

ОСОБЕННОСТИ РОСТА СИНЕГО КРАБА *Paralithodes platypus* В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

© 2022 г. Д. В. Артеменков^а, *, С. В. Клинушкин^б, А. В. Харитонов^с, Д. О. Сологуб^а

^аВсероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО),
Окружной проезд, 19, Москва, 105187 Россия

^бМагаданский филиал ВНИРО (МагаданНИРО), ул. Портовая, 36/10, Магадан, 685000 Россия

^сХабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО), Амурский б-р, 13а, Хабаровск, 680028 Россия

*e-mail: dmitriy.artemenkov@gmail.com

Поступила в редакцию 06.03.2022 г.

После доработки 18.07.2022 г.

Принята к публикации 22.07.2022 г.

Особенности роста синего краба *Paralithodes platypus* проанализированы на основе материалов учетно-ловушечных съемок, собранных на северо-востоке Охотского моря в заливе Шелихова в 2013–2015 гг., на северо-западе Охотского моря на участках западнее полуострова Лисянского в 2012–2015 гг., а также у Шантарских островов в 2011–2015 гг. Особенности роста различных возрастных групп самцов и самок синего краба описываются уравнением Бергаланфи. Это уравнение было получено с использованием метода размерного распределения ELEFAN, который был оптимизирован генетическим алгоритмом в среде программирования R. Анализ особенностей роста в различных экологических условиях позволил оценить адаптационные способности синего краба. Согласно полученным результатам, самцы в заливе Шелихова достигают предельных размеров ширины карапакса $CW_{inf} = 171.4$ мм, что выше, чем у полуострова Лисянского и Шантарских островов – 152.5 и 130.6 мм соответственно. Аналогичная ситуация наблюдается для самок, у которых предельная ширина карапакса составила 115.7 мм у Шантарских островов, 128.3 мм у полуострова Лисянского и 145.9 мм в заливе Шелихова. Темпы роста оказались достоверно выше для выборки из залива Шелихова, чем для выборки с северо-запада Охотского моря, где условия обитания менее благоприятны для синего краба.

Ключевые слова: синий краб, *Paralithodes platypus*, линейный рост, ELEFAN, генетический алгоритм, TropFishR, Охотское море

DOI: 10.31857/S0475145022050020

ВВЕДЕНИЕ

Род *Paralithodes* (семейство Lithodidae) включает 5 видов (Виноградов, 1947; Слизкин, Сафронов, 2000; McLaughlin et al., 2010), из которых самое широкое распространение имеют синий краб *P. platypus* (J.F. Brandt in von Middendorf, 1851), и камчатский краб *P. camtschaticus* (Tilesius, 1815). *P. platypus* (рис. 1) встречается в бореальной сублиторали вод Пацифики на глубинах от 10 до 500 м (Виноградов, 1950; Кобликов и др., 2010). Нативное распространение *P. camtschaticus* в значительной степени перекрывает распределение синего краба на глубинах от 2 до 461 м (Слизкин, Сафронов, 2000; Левин, 2001; Stevens, Lovrich, 2014). Остальные виды данного рода распространены иначе. Так, колючий краб *P. brevipes* (H. Milne Edwards & Lucas, 1841), обитает на малых глубинах до 60 м в бухтах и заливах западной части северной Пацифики (Komai, Yakovlev, 2000; Слизкин, Сафронов, 2000; Золотухина, 2009). У побережья

Северной Америки сосредоточены два вида – *P. californiensis* (Benedict, 1895), и *P. rathbuni* (Benedict, 1895), которые предпочитают глубины от 92 до 380 м и известны как “калифорнийский краб” (Wicksten, 1987, 2011; Love, York, 2005).

Сходство глубин и акваторий обитания синего и камчатского крабов обусловило интерес к углубленному изучению этих видов. В ходе таких исследований была выявлена высокая степень сходства морфологии, онтогенеза и поведения синего и камчатского крабов (Виноградов, 1946; Слизкин, Сафронов, 2000; Борисов и др., 2016). В районах совместного обитания, скопления синего краба смещены на участки дна с большими глубинами, где условия среды менее благоприятны, и наблюдаются более низкая температура (Кобликов и др., 2010; Stevens, Lovrich, 2014). В опубликованных ранее работах имеются сведения об особенностях морфологии, экологии, пищевого поведения и репродуктивной биологии предста-

