции (Клитин, 1998, 2001).

Исходя из распределения зоа I и зоа II в марте—апреле 1999 г., можно сделать вывод, что репродуктивная зона камчатского краба в 1999 г. была незначительно шире, чем в 1989 г., т. е. функциональная структура популяции фактически вернулась к своему исходному состоянию, соответствующему периодам ее низкой численности.

3. Нерест самок и выход большей части личинок в планктон на некотором удалении от берега на глубинах более 50 м

В этом случае происходят более быстрое рассредоточение личинок в результате штормовой деятельности моря и их более быстрый перенос на север, минуя прибрежные круговороты. Подобная ситуация возможна при сохранении в прибрежье в период нереста (третья декада марта — первая декада апреля) линз с отрицательной температурой воды. Так, в мае 1989 г. в заливе

Анива большая часть самок не достигла традиционного района размножения у его северо-западного побережья и отнерестилась в проливе Лаперуза вблизи острова Камень Опасности. Нерест самок на несвойственных для них глубинах (80—120 м) выдвинут в качестве основной причины появления малоурожайных поколений в холодные годы у западного побережья Камчатки (Галкин, 1982; Родин, 1985).

У западного побережья Сахалина детальные наблюдения за нерестовыми скоплениями самок камчатского краба и планктонные съемки выполнялись в разные годы, тем не менее, в марте 1996 г. были зафиксированы выход личинок в планктон и появление самок с новой фиолетовой икрой на глубинах более 100 м (см. рис. 3). В этом случае продвижению самок к берегу препятствовали отрицательные температуры придонного слоя воды в прибрежных районах залива Делангля. Известно, что скорости Цусимского течения на его западной периферии выше, чем на вос-

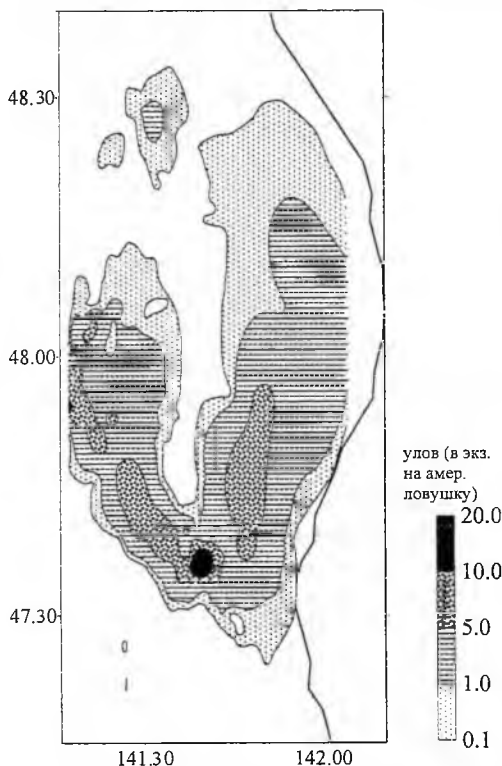


Рис. 3. Распределение самок камчатского краба в заливе Делангля у западного побережья Сахалина в конце марта 1996 г.

точной. Скорости течений в прибрежной зоне Сахалина составляют всего 5—9 см/сек., а на границе шельфовой зоны могут достигать 30—40 см/сек. (Будаева и др., 1981; Яричин, 1982; Степанов, 1998). Таким образом, в случае выхода личинок в планктон на глубинах более 50 м скорость их переноса в северном направлении может существенно возрасти.

4. Продолжительность развития личинок

Еще Торсон (Thorson, 1961) указывал, что определяющим фактором, оказывающим существенное влияние на протяженность переноса личинок беспозвоночных, является продолжительность их пелагической жизни. Более подробно этот вопрос рассматривается в следующем разделе.

Продолжительность развития личинок

В результате многочисленных аквариальных наблюдений (Marukawa, 1933; Shimuzu, 1939; Sato, 1958; Kurata, 1960; Nakanishi, 1985; Ефимкин, Микулич, 1987) было установлено, что главными факторами, влияющими на продолжительность пелагического развития личинок камчатского краба, являются температура воды и пища. При этом недостаток пищи, как правило, имеет место только при относительно высоких температурах, когда ее потребление значительно возрастает (Sato, 1958; Paul, 1985).

