

## ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 591.111.2:595.384.8+639.28

### ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ КОНЦЕНТРАЦИЕЙ ГЕМОЦИАНИНА В ГЕМОЛИМФЕ И НАПОЛНЕНИЕМ КОНЕЧНОСТЕЙ МЫШЕЧНОЙ ТКАНЬЮ У КАМЧАТСКОГО КРАБА В ПОСТЛИНОЧНЫЙ ПЕРИОД

© 2011 г. С.А. Монсеева<sup>1</sup>, С.И. Монсеев<sup>2</sup>

<sup>1</sup> – Институт биофизики клетки РАН, Пущино 142290

<sup>2</sup> – Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва 107140

Поступила в редакцию 19.01.2010 г.

Окончательный вариант получен 27.07.2010 г.

Для промысловых самцов камчатского краба баренцевоморской и западнокамчатской популяций показана значительная корреляционная взаимосвязь между концентрацией в гемолимфе дыхательного белка гемоцианина и уровнем наполнения конечностей мышечной тканью в течение постлиночного периода. Концентрация гемоцианина в гемолимфе камчатского краба, а также изменение соотношения между концентрацией гемоцианина и уровнем наполнения конечностей мышечной тканью могут являться показателями условий для роста и миграционной активности краба в различных районах его обитания.

*Ключевые слова:* камчатский краб, баренцевоморская популяция, западнокамчатская популяция, гемолимфа, гемоцианин, наполнение конечностей мышечной тканью, сезонные миграции, межлиночные стадии.

### ВВЕДЕНИЕ

Для обеспечения рациональной эксплуатации запасов промысловых видов крабов необходим постоянный и многоплановый мониторинг биологического состояния их популяций. Методические основы сбора и обработки данных при проведении полевых исследований разработаны еще в первой половине прошлого столетия (Виноградов, 1941, 1945; Родин и др., 1979) и с тех пор значительно не изменились. В настоящее время стандартный биологический анализ при работе с различными видами крабов включает в себя сортировку улова по видам, полу, промеры и взвешивание, определение межлиночной стадии, регистрацию повреждений и определение стадий зрелости икры у самок (Иванов, 2001; Лысенко, 2001; Михайлов и др., 2003). Анализ полученных данных позволяет оценить биологическое состояние изучаемой популяции крабов в настоящий момент времени, а также рассчитать промысловый запас этой популяции и составить прогноз по его изменению на ближайший период. Однако спрогнозировать долгосрочные изменения биологического состояния популяций крабов только методами стандартного биологического анализа затруднительно. Вопрос о причинах продолжительных негативных тенденций в некоторых популяциях крабов, приводящих к их угнетению и уменьшению промысловых запасов, чаще всего остается открытым (Слизкин, Сафронов, 2000; Левин, 2001; Лысенко, 2001; Иванов, 2004; Otto, 1986; Jamieson, 1993). Для того, чтобы не только следить за биологическим состоянием популяций промысловых крабов, но и активно способствовать сохранению и воспроизводству коммерческих запасов, необходимо более полное понимание биологии этих животных специалистами рыбного хозяйства.

Фундаментальные исследования в области биохимии, физиологии и генетики различных видов крабов и других ракообразных проводились и проводятся как в нашей стране, так и за рубежом. Однако результаты этих исследований для

практических целей рыбного хозяйства применяются недостаточно. Причиной, сдерживающей широкое применение современных биохимических, молекулярно-биологических и других методик, очевидно, является их трудоемкость и невозможность применения в полевых условиях, что снижает оперативность исследований, необходимую для промысла. Тем не менее, массовый сбор биологического материала для последующего инструментального анализа в условиях лаборатории вполне может проводиться в экспедиционных условиях, если отработаны соответствующие методики.

Наиболее доступной методикой в биохимии является изучение параметров крови животных (в нашем случае гемолимфы крабов). Нами была разработана методика отбора проб гемолимфы в полевых условиях, хранения и транспортировки для последующего исследования в лаборатории (Моисеев, Моисеева, 2006б; Моисеева, Моисеев, 2008б). Предметом наших исследований был гемоцианин – основной белок гемолимфы ракообразных, выполняющий функцию переносчика кислорода. Гемоцианин является функционально пластичным белком. Его концентрация в гемолимфе (крови) ракообразных, а также структура и способность переносить кислород изменяются в зависимости от условий существования организмов, таких как состояние кормовой базы, экологическая обстановка, стресс, вызываемый промыслом, и других факторов (Hagerman, 1983, 1986; Mason et al., 1983; Bellelli et al., 1988; Condo et al., 1991; Mangum, 1994; van Holde, Miller, 1995; Dumler, Terwilliger, 1996; Terwilliger, 1998; Engel et al., 2001; Terwilliger, Dumler, 2001; Mattiello et al., 2004). Поэтому если установить взаимосвязь между наблюдаемыми модификациями структурных и функциональных свойств молекулы гемоцианина и воздействием определенного фактора внешней среды, то данный белок может служить детектором биологического состояния популяции определенного вида ракообразных.

Объектом наших исследований стал камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815), класс Crustacea, отряд Decapoda, подотряд Anomura, семейство Lithodidae. Данный вид в настоящее время (в российских водах) обитает в двух отдаленных и изолированных друг от друга географических регионах: на Дальнем Востоке и в Баренцевом море. В нашей предыдущей работе (Моисеева, Моисеев, 2008б) была исследована взаимосвязь концентрации гемоцианина в гемолимфе камчатского краба баренцевоморской популяции с наиболее важным технологическим показателем – уровнем наполнения конечностей мышечной тканью. Показано существование значительной положительной корреляционной взаимосвязи между этими параметрами у самцов *P. camtschaticus* промыслового размера в течение межлиночного цикла. В данной работе мы продолжили наши исследования на камчатских крабах баренцевоморской популяции, а также на крабах из нативных районов обитания на Дальнем Востоке. Была предпринята попытка на основании данных по биохимии гемоцианина оценить условия для жизни и роста камчатских крабов баренцевоморской и западнокамчатской популяций, установить сходство и различия между ними.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Камчатские крабы подвергались стандартному биологическому анализу, принятому в отечественной гидробиологии (Родин и др., 1979; Иванов, 2001; Лысенко, 2001; Михайлов и др., 2003; Моисеев, 2003). Определение стадий межлиночного цикла проводили по шкале I-IV. Межлиночную стадию III

подразделяли на три подстадии: раннюю (III-0), промежуточную (III-1) и позднюю (III-2). Степень наполнения конечностей крабов мышечной тканью определялась методом пальпации и после технологической обработки по элементам среза большого членика (меруса) с использованием планшет-карт (Борисов и др., 2003).

Образцы гемолимфы отбирались у самцов камчатского краба промыслового размера, находящихся в разных стадиях межлиночного цикла, с помощью стерильного шприца из сердца (Павлов, 2003). Образцы гемолимфы собирались в пластиковые пробирки, немедленно замораживались и хранились при  $-20^{\circ}\text{C}$ . Транспортировка образцов в лабораторию производилась во льду в термобоксе, чтобы не допустить их размораживания. В лабораторных условиях пробы гемолимфы обрабатывались по методике, предложенной С.А. Моисеевой и используемой во ВНИРО (Моисеев, Моисеева, 2006б; Моисеева, Моисеев, 2008б). Перед использованием пробы медленно размораживались на льду. Кровяные сгустки, образовавшиеся при свертывании гемолимфы, гомогенизировались с помощью тканевого гомогенизатора. Затем образцы центрифугировались при  $10\,000g$  в течение 15 мин. при  $4^{\circ}\text{C}$ . В полученном супернатанте основную массу белка составлял гемоцианин. Аликвота сыворотки гемолимфы разводилась в соотношении 1:39 буфером следующего состава:  $0,05M$  трис- $\text{HCl}$ ,  $0,01M$  ЭДТА,  $\text{pH}$  8,9. При разведении происходит диссоциация нативных олигомеров гемоцианина на мономеры что устраняет эффект светорассеяния, производимого крупными олигомерами гемоцианина (deFur et al., 1990).