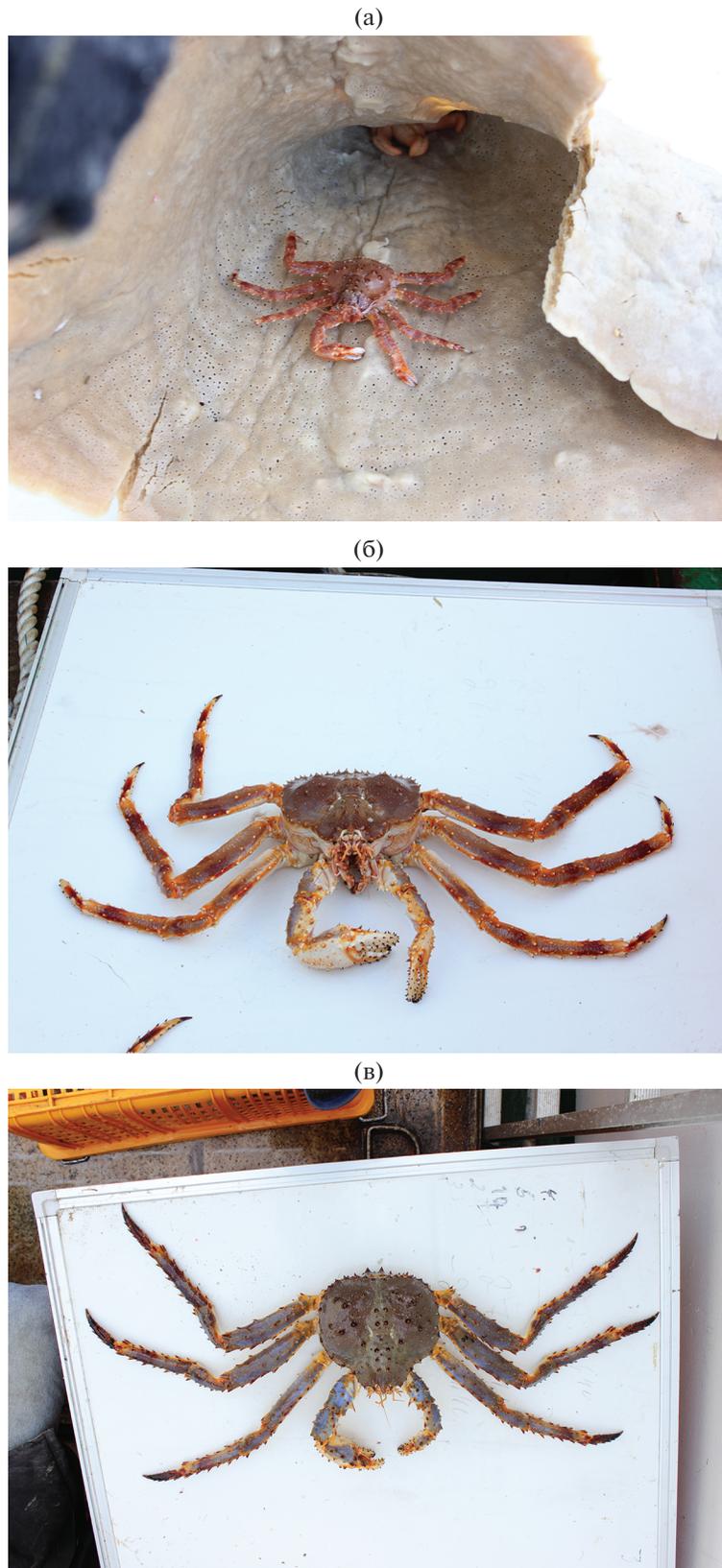


Рис. 1. Фотографии синего краба из залива Шелихова Охотского моря на различных периодах онтогенеза: (а) молодь 19 мм в возрасте 1+; (б) половозрелый самец 104 мм в возрасте 8+; (в) старая особь 149 мм в возрасте 18+.

вителей рода *Paralithodes* (Виноградов, 1947; Букин и др., 1988; Otto et al., 1990; Paul et al., 1991; Слизкин, Сафронов, 2000; Долженков, Жигалов 2001; Лысенко, 2001а; Левин, 2001; Пинчуков, Беренбойм, 2003; Filina, 2011; Dvoretzky, Dvoretzky, 2018; Клинушкин, 2019; Клинушкин и др., 2021). Однако, сведения об особенностях роста особей крабов в конкретных экологических условиях крайне ограничены (Powell, 1967; Виноградов, 1968; Лысенко, Гайдаев, 2005; Черниенко, 2010), а попытки определить темп роста синего краба немногочисленны (Hawkes et al., 1987; Otto, Cumiskey, 1989, 1990; Михеев, 2011; Федотов, Черниенко, 2019).