Выход в планктон и оседание личинок камчатского краба у западного побережья Сахалина прослежены только для 1994 г. В этом году продолжительность развития личинок составила 79 ± 2 суток, для развития личинок потребовалось 357 ± 16 градусодней (табл. 4). В другие годы (1991, 1998, 1999) наблюдали либо выход личинок в планктон, либо их промежуточные стадии развития, поэтому о сроках начала и конца развития личинок часто можно судить лишь ориентировочно по косвенным признакам. Наиболее ранний выход в планктон и менее продолжительное развитие личинок наблюдали у западного побережья Сахалина в 1991 г.

Данные 1999 г. позволяют проследить развитие личинок от их выхода в планктон до стадии зоеа III. Для полного завершения развития зоеа I в марте—апреле этого года потребовалось 28 суток и 66 градусодней, для развития зоеа II (на этапе линьки 30% из них в зоеа III) дополнительно потребовались 21 сутки и 79 градусодней (рис. 4).

Для аппроксимации полученных зависимостей использовали уравнения логарифмических и степенных функций. При этом более быстрый рост индек-

Таблица 4

Сроки и продолжительность развития личинок камчатского краба в 1991—1999 гг. у западного побережья Сахалина

Год	Дата выхода в планктон	Индекс развития личинок	Дата наблюдений	Продолжительность развития (суток)	Средняя температура (°C)	Сумма эффективных температур (градусодни)
1991	≈15.03	4,0	4—9.05	≈73	4,65	≈340
1994	23.03	Оседание, 5,0	4—10.06	78	4,58	357
1998	≈3—5.04	2,0	18—27.04	н. д.	н. д.	н. д.
1999	28—30.03	2,3	13—18.05	≈79	4,42	≈350



Рис. 4. Зависимость величины индекса развития личинок от продолжительности развития личинок (а) и суммы эффективных температур (б) в 1999 г.

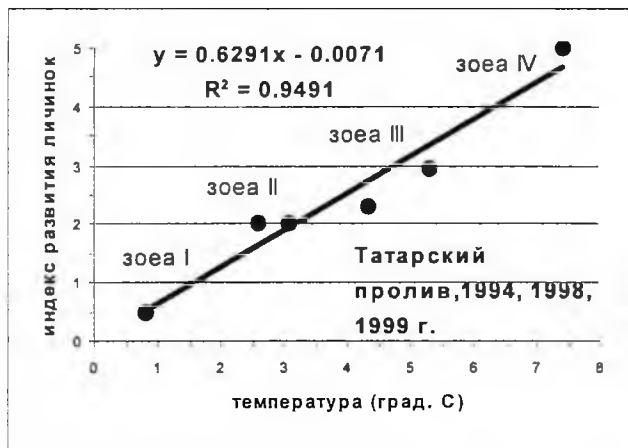


Рис. 5. Зависимость индекса развития личинок камчатского краба от температуры поверхностного слоя воды в Татарском проливе по данным планктонных съемок 1994, 1998 и 1999 гг.

са развития личинок от 0,5 до 1 логично соответствует выходу в планктон оставшихся личинок, который завершается по прошествии нескольких дней. Привлечение данных за другие годы и по более поздним стадиям (включая этап оседания глаукотое в 1994 г.), в том числе и по западному побережью Татарского пролива позволило построить зависимость индекса развития личинок от температуры поверхностного слоя воды, которая аппроксимируется уравнением прямолинейной функции $y=ax+b$ (рис. 5).

Сравнение среднемесячных значений поверхностной температуры воды за весенние месяцы в годы планктонных съемок со среднегодежными данными (1952–1998 гг.) показало, что наиболее теплым из рассмотренных был 1991 г., наиболее холодным — 1999 г. В весенние месяцы 1994 и 1998 гг. температура мало отличалась от среднегодежного уровня (рис. 6), что отразилось на продолжительности развития личинок.

При этом следует отметить очень характерную, на наш взгляд, деталь. Несмотря на существенно более высокую поверхностную температуру воды, продолжительность развития личинок в 1991 г. была только немного короче, чем в 1994 г. Более раннее оседание личинок в относительно теплом 1991 г. (ориентировочно на 15–18 дней раньше, чем в 1994 г.) было достигнуто, главным образом, в результате более раннего нереста самок и общего сдвига пелагического периода жизни личинок на более ранние сроки. Последнее стало возможно за счет ускоренного эмбрионального развития камчатского краба. Благодаря этому средние температуры воды, при которых происходило развитие личинок в 1991, 1994 и 1999 гг., различались не более, чем на 0,2°C.