Концентрация гемоцианина определялась спектрофотометрически на полосе 336 нм и рассчитывалась с использованием коэффициента экстинкции для нативного полностью оксигенированного гемоцианина *P. camtschaticus* в мономерной форме (Molon et al., 2000).

Статистическая обработка материала проводилась по общепринятым методикам (Лакин, 1980). Достоверность различий устанавливали с помощью  $t$ -критерия Стьюдента. Степень сопряженности между признаками измерялась с помощью коэффициента корреляции рангов по Спирмену.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Ранее нами были изучены изменения концентрации гемоцианина в гемолимфе промысловых самцов камчатского краба баренцевоморской популяции в течение двух сезонов (Моисеев, Моисеева, 2006а, 2006б; Моисеева, Моисеев, 2008а, 2008б). В настоящей работе мы продолжили наши исследования на камчатских крабах западнокамчатской популяции на основе материалов, собранных из ловушечных уловов в открытой части Охотского моря. Кроме того в Баренцевом море в течение двух сезонов (май 2008 г. и май 2009 г.) экспериментальный материал был собран в ходе проведения подводных исследований в сублиторальной зоне Варангер-фиорда в диапазоне глубин от уреза воды до 40-55 м. Районы сбора данных по камчатскому крабу представлены на рисунках 1 и 2. Поскольку сбор экспериментального материала проходил в различные сезоны года, изучаемые популяции *P. camtschaticus* находились на различных этапах годового жизненного цикла. Сезонные отличия в биологическом состоянии популяций имели свое выражение в наблюдаемом соотношении межлиночных стадий у самцов камчатского краба для данных районов в период исследований (табл. 1).



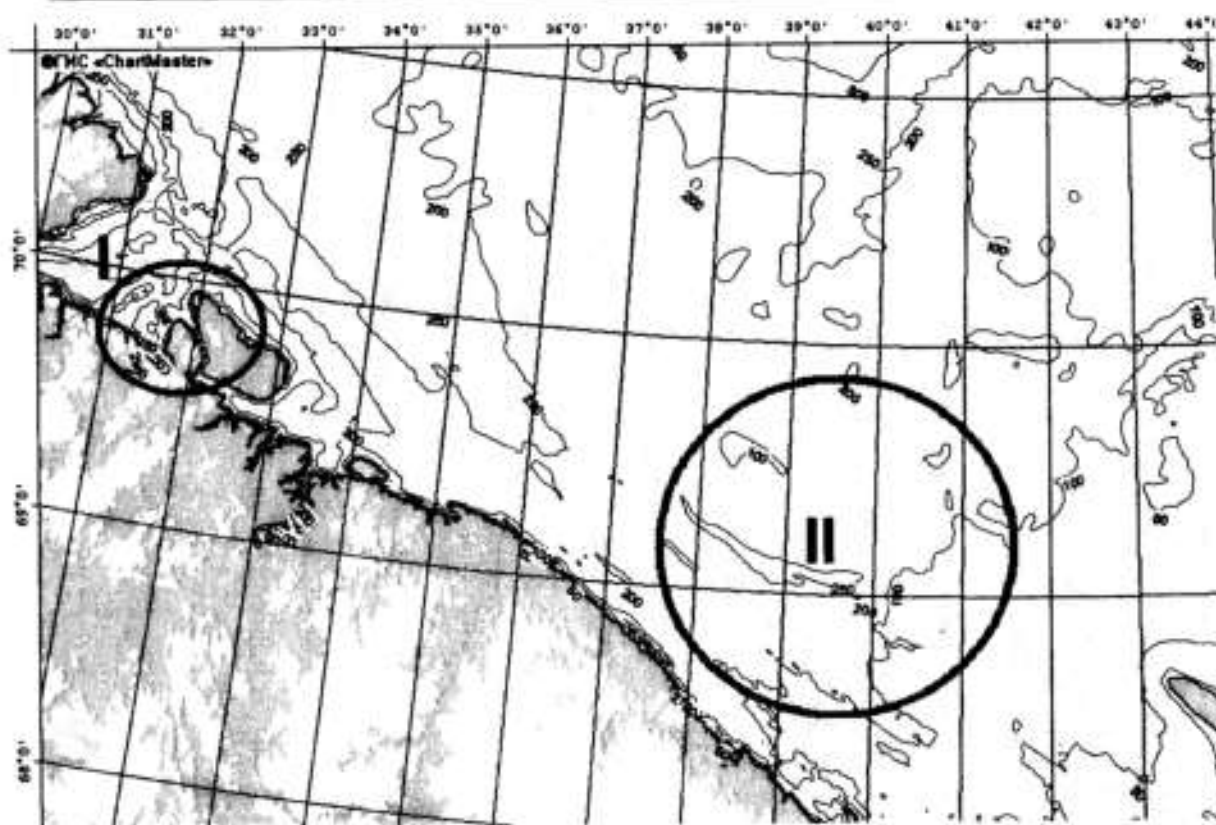


Рис. 1. Карта-схема районов сбора данных по камчатскому крабу в Баренцевом море. Обозначения: I – Варангер-фиорд; II – восточная часть Исклнчительной Экономической Зоны России.

Fig. 1. The card-scheme of areas of the data collection on the red king crab in the Barents Sea. Designations: I – Varanger-fjord; II – East part of exclusive economic zone of Russia.

Как было показано ранее, изменения концентрации гемоцианина в гемолимфе самцов камчатского краба в период между линьками носят циклический характер. Уровень гемоцианина в крови *P. camtschaticus* в предлиночный период резко снижается и остается очень низким на ранних постлиночных стадиях (Моисеев, Моисеева, 2006а, 2006б). В течение постлиночного периода концентрация гемоцианина в гемолимфе камчатского краба постепенно возрастает, достигая максимальных значений в третьей поздней (III-2) межлиночной стадии. Динамика развития мышечной ткани у *P. camtschaticus* носит аналогичный характер (Моисеева, Моисеев, 2008б).

Поскольку в постлиночный период и в период, предшествующий линьке, в организме камчатского краба протекают разнонаправленные по характеру биохимические процессы, имеет смысл рассматривать эти этапы межлиночного цикла отдельно (El Haj et al., 1984; El Haj, Houlihan, 1987; Mykles, Skinner, 1981, 1990). В данной работе мы сосредоточились на изучении изменений уровня гемоцианина в крови *P. camtschaticus* в постлиночный период, когда происходят процессы роста краба и увеличения его мышечной массы.

Для камчатского краба из глубоководных зон Варангер-фиорда и восточной части Баренцева моря изменения концентрации гемоцианина в гемолимфе и уровня наполнения конечностей мышечной тканью в течение постлиночного периода представлены в таблице 2, а для *P. camtschaticus* из открытой части Охотского моря в таблице 3. В таблице 4 приведены значения данных параметров для крабов из сублиторальной зоны Варангер-фиорда.

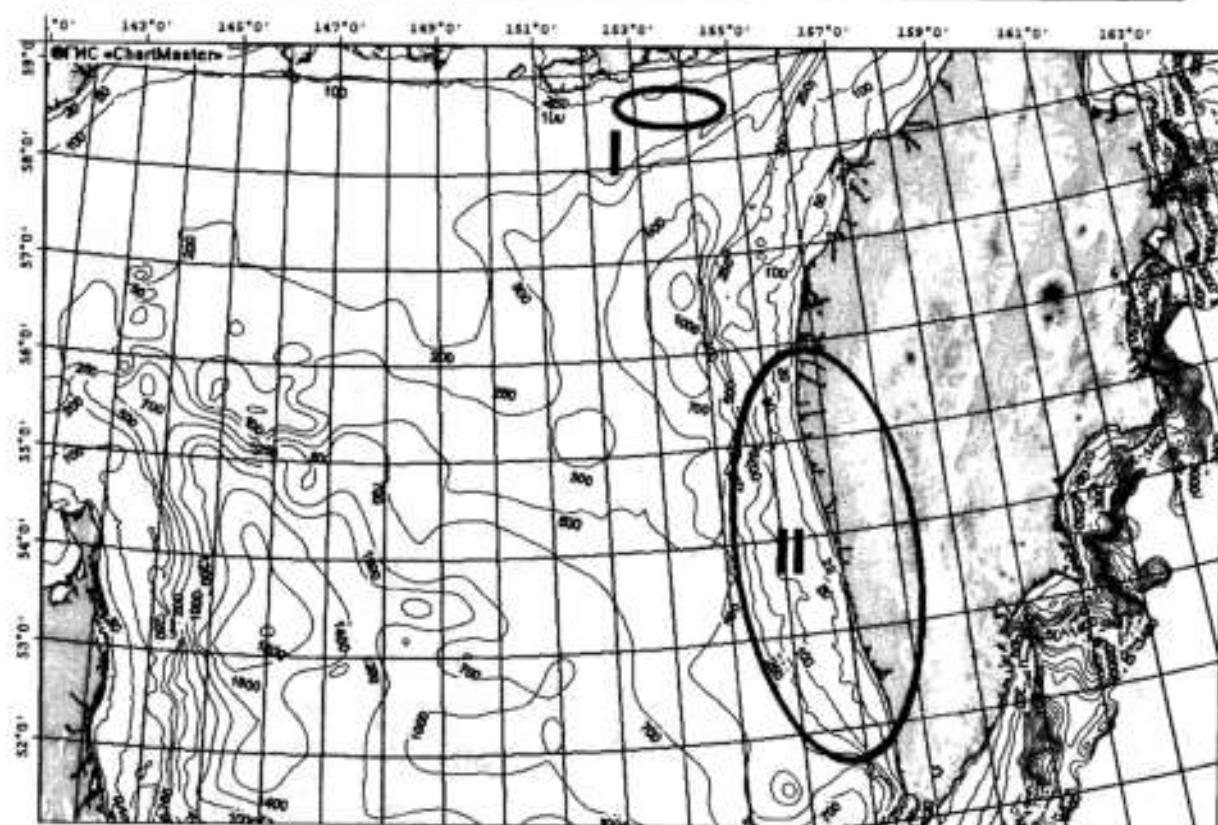


Рис. 2. Карта-схема районов сбора данных по камчатскому крабу в Охотском море. Обозначения: I – Исключительная Экономическая Зона России – траверз залива Бабушкина; II – Исключительная Экономическая Зона России – шельф Западной Камчатки.

Fig. 2. The card-scheme of areas of the data collection on the red king crab in the Okhotsk Sea. Designations: I – Exclusive economic zone of Russia – Beam of the Babushkin gulf; II – Exclusive economic zone of Russia – Shelf of the Western Kamchatka.

Таблица 1. Соотношение межлиночных стадий у самцов камчатского краба *P. camtschaticus* баренцевоморской и западнокамчатской популяций.

Table 1. Ratio of the molting stages of male red king crabs *P. camtschaticus* in the Barents Sea and on the West Kamchatka.

Межлиночные стадии	Варангер-фиорд		восточная часть Баренцева моря	сублитораль Варангер-фиорд	сублитораль Варангер-фиорд	залив Бабушкина (Магланская область)	шельф Западной Камчатки	шельф Западной Камчатки
	2004 г.		2006 г.	2008 г.	2009 г.	2006 г.	2006 г.	2008 г.
	XI	XII	II	V	V	VI-VII	XI	IX-X
II	0,6	2,6	0,9	4,1	4,9	24,0	0,1	0,2
III-0	30,8	19,8	1,0	20,4	12,7	42,5	0,3	1,4
III-1	27,6	25,3	17,3	32,1	35,1	18,2	26,2	22,1
III-2	40,3	49,0	76,5	37,2	44,4	14,1	71,6	71,7
IV	0,8	3,3	4,3	6,3	2,9	1,3	1,8	4,6

Концентрация гемоцианина в гемолимфе *P. camtschaticus* из Баренцева и Охотского морей в течение постлиночного периода постепенно возрастает, при этом на каждой последующей стадии постлиночного периода уровень гемоцианина достоверно выше, чем на предыдущей стадии. Исключением является ситуация, наблюдавшаяся в начале осени 2004 г. на акватории Варангер-фиорда. В этот период в данном районе у крабов, имеющих внешние признаки третьей промежуточной стадии (III-1), концентрация гемоцианина в гемолимфе была

сравнима с концентрацией гемоцианина у крабов в третьей ранней (III-0) стадии. Низкому уровню гемоцианина в гемолимфе *P. camtschaticus* при этом соответствовало относительно слабое наполнение конечностей крабов мышечной тканью (табл. 2).

**Таблица 2.** Уровень наполнения конечностей мышечной тканью и концентрация гемоцианина в гемолимфе у промысловых самцов камчатского краба баренцевоморской популяции в постлиночный период ( $m \pm SE$ ).

**Table 2.** Average level of limbs filling with muscular tissues and hemocyanin concentration in the hemolymph of commercial male red king crabs in the Barents Sea during postmolt period ( $m \pm SE$ ).

Район/год	Период	Межлиночная стадия							
		II		III-0		III-1		III-2	
		Наполнение %	[Hc]* мг/мл	Наполнение %	[Hc] мг/мл	Наполнение %	[Hc] мг/мл	Наполнение %	[Hc] мг/мл
Варангер-фиорд 2004 г.	X-XI	28 $\pm$ 3	2,1 $\pm$ 0,6	53 $\pm$ 2	5,1 $\pm$ 1,8	65 $\pm$ 5	4,5 $\pm$ 2,2	80 $\pm$ 2	14,7 $\pm$ 1,6
	XII			60	7,9 $\pm$ 1,8	75 $\pm$ 7	11,8 $\pm$ 2,1	83 $\pm$ 5	12,4 $\pm$ 0,7
восточная часть Баренцева моря 2006 г.	II	22 $\pm$ 1	2,3 $\pm$ 1,0	49 $\pm$ 1	4,7 $\pm$ 1,7	73 $\pm$ 2	10,8 $\pm$ 0,7	83 $\pm$ 1	13,1 $\pm$ 0,6

**Примечание:** [Hc] – концентрация гемоцианина.

**Note:** [Hc] – hemocyanin concentration.

**Таблица 3.** Уровень наполнения конечностей мышечной тканью и концентрация гемоцианина в гемолимфе у промысловых самцов камчатского краба из Охотского моря в постлиночный период ( $m \pm SE$ ).

**Table 3.** Average level of limbs filling with muscular tissues and hemocyanin concentration in the hemolymph of commercial male red king crabs in the Okhotsk Sea during postmolt period ( $m \pm SE$ ).

Район/год	Период	Межлиночная стадия							
		II		III-0		III-1		III-2	
		Наполнение %	[Hc] мг/мл	Наполнение %	[Hc] мг/мл	Наполнение %	[Hc] мг/мл	Наполнение %	[Hc] мг/мл
зал. Бабушкина (Магаданская область) 2006 г.	VI-VII	33 $\pm$ 4	2,0 $\pm$ 1,0	59 $\pm$ 4	6,5 $\pm$ 0,7	78 $\pm$ 4	8,6 $\pm$ 1,3	91 $\pm$ 3	15 $\pm$ 2,7
шельф Западной Камчатки 2006 г.	XI	25 $\pm$ 5	1,3 $\pm$ 0,4			80 $\pm$ 2	10,9 $\pm$ 1,0	95 $\pm$ 1	13,2 $\pm$ 2,5
шельф Западной Камчатки 2008 г.	IX-X					86 $\pm$ 3	11,9 $\pm$ 0,7	96 $\pm$ 3	13,5 $\pm$ 0,7

Показатели наполнения конечностей и концентрации гемоцианина в гемолимфе для крабов *P. camtschaticus* из сублиторальной зоны Варангер-фиорда в период весеннего нагула существенно отличались от аналогичных данных для крабов из глубоководных зон Баренцева и Охотского морей. У крабов из сублиторали Варангер-фиорда в мае 2008-2009 гг. в ранних постлиночных стадиях средний уровень наполнения конечностей был существенно выше, а средняя концентрация гемоцианина в гемолимфе напротив значительно ниже, чем у крабов из глубоководных зон Баренцева и Охотского морей в различные сезоны (табл. 2, 3 и 4).