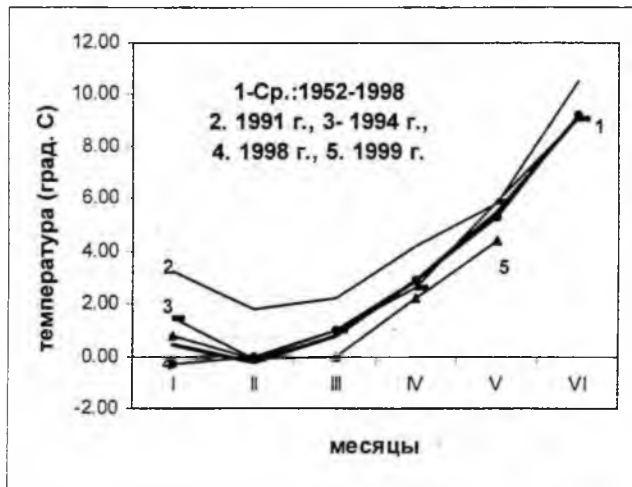


Рис. 6. Среднемесячная температура поверхностного слоя воды у юго-западного побережья Сахалина (по данным ГМС): 1 – среднеголетние данные (1952–1998 гг.); 2 – 1991 г., 3 – 1994 г., 4 – 1998 г., 5 – 1999 г.

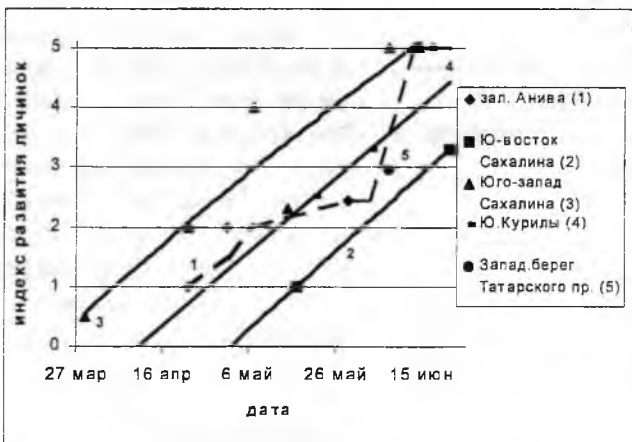


Рис. 7. Сроки развития личинок камчатского краба у побережья Сахалина и Курильских островов (обобщенные данные за 1976–1978 и 1991–1999 гг.).

хорошо согласуется с более низкими температурами поверхностного слоя воды у западного берега Татарского пролива (разница равна $2,32^{\circ}\text{C}$) и обусловлено действием холодных течений Приморского и Шренка (Будаева и др., 1981; Яричин, 1982; Юрасов, Яричин, 1991). В то же время у сахалинского берега в 1994 г. развитие пелагических личинок на 15–18 дней запаздывало по сравнению с 1991 г., когда в первой декаде мая в планктоне были отмечены зоа IV.

В заливе Анива и у Южных Курильских островов выход личинок в планктон происходит на 15–20 дней позже, чем у западного побережья Сахалина. Однако в дальнейшем разрыв в развитии личинок в этих районах сокращается, что, вероятно, связано с быстрым прогревом поверхностного слоя воды. Разница в сроках развития личинок камчатского краба у юго-западного и юго-восточного побережий Сахалина составляет 30–35 дней и сохраняется вплоть до их оседания.

Таким образом, необычайно высокая температурная аномалия в течение зимы и весны 1991 г. отразилась на продолжительности эмбриогенеза, но не оказала существенного влияния на продолжительность развития личинок. На наличие отрицательной корреляции между продолжительностью инкубации икры и температурой воды указывал Наканиши (Nakanishi, 1985). Ширлей с соавторами (Shirley, Shirley, 1988) указывал, что в зависимости от температуры воды продолжительность эмбрионального развития личинок камчатского краба может варьировать от 207 дней при 12°C до 305 дней при 3°C .