**Таблица 4.** Уровень наполнения конечностей мышечной тканью и концентрация гемоцианина в гемолимфе у промысловых самцов камчатского краба из сублиторальной зоны Варангер-фиорда в постлиночный период ( $m \pm SE$ ).

**Table 4.** Average level of limbs filling with muscular tissues and hemocyanin concentration in the hemolymph of commercial male red king crabs from the sublittoral zone of Varanger-fiord during postmolt period ( $m \pm SE$ ).

Район/год	Период	Межлиночная стадия							
		II		III-0		III-1		III-2	
		Наполнение %	[Hc] мг/мл	Наполнение %	[Hc] мг/мл	Наполнение %	[Hc] мг/мл	Наполнение %	[Hc] мг/мл
Варангер-фиорд 2008 г.	V	20 $\pm$ 5	0,2 $\pm$ 0,1	74 $\pm$ 5	2,9 $\pm$ 1,5	89 $\pm$ 2	4,2 $\pm$ 0,6	95 $\pm$ 3	10,7 $\pm$ 2,4
Варангер-фиорд 2009 г.	V	53 $\pm$ 9	2,2 $\pm$ 1,7	63 $\pm$ 4	2,3 $\pm$ 3,1	85 $\pm$ 3	5,2 $\pm$ 1,0	96 $\pm$ 2	11,6 $\pm$ 1,9

Ранее для данных, собранных в октябре-декабре 2004 г. в районе Варангер-фиорда и в феврале 2006 г. в восточной части Баренцева моря, нами была продемонстрирована значительная положительная корреляционная взаимосвязь между концентрацией гемоцианина в гемолимфе и наполнением конечностей мышечной тканью у промысловых самцов *P. camtschaticus* (Моисеева, Моисеев, 2008б). Степень сопряженности между этими двумя параметрами измерялась с помощью коэффициента корреляции рангов по Спирмену ( $r_s$ ).

Для промысловых самцов камчатского краба из нативных районов обитания на Дальнем Востоке и из сублиторальной зоны Варангер-фиорда (май 2008 и 2009 гг.) на большом фактическом материале также была показана значительная статистически достоверная корреляция между концентрацией гемоцианина в гемолимфе и уровнем наполнения конечностей мышечной тканью в течение постлиночного периода. Эмпирический коэффициент  $r_s$  для различных районов и сезонов составил от 0,53 до 0,74 (табл. 5).

**Таблица 5.** Показатели корреляционной связи между концентрацией гемоцианина в гемолимфе и уровнем наполнения конечностей мышечной тканью у промысловых самцов камчатского краба в постлиночный период.

**Table 5.** Parameters of correlation between hemocyanin concentration in the hemolymph and the level of limbs filling with muscular tissues of commercial male red king crabs during postmolt period.

Район/год	Период	Ранговый коэффициент корреляции	Уровень значимости
Варангер-фиорд 2004 г.	X-XII	0,74	$P < 0,001$
Восточная часть Баренцева моря 2006 г.	II	0,57	$P < 0,001$
зал. Бабушкина (Магаданская область) 2006 г.	VI-VII	0,57	$P < 0,01$
шельф Западной Камчатки 2006 г.	XI	0,53	$P = 0,01$
Варангер-фиорд 2008 г.	V	0,6	$P < 0,01$
Варангер-фиорд 2009 г.	V	0,69	$P < 0,001$



## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Взаимосвязь между концентрацией гемоцианина в гемолимфе и наполнением конечностей мышечной тканью у *P. camtschaticus* в течение постлиночного периода оценивалась нами с помощью непараметрического показателя корреляции – рангового коэффициента корреляции Спирмена. Использование рангового коэффициента в данном случае обусловлено тем, что один из варьирующих признаков, степень наполнения конечностей мышечной тканью, не поддается точному количественному измерению и выражается в процентах от максимального 100% уровня. Значения рангового коэффициента корреляции ( $r_s$ ), рассчитанного для всех изученных выборок, лежат в диапазоне от 0,53 до 0,74 (табл. 5), что указывает на значительную корреляционную зависимость между изучаемыми параметрами (Лакин, 1980).

Наблюдаемая зависимость между концентрацией гемоцианина в гемолимфе и наполнением конечностей мышечной тканью у камчатских крабов в течение постлиночного периода, очевидно, обусловлена функциональной связью между этим дыхательным белком и мышцами. Мышечная ткань составляет большую часть от общей массы камчатского краба – от 28 до 48% (Лебская, 2003). Следовательно, мышцы должны потреблять значительную часть кислорода, переносимого гемоцианином. Однако концентрация гемоцианина в гемолимфе ракообразных лимитируется не только респираторными факторами, но и эффектами данного белка на коллоидное осмотическое давление и вязкость циркулирующей жидкости (Mangum, Johansen, 1975; Mangum, 1986; Truchot, 1992). Таким образом, имеющаяся концентрация гемоцианина в гемолимфе ракообразных является балансом между функциональными потребностями организма и физико-химическими свойствами гемолимфы. Этот баланс может сдвигаться в ту или иную сторону под воздействием различных факторов внешней среды, поэтому концентрация гемоцианина в крови ракообразных величина переменная (Mykles, 1980; Hagerman, 1983, 1986; Mason et al., 1983; deFur et al., 1985, 1990; Mangum, 1994; Dumler, Terwilliger, 1996; Engel et al., 2001; Terwilliger, Dumler, 2001).

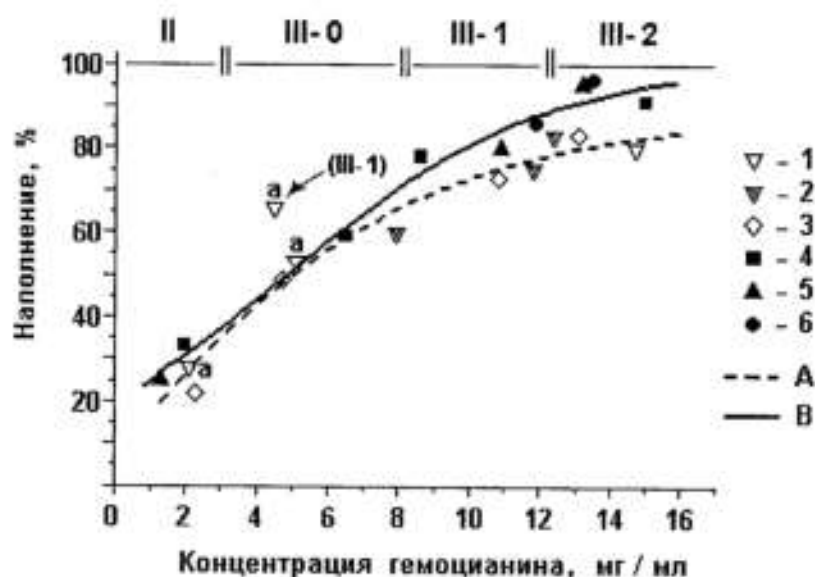
По нашим наблюдениям, у отдельных особей камчатского краба, находящихся в одной межлиночной стадии и имеющих одинаковое наполнение конечностей мышечной тканью, уровень гемоцианина в гемолимфе может значительно варьировать. Однако, при достаточном объеме экспериментальных данных, средние значения концентрации гемоцианина у *P. camtschaticus* в отдельных стадиях постлиночного цикла для крабов из глубоководных зон Баренцева и Охотского морей сравнимы между собой (табл. 2, 3).

Как видно из таблиц 2 и 3, в течение постлиночного периода увеличению уровня наполнения конечностей мышечной тканью у камчатского краба соответствует повышение концентрации гемоцианина в гемолимфе. Развитие мышечной ткани у краба в постлиночный период протекает с различной скоростью в зависимости от условий внешней среды (Слизкин, Сафронов, 2000). Поэтому для сравнения различных выборок крабов *P. camtschaticus* резонно рассматривать не только абсолютные значения параметров наполнения и концентрации гемоцианина, но и соотношение этих параметров между собой.

Для выяснения характера зависимости между средней концентрацией гемоцианина в отдельных стадиях постлиночного цикла у *P. camtschaticus* и соответствующим уровнем наполнения мышечной тканью был проведен



графический анализ полученных данных. Будучи нанесены на график экспериментальные данные для *P. camtschaticus*, полученные по материалам ловушечных уловов в глубоководных зонах Баренцева и Охотского морей, располагаются в виде сигмоидных кривых (рис. 3). Сигмоидной кривой описываются процессы роста организма, совершающиеся при известных ограничивающих условиях (Лакин, 1980). В нашем случае таким ограничивающим условием является максимальный уровень наполнения конечностей мышечной тканью, который не может превышать 100%.



**Рис. 3.** Зависимость между концентрацией гемоцианина в гемолимфе и уровнем наполнения конечностей мышечной тканью у промысловых самцов камчатского краба баренцевоморской и западнокамчатской популяций в постлиночный период.

Обозначения: 1 – Варангер-фиорд (X-XI.2004 г.). 2 – Варангер-фиорд (XII.2004 г.). 3 – восточная часть Баренцева моря (II.2006 г.). 4 – зал. Бабушкина (Магаданская область) (VI-VII.2006 г.). 5 – шельф Западной Камчатки (XI.2006 г.). 6 – шельф Западной Камчатки (IX-X.2008 г.).

A – линия регрессии для данных по баренцевоморской популяции камчатского краба.

B – линия регрессии для данных по западнокамчатской популяции камчатского краба.

a – измененная структура гемоцианина.

**Fig. 3.** Relationship between hemocyanin concentration in the hemolymph and the level of limbs filling with muscular tissues of commercial male red king crabs in the Barents Sea and the Okhotsk Sea during postmolt period.

Designations: 1 – Varanger-fjord (X-XI.2004). 2 – Varanger-fjord (XII.2004). 3 – East part of Barents Sea (II.2006). 4 – Exclusive economic zone of Russia – Beam of the Babushkin gulf (VI-VII.2006). 5 – Exclusive economic zone of Russia – Shelf of the Western Kamchatka (XI.2006). 6 – Exclusive economic zone of Russia – Shelf of the Western Kamchatka (IX-X.2008).

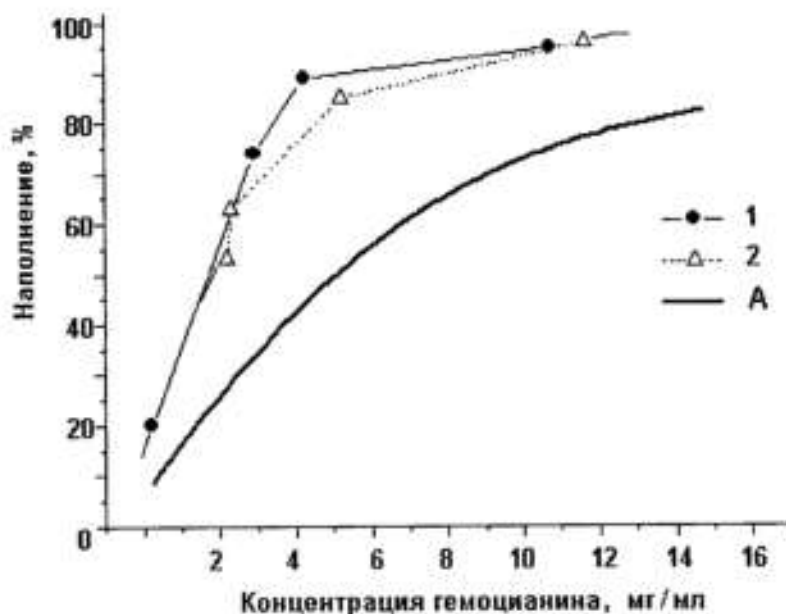
A – line of regression for the data corresponded to the red king crab in the Barents Sea.

B – line of regression for the data corresponded to the red king crab in the Okhotsk Sea.

a – modified structure of hemocyanin.

На рисунке 3 соответствие данных определенным постлиночным стадиям указано в верхней части графика. Как видно из этого рисунка, при сравнимых уровнях гемоцианина в отдельных постлиночных стадиях степень наполнения конечностей мышечной тканью у *P. camtschaticus* западнокамчатской популяции в поздних постлиночных стадиях на 10-15% выше, чем у крабов баренцевоморской популяции. Несмотря на указанное выше отличие, можно сказать, что для крабов

баренцевоморской и западнокамчатской популяций наблюдаемые зависимости между этими двумя параметрами близки между собой.



**Рис. 4.** Эмпирические кривые зависимости между концентрацией гемоцианина в гемолимфе и уровнем наполнения конечностей мышечной тканью у промысловых самцов камчатского краба из сублиторальной зоны Варангер-фиорда в постлиночный период.

Обозначения: 1 – Варангер-фиорд (V.2008 г.), 2 – Варангер-фиорд (V.2009 г.), А – линия регрессии для данных 2004 и 2006 гг. по камчатскому крабу из глубоководной зоны Баренцева моря.

**Fig. 4.** Empirical curves of relationship between hemocyanin concentration in the hemolymph and the level of limbs filling with muscular tissues of commercial male red king crabs from the sublittoral zone of Varanger-fjord during postmolt period.

Designations: 1 – Varanger-fjord (V.2008), 2 – Varanger-fjord (V.2009), A – line of regression for the data 2004 and 2006 corresponded to the red king crab from deep-water zone of the Barents Sea.

В некоторых случаях равновесные соотношения между наполнением конечностей мышечной тканью и концентрацией дыхательного белка в гемолимфе у *P. camtschaticus* могут устанавливаться на другом уровне. Так в мае 2008-2009 гг. сбор данных был проведен в районе Варангер-фиорда в сублиторальной зоне (от уреза воды до глубины 40-55 м) в период нагула камчатского краба. У нагуливающих крабов наблюдались высокие темпы прироста мышечной массы, вследствие чего наполнение у них в ранних постлиночных стадиях было заметно выше, чем у крабов из глубоководной зоны Баренцева и Охотского морей, однако концентрация гемоцианина, напротив, была заметно ниже (табл. 2, 3 и 4). На рисунке 4 показаны эмпирические кривые зависимости между средней концентрацией гемоцианина в гемолимфе крабов из сублиторальной зоны Варангер-фиорда и средним уровнем их наполнения весной 2008-2009 гг. Для сравнения на этом рисунке приведена кривая регрессии, описывающая аналогичную зависимость для крабов из глубоководной зоны Баренцева моря (осень и зима 2004 и 2006 гг.). Как видно из рисунка 4, в мае 2008-2009 гг. в сублиторальной зоне Варангер-фиорда камчатский краб достигал практически максимального наполнения конечностей при сравнительно низком содержании гемоцианина в гемолимфе. Причиной этого, возможно, является отсутствие активных миграций крабов в период весеннего нагула в сублиторальной зоне.