У западного побережья Татарского пролива развитие пелагических личинок происходит в более поздние, чем у восточного берега сроки. В июне 1994 г. средневзвешенная величина индекса развития личинок у побережья Хабаровского края составила 2,96, у сахалинского берега – 5,0 (стадия глаукотэ) (рис. 7). Ориентировочный срок запаздывания составил 29 суток, что хоро-

Рассмотрим более подробно влияние температуры на продолжительность развития личинок камчатского краба. Несмотря на множество экспериментов (Marukawa, 1933; Shimuzu, 1939; Sato, 1958; Kurata, 1960; Nakanishi, 1985; Ефимкин, Микулич, 1987), исследователи не пытались аппроксимировать полученные результаты с помощью общепринятых уравнений, а ограничивались широкоприменяемым правилом «суммы градусодней» или «суммы эффективных температур» (рис. 8).

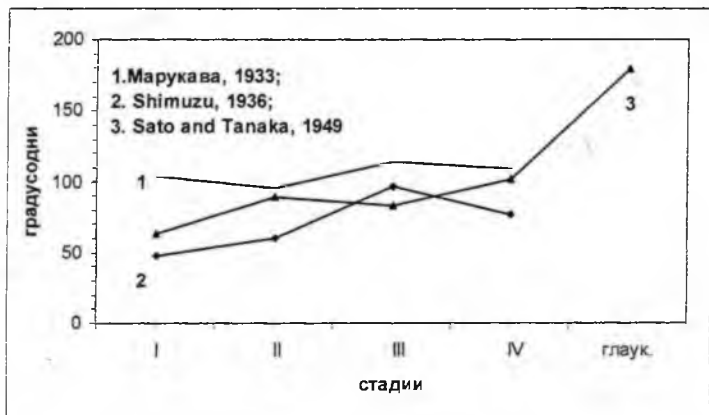


Рис. 8. Сумма эффективных температур, необходимая для развития личинок камчатского краба (по литературным данным).

Последнее предполагает существование для каждого вида определенной константы (суммы градусодней), характеризующей температурную зависимость продолжительности жизни и развития. Курата (Kurata, 1960) установил, что для развития камчатского краба от момента выхода личинок в планктон до первой взрослой формы (малька) необходимо 460 градусодней, а для развития пелагических личинок — 300 градусодней. Согласно данным Марукавы (Marukawa, 1933), сумма эффективных температур, необходимая для пелагического развития личинок камчатского краба, составляет 422 градусодня, Шимуцу (Shimuzu, 1939) — 282 градусодня, Сато и Танаки (цит. по: Sato, 1958) — 337 градусодней.

Наиболее разнообразные аквариальные опыты по влиянию температуры воды на продолжительность развития личинок, на наш взгляд, были проведены Наканиши (Nakanishi, 1985). Его опыты включали пять вариантов развития личинок при температурах (-1,8), 3, 8, 13 и 18°C и четырех повторностях. Наканиши пришел к выводу, что для развития зоэа требуется 350 градусодней.

На основании опубликованных литературных данных были рассчитаны коэффициенты для формулы Таути и степенной функции $y=ax^b$: $D=135,82e^{-0,1456t}$; $D=375,33t^{-1,080}$, где D — общая продолжительность развития личинок (суток), t — поверхностная температура воды (°C) (рис. 9). При этом коэффициент аппроксимации (R^2) для формулы Таути был равен 0,93, для степенной функции — 0,87. Это показывает, что в данном случае экспоненциальное уравнение Таути лучше описывает зависимость продолжительности развития личинок камчатского краба от температуры среды.

Наши эмпирические данные по продолжительности развития личинок у западного побережья Сахалина близки к аналогичным теоретическим значени-

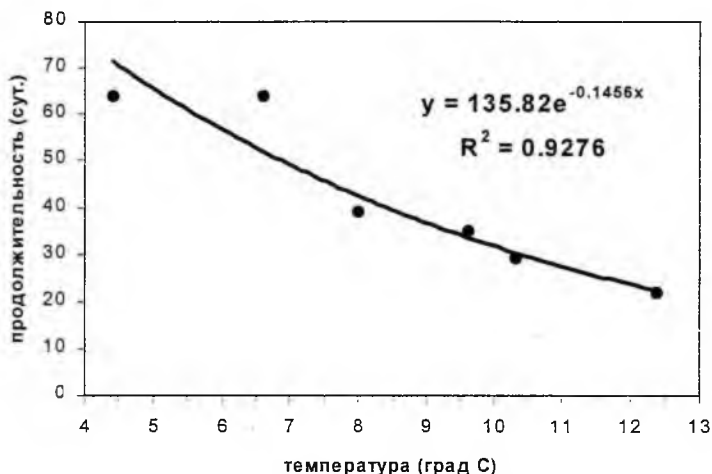


Рис. 9. Зависимость общей продолжительности развития личинок камчатского краба от температуры воды по литературным данным.