Согласно современным представлениям, у крабов, находящихся в состоянии покоя, потребности организма в кислороде в значительной степени удовлетворяются за счет кислорода, свободно растворенного в гемолимфе. Вклад гемоцианина в процесс транспорта кислорода увеличивается при повышении двигательной активности животных (Mangum et al., 1985; Truchot, 1992). По-видимому, при нагуле в сублиторальной зоне в гемолимфе *P. camtschaticus* поддерживается уровень гемоцианина, достаточный для обеспечения метаболических процессов и рутинной активности. Дополнительная порция гемоцианина, необходимая для обеспечения адекватного снабжения мышц кислородом при продолжительных сезонных миграциях краба, синтезируется позже по достижении достаточного наполнения конечностей в конце периода нагула. Так, весной у крабов из сублиторальной зоны Варангер-фиорда в стадии III-1 (третьей промежуточной) наполнение краба достигает высоких значений – 85-90%, а концентрация гемоцианина в гемолимфе остается низкой – 4-5 мг/мл. В стадии III-2 (третьей поздней) наполнение подрастает до 95%, зато концентрация гемоцианина увеличивается значительно (в 2-3 раза) – до 10-12 мг/мл, приближаясь к средним значениям данного параметра для крабов в стадии III-2 из других районов (табл. 4). Такая стратегия, по-видимому, помогает камчатскому крабу обеспечить высокие темпы прироста мышечной ткани во время нагула, рационально распределяя ресурсы организма.

С этой же точки зрения можно объяснить ситуацию, наблюдающуюся на акватории Варангер-фиорда в осенне-зимний период. Начало осени является периодом массовых миграций камчатского краба с прибрежных мелководий на глубину. Несомненно, для активных передвижений крабу необходимо иметь хорошее мышечное наполнение и соответствующий высокий уровень гемоцианина в крови для адекватного снабжения мышц кислородом. Как видно из таблицы 1, в начале осени соотношения межлиночных стадий у *P. camtschaticus* в районе интродукции в Баренцевом море и в нативных районах обитания на Дальнем Востоке существенно отличались. У крабов из нативных районов обитания в сентябре-октябре большая часть самцов (>90%) была в III-1 и III-2 стадиях. Эти крабы имели хороший уровень наполнения конечностей мышечной тканью (80-96%) и соответственно высокую концентрацию гемоцианина в гемолимфе (табл. 3). То есть можно заключить, что в начале осени *P. camtschaticus* в нативных районах обитания на Дальнем Востоке был готов к продолжительным сезонным миграциям.

Напротив, в октябре 2004 г. на акватории Варангер-фиорда только около 40% промысловых самцов, находившихся в стадии III-2 (табл. 1), имели хороший уровень наполнения – 80% (табл. 2). Наполнение конечностей у крабов в стадиях III-0 и III-1 в начале осени в Варангер-фиорде было относительно низким 53 и 65% соответственно (табл. 2). Несмотря на это, к середине октября-началу ноября изучаемая группировка камчатского краба уже закончила осеннюю миграцию с прибрежных мелководий в глубоководную часть Варангер-фиорда. Следует отметить, что и в других частях Баренцева моря в начале осени значительная часть камчатского краба находится в ранних постлиночных стадиях и имеет плохое наполнение (Пинчуков, Беренбойм, 2003; Воробьева, 2003). Тем не менее, и такие плохо упитанные крабы в начале осени мигрируют из прибрежной зоны Баренцева моря на глубину.

Для камчатских крабов в Баренцевом море, так же как и для крабов из нативных районов обитания, сигналом к началу сезонных миграций является



совокупность различных стимулов, таких как уменьшение длины светового дня, понижение температуры и другие абиотические и биотические факторы. По нашему мнению, доминирующим сигналом к началу осенних миграций крабов в августе-сентябре является скорость уменьшения продолжительности светового дня, которая в районах заполярья в местах интродукции *P. camtschaticus* намного выше, чем в нативных районах его обитания. Вследствие этого значительная часть крабов из прибрежной зоны Баренцева моря мигрирует в начале осени на глубину, имея недостаточный уровень наполнения конечностей мышечной тканью и низкую концентрацию гемоцианина в гемолимфе. Однако по окончании «преждевременной» миграции в глубоководную зону Баренцева моря уже с середины ноября-начала декабря начинается обратное движение промысловых скоплений камчатского краба к берегу. Такая ситуация наблюдается в течение ряда лет со времени начала интенсивного мониторинга баренцевоморской популяции в 2001 г. (Матюшкин, 2001, 2003; Моисеев, 2003; Моисеев и др., 2005; Моисеев и др., 2011 в печати).

Интересно проследить, как изменяется концентрация гемоцианина и уровень наполнения у крабов *P. camtschaticus* баренцевоморской популяции во время осенних миграций на примере Варангер-фиорда, где характер миграционных процессов у камчатского краба хорошо изучен (Матюшкин, 2001, 2003; Моисеев и др., 2005; Тальберг, 2005; Pereladov et al., 2009). Так, в октябре и в начале ноября 2004 г. на акватории Варангер-фиорда основная часть промысловых скоплений краба находилась на глубинах от 175-200 до 275-290 м. При этом средний уровень гемоцианина в гемолимфе промысловых особей, находящихся в стадии III-1 (на рисунке 3 указано стрелкой), практически не отличался от уровня гемоцианина у крабов в стадии III-0, хотя разница в степени наполнения конечностей у них составляла более 10% (табл. 2, рис. 3).

Для поддержания процесса биосинтеза белка, как известно, требуется большое количество энергии (Ленинджер, 1985). Возможно, что в начале осени камчатский краб Варангер-фиорда, готовясь к «преждевременным» осенним миграциям, использует ту же стратегию, что и в период весеннего нагула в сублиторальной зоне. Прирост мышечной массы у него происходит активнее, чем увеличение концентрации гемоцианина, что позволяет камчатскому крабу эффективно перераспределять ресурсы организма, необходимые для синтеза белка. Однако, в отличие от периода нагула, во время сезонных миграций необходимо, чтобы уровень гемоцианина в гемолимфе камчатского краба был достаточным для активного снабжения мышц кислородом. Следует отметить тот факт, что в начале осени у крабов в стадиях II, III-0 и III-1 в районе Варангер-фиорда наблюдалась измененная структура молекулы гемоцианина (соответствующие данные на рисунке 3 обозначены буквой «а»), которая отличалась от структуры данного белка, описанной в литературе (Molon et al., 2000) и наблюдаемой нами у камчатского краба из других районов (Моисеев, Моисеева, 2006б; Моисеев и др., 2011 в печати). Модификации структур различных гемоцианинов, в том числе и гемоцианина камчатского краба приводят к изменению функциональных свойств этих белков, таких как сродство к кислороду и конформационная стабильность (Bellelli et al., 1988; deFur et al., 1990; Condo et al., 1991; Molon et al., 2000). Поэтому возможно, что и форма гемоцианина с измененной структурой, отмеченная нами у *P. camtschaticus* в ранних постлиночных стадиях в районе Варангер-фиорда в начале осени, имеет другое сродство к кислороду. В этом случае для снабжения мышц

кислородом вероятно достаточно более низких концентраций гемоцианина в гемолимфе, чем обычно наблюдаемые концентрации данного белка у *P. camtschaticus* в осенне-зимний период. Эти вопросы требуют дополнительных исследований.

В декабре 2004 г. в Варангер-фиорде значительная часть промысловых скоплений камчатского краба смещалась в сторону прибрежных мелководий на глубины от 150-125 до 60-50 м. При этом наполнение у промысловых крабов в стадиях III-0 и III-1 увеличивалось на 7-10%. Концентрация гемоцианина возрастала более значительно: в стадии III-1 почти в 3 раза с 4,5 до 11,8 мг/мл. Структура молекулы гемоцианина в декабре у крабов из Варангер-фиорда не отличалась от обычно наблюдаемой структуры этого белка для *P. camtschaticus* из других районов (Моисеев, Моисеева, 2006б).

Таким образом, хотя между уровнем наполнения конечностей камчатского краба мышечной тканью и концентрацией гемоцианина в его гемолимфе согласно нашим данным, всегда наблюдалась положительная корреляционная взаимосвязь, соотношение между этими двумя параметрами варьировало, что, по-видимому, было обусловлено потребностью организма животных в кислороде. Известно, что биосинтез гемоцианина у ракообразных стимулируется понижением содержания кислорода во внешней среде (Hagerman, 1986; deFur et al., 1990; Mangum, 1994). Повышенное потребление кислорода хорошо развитой мышечной тканью при активных движениях животных вызывает состояние так называемой физиологической гипоксии (Terwilliger, 1998). Возможно, что механизм активации синтеза гемоцианина в обоих случаях одинаков.

В заключение следует отметить, что даже такой простой биохимический показатель гемолимфы камчатского краба как концентрация дыхательного белка гемоцианина может быть весьма информативен. Уровень гемоцианина в гемолимфе позволяет объективно судить о наполнении конечностей краба мышечной тканью, поскольку между этими параметрами существует значительная корреляция. Однако при этом следует учитывать особенности существования изучаемой популяции краба в период исследований. По нашему мнению, изменение соотношения между концентрацией гемоцианина в гемолимфе и уровнем наполнения конечностей мышечной тканью может свидетельствовать о характере миграционных процессов у *P. camtschaticus* в различных районах их обитания.

Для того, чтобы с большей степенью уверенности судить о вопросах, затронутых в данной работе, необходимо дальнейшее изучение взаимосвязи между особенностями существования крабов *P. camtschaticus* и изменениями биохимических показателей их гемолимфы. Для этого необходим комплексный мониторинг популяций камчатского краба из различных районов обитания – на Дальнем Востоке и в районе интродукции в Баренцевом море, сравнение их между собой, установления сходства или различия между ними по изучаемым параметрам гемолимфы.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для промысловых самцов крабов *P. camtschaticus* баренцевоморской и западнокамчатской популяций показана значительная положительная корреляционная взаимосвязь между концентрацией в крови дыхательного белка гемоцианина и уровнем наполнения конечностей мышечной тканью.

По материалам ловушечных съемок в Баренцевом и Охотском морях было показано, что зависимость между концентрацией гемоцианина и уровнем

наполнения конечностей мышечной тканью имеет одинаковый характер для камчатских крабов баренцевоморской и западнокамчатской популяций.

У крабов *P. camtschaticus* из сублиторальной зоны Варангер-фиорда в период весеннего нагула в мае высоким темпам прироста мышечной массы в ранних постлиночных стадиях соответствует относительно небольшое увеличение концентрации гемоцианина в гемолимфе. Наблюдаемое соотношение между концентрацией дыхательного белка в гемолимфе и уровнем развития мышц, возможно, обусловлено низкой миграционной активностью у камчатского краба в период нагула в сублиторальной зоне.

В районе Варангер-фиорда в начале сезона осенних миграций у крабов *P. camtschaticus* в ранних постлиночных стадиях наблюдаются вариации молекулярной структуры гемоцианина. Эти данные указывают на специфику условий существования камчатского краба в районе Варангер-фиорда в осенний период.

Концентрация гемоцианина в гемолимфе камчатского краба, а также изменение соотношения между концентрацией гемоцианина и уровнем наполнения конечностей мышечной тканью могут являться показателями условий для роста и миграционной активности камчатского краба в данном районе обитания.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисов В.В., Степаненко В.В., Толкачева В.Ф. Технология обработки камчатского краба Баренцева моря. В кн.: Камчатский краб в Баренцевом море. Изд. 2-е, перераб. и доп. Мурманск: ПИНРО, 2003. С. 299-311.
- Воробьева Н.К. Камчатский краб – объект аквакультуры. В кн.: Камчатский краб в Баренцевом море. Изд. 2-е, перераб. и доп. Мурманск: ПИНРО, 2003. С. 325-333.
- Виноградов Л.Г. Камчатский краб. Владивосток: ТИНРО, 1941. 94 с.
- Виноградов Л.Г. Годичный цикл жизни и миграции краба в северной части западнокамчатского шельфа. Сб. Материалы по биологии, промыслу и обработке камчатского краба. Изв. ТИНРО. Владивосток, 1945. Т. 19. С. 3-54.
- Иванов Б.Г. Потери ног у крабов (Crustacea, Decapoda: Brachyura Majidae, Anomura Lithodidae) в западной части Берингова моря. Сб. Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. М.: ВНИРО, 2001. С. 180-205.
- Иванов Б.Г. Некоторые проблемы промысла крабов России // Рыбное хозяйство. 2004. №4. С. 28-33.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 293 с.
- Лебская Т.К. Химический состав и биохимические свойства камчатского краба в Баренцевом море. В кн.: Камчатский краб в Баренцевом море. Изд. 2-е, перераб. и доп. Мурманск: ПИНРО, 2003. С. 292-298.
- Левин В.С. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*. Биология, промысел, воспроизводство. С-Пб.: Ижица, 2001. 196 с.
- Ленинджер А. Основы биохимии. М.: Мир, 1985. Т. 3. 320 с.
- Лысенко В.Н. Особенности линьки камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на западнокамчатском шельфе. Сб. Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. М.: ВНИРО, 2001. С. 111-119.
- Матюшкин В.Б. Сезонные миграции. В кн.: Камчатский краб в Баренцевом море (результаты исследований ПИНРО в 1993-2000 гг.). Мурманск: ПИНРО, 2001. С. 45-53.
- Матюшкин В.Б. Сезонные миграции камчатского краба в Баренцевом море. В кн.: Камчатский краб в Баренцевом море. Изд. 2-е, перераб. и доп. Мурманск: ПИНРО, 2003. С. 70-78.



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. 284 с.

Моисеев С.И. Промыслово-биологические исследования камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в январе-марте 2002 г. в прибрежной зоне Варангер-фиорда (Баренцево море). Сб. трудов ВНИРО. М.: ВНИРО, 2003. Т. 142. С. 151-177.

Моисеев С.И., Вагин А.В., Полонский В.Е. Характеристика осенних скоплений камчатского краба в Варангер-фиорде и тактика его промысла на ограниченном полигоне. Сб. трудов ВНИРО. М.: ВНИРО, 2005. Т. 144. С. 194-211.

Моисеев С.И., Горянина С.В., Моисеева С.А. Сравнительные исследования концентрации и структуры гемоцианина в гемолимфе камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) из Баренцева и Охотского морей // Изв. ТИНРО. 2011. (в печати).

Моисеев С.И., Моисеева С.А. Изменения уровня гемоцианина в гемолимфе камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* баренцевоморской популяции в течение линочного цикла // IX Съезд Гидробиологического общества РАН. Тез. докладов. Тольятти, 18-22 сентября 2006 г. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006а. Т. II. С. 43.

Моисеев С.И., Моисеева С.А. Изучение структурных особенностей гемоцианина из гемолимфы камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* баренцевоморской популяции в течение линочного цикла // VII Всероссийская конференция по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова). Тез. докладов. Мурманск, 9-13 октября 2006 г. М.: ВНИРО, 2006б. С. 105-108.

Моисеева С.А., Моисеев С.И. Сезонная вариабельность концентрации и структуры гемоцианина в гемолимфе камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) баренцевоморской популяции. Сб. Современное состояние водных биоресурсов: материалы научной конференции, посвященной 70-летию С.М. Коновалова. Владивосток: ТИНРО-центр, 2008а. С. 908-913.

Моисеева С.А., Моисеев С.И. Зависимость между наполнением конечностей мышечной тканью и концентрацией гемоцианина в гемолимфе у камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) баренцевоморской популяции // Вопросы рыболовства. 2008б. Т. 9. №1(33). С. 200-217.