ям, рассчитанным из уравнения степенной функции и выше рассчитанных значений из экспоненциального уравнения Таути (табл. 5).

Как следует из наших данных, расчет коэффициентов подобных уравнений на основе наблюдений за продолжительностью развития личинок в каком-то одном районе невозможен, поскольку средняя температура воды за период развития личинок по отдельным годам различается незначительно. Необычайно высокая температурная аномалия в течение зимы и весны 1991 г. привела к более раннему нересту самок, и пелагический период жизни личинок сместился на 15–18 дней вперед по сравнению с 1994 г. За счет этого средние температуры воды, при которых происходило развитие личинок в 1991, 1994 и 1999 гг. различались всего на 0,2°C, что практически не отразилось на продолжительности их развития в 1991 г. Более того, аналогичные адаптации, направленные на развитие личинок при оптимальных температурах 1–6°C и выражающиеся в смещении сроков их развития за счет изменения продолжительности инкубации икры, имеют место и в других частях ареала камчатского краба. Так, у западного побережья Камчатки выход личинок в планктон происходит в конце апреля — первой половине мая на юге и в июне — на севере, оседание личинок — в июле (Макаров, 1966). В юго-восточной части Берингова моря выход личинок в планктон происходит со второй половины апреля до конца мая (Shirley et al., 1985), завершается развитие личинок — в июле (Takeuchi, 1962; Weber, 1967).

Таблица 5

Эмпирические и теоретические значения общей продолжительности развития личинок у западного побережья Сахалина

Год	Средняя поверхностная температура воды	Эмпирическое значение продолжительности развития (суток)	Теоретические значения продолжительности (суток)	
			из уравнения степенной функции	из уравнения Таути
1991	4,65	73	71,3	69,0
1994	4,58	78	72,5	69,7
1999	4,42	79	75,4	71,4

В Южно-Курильском проливе личинки камчатского краба развиваются с середины апреля до второй половины июня. Массовый выклев личинок камчатского краба в Баренцевом море наблюдается в конце марта-апреле, завершение развития приходится на середину-конец июня (Баканев, 2001).

Литературные данные показывают, что фактически ни в одном из районов, где имеются относительно многочисленные популяции камчатского краба, продолжительность пелагического развития его личинок не превышает 80 суток. В более южных районах (южная часть Японского моря, побережье Корейского полуострова) продолжительность развития личинок может, видимо, достигать меньших величин, но камчатский краб в этих районах весьма малочислен. Поэтому невозможно вывести подобные уравнения зависимости продолжительности развития личинок от температуры воды, основываясь только на данных наблюдений в естественной среде обитания, и тем более для какой-то конкретной популяции (например, камчатского краба западного побережья Сахалина), поскольку во всех вариантах мы будем иметь достаточно близкие значения функции (продолжительности развития) и аргумента (температуры воды). В этой связи привлечение экспериментальных аквариальных данных по продолжительности развития личинок в контрастных условиях обитания выглядит вполне логичным и оправданным.

С другой стороны, диапазон температур, при которых могут развиваться личинки камчатского краба, достаточно широк. Так, Наканиши (1985) удалось вырастить зою I и добиться их линьки в зою II при температуре воды ($-1,8^{\circ}\text{C}$), для чего потребовалось 40 дней, но все личинки погибли при их дальнейшей линьке в зою III.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Взаимно противоположное действие Цусимского и прибрежного Западно-Сахалинского течений приводит к аккумуляции личинок в двух основных районах: на Ильинском мелководье и в южной части шельфа, что согласуется с расположением двух центров концентрации молодежи. При этом величина переноса личинок в северном направлении в несколько раз превосходит их перенос на юг.

Фактическая продолжительность жизни пелагических личинок камчатского краба у западного Сахалина в 1991, 1994 и 1999 гг. составила 73–79 суток, что почти соответствовало ее теоретическим значениям, полученным из уравнения степенной функции, выведенного на основе аквариальных наблюдений Марукавы (Marukawa, 1933), Сато (Sato, 1958), Кураты (Kurata, 1960). В 1994 г. развитие пелагических личинок на 15–18 дней запаздывало по сравнению с 1991 г.

Изменения пространственно-функциональной структуры популяции камчатского краба, наблюдаемые в 1993–1998 гг., в частности, смещение на север ее репродуктивной зоны, на наш взгляд, увеличили возможность оседания личинок в неблагоприятных для развития молодежи районах и тем самым снизили вероятность появления урожайных поколений камчатского краба.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Автор выражает свою искреннюю благодарность сотруднице СахНИРО Л. С. Ширманкиной, выполнившей в 1999 г. три планктонные съемки у западного побережья Сахалина на борту НИС «Дмитрий Песков».

ЛИТЕРАТУРА

1. Баканев С. В. Личинки камчатского краба в прибрежных районах и крупных заливах // Камчат. краб в Баренцевом море (результаты исслед. ПИНРО в 1993—2000 гг.). — 2001. — С. 74—82.
2. Будаева В. Д., Макаров В. Г., Булгаков С. Н. Циркуляция вод в Татарском проливе и ее сезонная изменчивость // Тр. Дальневост. гидромет. НИИ (ДВНИГМИ). Вопр. океанографии. — Л. : Гидрометеиздат, 1981. — Вып. 83. — С. 35—43.
3. Галкин Ю. И. Изменения гидрологического режима, естественное воспроизводство и культивирование камчатского краба у западного побережья Камчатки // Фауна и гидробиология шельфовых вод Тихого океана. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1982. — С. 28—34.
4. Ефимкин А. Я., Микулич Л. В. Культивирование промысловых ракообразных. Камчатский краб // Культивирование тихоокеан. беспозвоноч. и водорослей. — М. : Агропромиздат, 1987. — С. 100—115.
5. Истошин Ю. В. Течения у берегов Южного Сахалина // Тр. Центр. ин-та прогнозов. — М.—Л. : Гидрометеиздат, 1952. — Вып. 044. — С. 140—165.
6. Канарская О. А., Слизкин А. Г. Сроки нереста и распределение личинок крабов в Беринговом море // Биол. ресурсы морей ДВ : Тез. докл. — Владивосток : ТИНРО, 1975. — С. 65—66.
7. Клитин А. К. Камчатский краб шельфовой зоны о. Сахалин (литературный обзор, история промысла, пространственная и функциональная структура популяций) // Вестн. Сах. музея : Ежегодник Сах. обл. краевед. музея. — Ю-Сах. — 1996. — № 3. — С. 324—342.
8. Клитин А. К. О перестройке пространственно-функциональной структуры западно-сахалинской популяции камчатского краба // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 515—522.
9. Клитин А. К. О перестройке пространственно-функциональной структуры и колебаниях численности камчатского краба у западного побережья Сахалина // Расшир. тез. докл. рег. науч. конф. «Северо-Восток России: прошлое, настоящее, будущее». Проблемы экономики и народонаселения. — Магадан. — 1998. — Т. 1. — С. 124—126.
10. Клитин А. К., Кочнев Ю. Р. О распределении личинок и молоди камчатского краба в заливе Анива (о. Сахалин) // Тез. докл. XI Всерос. конф. по промысловой океанологии (Калининград). — М. : ВНИРО, 1999. — С. 83—84.
11. Клитин А. К., Саматов А. Д. О роли распределения личинок в популяционной динамике камчатского краба Татарского пролива // Тез. докл. Междунар. науч. конф. «Рыбохоз. исслед. Мирового океана». — Владивосток : ДВГТРУ, 1999. — С. 140—141.
12. Клитин А. К. О трансформации функциональной структуры камчатского краба в районе Южных Курильских островов в связи с колебаниями его численности // Тез. докл. XI Всерос. конф. по промысловой океанологии (Калининград). — М. : ВНИРО, 1999. — С. 82—83.
13. Клитин А. К. О центрах воспроизводства камчатского краба у юго-западного Сахалина // Экол. основы рац. природопользования на Сах. и Курил. о-вах : Тез. докл. IV науч.-практ. конф. — Ю-Сах. — 1990. — С. 186—187.
14. Клитин А. К. Распределение и некоторые особенности биологии камчатского краба у юго-западного Сахалина // Промыслово-биол. исслед. мор. беспозвоноч. : Сб. науч. тр. — М. : ВНИРО, 1992. — С. 14—26.
15. Леонов А. К. Региональная океанография. — Л. : Гидрометеиздат, 1960. — Ч. 1. — 765 с.
16. Макаров Р. Р. Личинки креветок, раков-отшельников и крабов западнокамчатского шельфа и их распределение. — М. : Наука, 1966. — 164 с.
17. Макаров Р. Р. Распределение пелагических личинок камчатского краба у западного побережья Камчатки // Рыб. хоз-во. — 1964. — № 7. — С. 23—26.
18. Низяев С. А., Федосеев В. Я. Причины редукции численности поколения краба и их отражение в его репродуктивной стратегии // Рыбохоз. исслед. в Сах.-Курил. р-не и сопред. акваториях : Сб. науч. тр. — Ю-Сах. : Сах. обл. книж. изд-во, 1994. — С. 57—67.