Павлов В.Я. Жизнеописание краба камчатского *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1885). М.: ВНИРО, 2003. 110 с.

Пинчуков М.А., Беренбойм Б.И. Линька и рост камчатского краба в Баренцевом море. В кн.: Камчатский краб в Баренцевом море. Изд. 2-е, перераб. и доп. Мурманск: ПИНРО, 2003. С. 100-106.

Родин В.Е., Слизкин А.Г., Мясоедов В.И. и др. Руководство по изучению десятиногих ракообразных Десарода дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО, 1979. 60 с.

Слизкин А.Г., Сафронов С.Г. Промысловые крабы прикамчатских вод. Петропавловск-Камчатский: Северная Пацифика, 2000. 180 с.

Тальберг Н.Б. Сравнительная характеристика особенностей миграций камчатского краба на прибрежных акваториях Баренцева и Охотского морей // Сб. трудов ВНИРО. М.: ВНИРО, 2005. Т. 144. С. 91-101.

Bellelli A., Giardina B., Corda M., Pellegrini M.G., Cau A., Condo S.G., Brunori M. Sexual and seasonal variability of lobster hemocyanin // Comp. Biochem. Physiol. 1988. V. 91A. Pp. 445-449.

Condo S.G., Pellegrini M.G., Corda M., Sanna M.T., Cau A., Giardina B. Lobster haemocyanin. Influence of acclimatization on subunit composition and functional properties // Biochem. J. 1991. V. 277. Pp. 419-421.

DeFur P.L., Mangum C.P., McMahon B.R. Ventilatory and cardiovascular changes during molting in the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun // J. Crust. Biol. 1985. V. 5. №2: Pp. 207-215.

DeFur P.L., Mangum C.P., Reese J.E. Respiratory responses of the blue crab *Callinectes sapidus* to long-term hypoxia // Biol. Bull. 1990. V. 178. Pp. 46-54.

Dumler K., Terwilliger N.B. Effect of food levels and temperature on growth and hemocyanin ontogeny in juvenile *Cancer magister* // Am. Zoology. 1996. V. 36. 14A.

El Haj A.J., Govind C.K., Houlihan D.F. Growth of lobster leg muscle fibers over intermolt and molt // J. Crust. Biol. 1984. V. 4. Pp. 536-545.

El Haj A.J., Houlihan D.F. In vitro and in vivo protein synthesis rates in crustacean muscle during the moult cycle // J. Exp. Biol. 1987. V. 127. Pp. 413-426.

Engel D.W., Brouwer M., Mercaldo-Allen R. Effect of molting and environmental factors on trace metal body-burdens and hemocyanin concentrations in the American lobster, *Homarus americanus* // Mar. Environ. Res. 2001. V. 52. №3. Pp. 257-269.

Hagerman L. Haemocyanin concentration of juvenile lobsters (*Homarus gammarus*) in relation to molting cycle and feeding conditions // Mar. Biol. 1983. V. 77. Pp. 11-17.

Hagerman L. Hemocyanin concentration in the shrimp *Crangon crangon* (L.) after exposure to moderate hypoxia // Comp. Biochem. Physiol. 1986. V. 85A. Pp. 721-724.

Jamieson G.S. Marine invertebrate conservation: evaluation of fisheries over-exploitation concerns // Amer. Zool. 1993. №33. Pp. 551-567.

Mangum C.P. Osmoregulation in marine and estuarine animals: its influence on respiratory gas exchange and transport // Boll. Zool. (Italian Journal of Zoology). 1986. V. 53. Pp. 1-7.

Mangum C.P. Subunit composition of hemocyanin of *Callinectes sapidus*: phenotypes from naturally hypoxic waters and isolated oligomers // Comp. Biochem. Physiol. 1994. V. 108B. Pp. 537-541.

Mangum C.P., Johansen K. The colloid osmotic pressures of invertebrate body fluids // J. Exp. Zool. 1975. V. 63. Pp. 661-671.

Mangum C.P., McMahon B.R., deFur P.L., Wheatly M.G. Gas exchange, acid-base balance, and the oxygen supply to the tissues during a molt of the blue crab *Callinectes sapidus* // J. Crust. Biol. 1985. V. 5. Pp. 188-206.

Mason R.P., Mangum C.P., Godette G. The influence of inorganic ions and acclimation salinity of hemocyanin-oxygen binding in the blue crab *Callinectes sapidus* // Biol. Bull. 1983. V. 164. Pp. 104-123.

Mattiello S., Raicevich S., Giomi F. et al. Resistance to stress and Hc functional modulation in *Liocarcinus* sp. // Micron. 2004. V. 35. Pp. 55-57.

Molon A., Di Muro P., Bubacco L., Vasilyev V., Salvato B., Beltramini M., Conze W., Hellmann N., Decker H. Molecular heterogeneity of the hemocyanin isolated from the king crab *Paralithodes camtschaticae* // Eur. J. Biochem. 2000. V. 267. Pp. 7046-7057.

Mykles D.L. The mechanism of fluid absorption at ecdysis in the American lobster, *Homarus americanus* // J. Exp. Biol. 1980. V. 84. Pp. 89-101.

Mykles D.L., Skinner D.M. Preferential loss of thin filaments during molt-induced atrophy in crab claw muscle // J. Ultra. Res. 1981. V. 75. Pp. 314-325.

Mykles D.L., Skinner D.M. Atrophy of crustacean somatic muscle and the proteinases that do the job // J. Crust. Biol. 1990. V. 10. Pp. 577-594.

Otto R.S. Management and assessment of eastern Bering Sea king crab stocks // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 1986. №92. Pp. 83-106.

*Pereladov M.V., Moiseev S.I., Talberg N.B.* Long-terms trends in structure of coastal concentrations of the red king crab in the eastern part of the Varangerfjord. In: The Kamchatka (red king) crab in the Barents Sea and its effect on the Barents Sea ecosystem. M.: VNIRO Publishing, 2009. Pp. 39-40.

*Terwilliger N.B.* Functional adaptations of oxygen-transport proteins // *J. Exp. Biol.* 1998. V. 201. Pp. 1085-1098.

*Terwilliger N.B., Dumlér K.* Ontogeny of decapod crustacean hemocyanin: effects of temperature and nutrition // *J. Exp. Biol.* 2001. V. 204. Pp. 1013-1020.

*Truchot J.P.* Respiratory function of arthropod hemocyanins // *Adv. Comp. Environ. Physiol.* 1992. V. 13. Pp. 377-410.

*Van Holde K.E., Miller K.I.* Hemocyanins // *Adv. Protein Chemistry.* 1995. V. 47. Pp. 1-81.

# **RELATIONSHIP BETWEEN HEMOCYANIN CONCENTRATION IN THE HEMOLYMPH AND FILLING OF LIMBS WITH MUSCULAR TISSUES OF THE RED KING CRAB (*PARALITHODES CAMTSCHATICUS*) DURING POSTMOLT PERIOD**

© 2011 y. S.A. Moiseeva<sup>1</sup>, S.I. Moiseev<sup>2</sup>

*1 - Institute of Cell Biophysics of the Russian Academy of Science, Puschino*

*2 - Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow*

The significant correlation between concentration in hemolymph of respiratory protein, hemocyanin, and the level of filling of crab limbs with muscular tissues during postmolt period for commercial male red king crabs in the Barents Sea and on the West Kamchatka was shown. The concentration of hemocyanin in the hemolymph of the red king crab, and also change of interrelation between hemocyanin concentration and the level of limbs filling by meat can serve for an estimation of environment conditions for growth and migratory activity of the red king crabs in various areas of its habitat.

**Key words:** red king crab, Barents Sea, West Kamchatka, hemolymph, hemocyanin, meat content in limbs, season migrations, intermolt stages.