19. Переладов М. В., Буяновский А. И., Милотин Д. М., Огурцов А. Ю., Мельников А. А. Некоторые аспекты распределения и биологии камчатского и волосатого крабов в прибрежной зоне юго-западного Сахалина // Прибреж. гидробиол. исслед. — М. : ВНИРО, 1999. — С. 75—108.
20. Пищальник В. М., Архипкин В. С. Сезонные вариации геострофической циркуляции вод в шельфовой зоне острова Сахалин // XI Всерос. конф. по промысловой океанологии : Тез. докл. (Калининград). — М. : ВНИРО, 1999. — С. 34—35.
21. Родин В. Е. Пространственная и функциональная структура популяций камчатского краба // Изв. ТИНРО. — 1985. — Т. 110. — С. 86—97.
22. Степанов В. Н. Моделирование течений Японского моря // Океанология. — 1998. — Т. 38. — № 2. — С. 166—174.
23. Федосеев В. Я., Родин В. Е. Воспроизводство и формирование популяционной структуры камчатского краба // Динамика численности промысловых животных дальневост. морей. — Владивосток. — 1986. — С. 35—46.
24. Федосеев В. Я., Слизкин А. Г., Родин В. Е. Общие закономерности воспроизводства крабов // Сырьевые ресурсы и биол. основы рац. использ. промысловых беспозвоноч. : Тез. докл. Всесоюз. совещ. — Владивосток. — 1988. — С. 27—28.
25. Юрасов Г. И., Яричин В. Г. Течения Японского моря. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1991. — 176 с.
26. Яричин В. Г. Некоторые особенности горизонтального движения вод в Японском море к северу от 40° с. ш. // Тр. Дальневост. гидромет. НИИ. Вопр. океанографии Тихого океана и дальневост. морей. — Л. : Гидрометеиздат, 1982. — Вып. 96. — С. 111—118.
27. Armstrong D., Incze L., Wencker D., Armstrong J. Distribution and abundance of decapod crustacean larvae in the southeastern Bering Sea with emphasis on commercial species // Final report to: Outer Continental Shelf Environmental Assessment Program (OCSEAP). Office of Marine Pollution Assessment. Contract No. NA81—RAC-00059. — 1983. — 388 p.
28. Ishii S. On the local variation of *Paralithodes camtschatica* Tilesius in southern Karafuto (Saghalien) // Reports of the Saghalien central experiment Station. — Ser. 3 (Fisheries). — N1 Konuma, Saghalien, Japan. — 1933. — No. 6. — 31 p.
29. Kantakov G. A., Klitin A. K., Schevchenko G. V., Shirmankina L. S. Tsushima and West-Sakhalin currents driving role on the red king crab early ontogenetic stages in the sea of Japan // Abstracts. North Pacific Marine Science Organization. PICES. Tenth annual meeting. 5—13 October 2001. Victoria. Canada. — 2001. — P. 52—53.
30. Klitin A. K., Samatov A. D., Shirmankina L. S. Distribution of red king crab *Paralithodes camtschatica* (Crustacea Decapoda Anomura Lithodidae) larvae and juveniles in Tatar Strait // *Arthropoda Selecta*. — 2002. — (In print).
31. Kurata H. Larvae of decapoda crustacea of Hokkaido 6 — Lithodidae (Anomura) // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. lab. — 1964. — No. 29. — P. 48—65.
32. Kurata H. Studies on the larvae and post-larvae of *Paralithodes camtschatica*. III. The influence of temperature and salinity on the survival and growth of larvae // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. — 1960. — Vol. 21. — P. 8—14.
33. Marukawa H. Biological and fishery research on Japanese king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // Journ. Imp. Fish. Exp. Stat. Tokyo. — 1933. — Vol. 37. — No. 4. — P. 1—152.
34. Nakanishi T. The effects of the environment on the survival rate, growth and respiration of eggs, larvae and post-larvae of king crab (*Paralithodes camtschatica*) // Proceedings of the International king crab symposium. Anchorage. Jan. 1985. — 1985. — P. 167—185.
35. Paul A. J. Larval biology of Alaskan red king crab // Proceedings of the International king crab symposium. Anchorage. — 1985. — P. 145—152.
36. Sasaki J., Mihara Y. Early larval stages of the hair crab *Erimacrus isenbeckii* (Brandt) (Brachyura: Atelecyclidae), with special reference to its hatching process // Journal of Crustacean Biology. — 1993. — No. 13. — P. 511—522.

37. Sato S. Studies on larval development and fishery biology of king crab, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. lab. Agency. — 1958. — No. 17. — 102 p.
38. Shimuzu J. Outline of the rearing experiment on king crab zoea // Hokkaido Prefectural Fisheries Experimental Station. Ten-day Report. — 1939. — No. 327. — 408 p.
39. Shirley S. M., Shirley T. C. Behavior of red king crab larvae: phototaxis, geotaxis and rheotaxis // Mar. Behav. Physiol. — 1988. — Vol. 13. — P. 368–388.
40. Takeuchi I. On the distribution of larval stage of king crab, *Paralithodes camtschatica* und some Crustacean Decapoda off the west coast of the Kamtschatka peninsula, 1957–64 // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res., Lab. — 1969. — No. 35. — P. 44–61.
41. Takeuchi I. On the distribution of zoeal larvae of king-crab, *Paralithodes camtschatica* in the southeastern Bering sea in 1960 // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res., Lab. — 1962. — No. 24. — P. 163–170.
42. Thorson G. Length of pelagic larval life in marine bottom invertebrate as related to larval transport by ocean currents // V Publ. Amer. Assoc. Advancement Sci. — 1961. — No. 67.
43. Wackernagel H. Multivariate Geostatics: an introduction with applications. Springer. Verlag Berlin Heidelberg. — 1995. — 255 p.
44. Weber D. D. Growth of the immature king crab *Paralithodes camtschatica* // Internat. North Pacific Fish. Comm., Vancouver, Canada. Bull. — 1967. — No. 21. — P. 21–53.

Клигин А. К. Распределение и продолжительность развития личинок камчатского краба у западного побережья Сахалина // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и со-

пределных акваториях : Труды Сахалинского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. — Ю-Сах. : СахНИРО, 2002. — Т. 4. — С. 212—228.

Рассмотрено распределение личинок камчатского краба у западного побережья Сахалина в ходе трех последовательных съемок в 1999 г. Взаимно противоположное действие Цусимского и Западно-Сахалинского течений приводит к аккумуляции личинок в двух основных районах: на Ильинском мелководье и в южной части шельфа, что согласуется с расположением двух центров концентрации молоди камчатского краба. Продолжительность развития личинок в этом районе в 1991—1999 гг. сопоставляется с данными аквариальных наблюдений.

Табл. — 5, ил. — 9, библи. — 44.

Klitin A. K. Distribution and development duration of king crabs larva off the western coast of Sakhalin // Water life biology, resources status and condition of inhabitation in Sakhalin-Kuril region and adjoining water areas : Transactions of the Sakhalin Research Institute of Fisheries and Oceanography. — Yuzhno-Sakhalinsk : SakhNIRO, 2002. — Vol. 4. — P. 212—228.

During the three consecutive surveys made in 1999, the distribution of king crabs larva off the western coast of Sakhalin was examined. Mutually antithetical influence of Tsusimsky and Sakhalin West currents leads to larva accumulation in two basic regions: in the Il'yinsky shallow water and in the shelf south part, it goes with location of two concentrations centers of king crabs juveniles. Development duration of king crabs larva in this region in 1991—1999 compared with data of aquatic observation.

Tabl. — 5, fig. — 9, ref. — 44.