Исследования роста ракообразных сопряжены с определенными трудностями из-за периодических линек, которые обуславливают скачкообразную динамику прироста (Мина, Клевезаль, 1976; Клитин, 2003). Таким образом, рост ширины карапакса крабов определяется двумя факторами – приростом массы тела за линьку и частотой линек. При этом линька у молоди краба происходит значительно чаще, чем у взрослых особей (Harries, Henderson, 1938; Лысенко, Гайдаев, 2005).

Исследования возраст-регистрирующих структур для представителей рода *Paralithodes* не проводились. Однако встречаются работы, посвященные определению возраста других ракообразных по полосам роста эндокутикулы, содержанию флуоресцентных пигментов или липофусцина (Ettershank, 1984; Nicol, 1987; Belchier et al., 1994; Farber-Lorda, 1994; Siegel, Nicol, 2000; Kilda, Driscoll, 2017). Для определения возраста у синего краба были предприняты попытки использовать другие методы, такие как мечение, мониторинг в лабораторных условиях и анализ размерного состава особей в популяции. В 1993–1994 гг. и в 2010–2011 гг. сотрудниками МагаданНИРО было выполнено мечение 3650 экз. синего краба в северной части Охотского моря, но, к сожалению, успех возврата сведений составил всего четыре экземпляра. Таким образом, статистический анализ роста синего краба по результатам мечения, каким-либо структурам и содержанию пигментов в кутикуле не представляется возможными.

Особенности орудий лова ограничивают минимальный размер вылавливаемых особей при учетных (ловушечных) съемках. Как правило, у пойманных крабов значения ширины карапакса начинаются с 60 мм. Водолазный метод наиболее информативен для учета молоди, хотя также имеет ограничения – предел глубины обследования в большинстве случаев не превышает 40 м (Переладов, 2003). Поскольку с началом полового созревания прирост массы тела крабов замедляется, использовать данные размерных рядов для анализа периодов роста необходимо с осторожностью (Клитин, 2003; Stevens, Swiney, 2007).

Анализ особенностей роста синего краба может обеспечить оценку адаптационных способностей этого вида в различных экологических условиях северной части Охотского моря. Такие данные также необходимы для сравнительных межвидовых исследований (Дворецкий, 2011; Федотов, Черниенко, 2019). Нельзя не отметить, что данные о росте широко используются при изучении продукционных процессов в экосистемах (Винберг, Печень, 1968; Заика, 1972; Клитин, 2003; Лысенко, Гайдаев, 2005). Интерес к таким исследованиям обусловлен также большой численностью синего краба: в северной части Охотского моря промысел данного вида в последние годы достигает 4100 тонн. Кроме того, для математических моделей оценки численности популяций требуется знать темпы прироста массы особей различного возраста (Hilborn, Walters, 1992; Mildenerger et al., 2017). Целью данной работы является анализ особенностей роста синего краба в северной части Охотского моря, отражающих процесс адаптации *P. platypus* к различным условиям обитания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для исследования роста были выполнены промеры половозрелых особей синего краба *P. platypus*, отловленных во время проведения учетно-ловушечных съемок (табл. 1) на северо-востоке Охотского моря в заливе Шелихова (2013–2015 гг.), на северо-западе Охотского моря западнее полуострова Лисянского (2012–2015 гг.) и у Шантарских островов (2011–2015 гг.) (рис. 2). Стандартными орудиями лова являлись краболовные порядки, состоящие из 30 ловушек. Крабовые ловушки имели форму усеченного конуса (Japan Conic-0.7), шаг ячеи сети, обтягивающей ловушку – 60 мм.

Биологический анализ крабов проводился в соответствии с общепринятой методикой изучения ракообразных. Ширина карапакса (ШК или CW – carapace width) измерялась штангенциркулем по наибольшему поперечному сечению головогруды (без учета шипов) с точностью до 1 мм. Пол определяли по внешним признакам особей (Родин и др., 1979; Низяев и др., 2006; Мельник и др., 2014). Объектами настоящего исследования послужили самцы и самки синего краба с шириной карапакса (ШК) от 52 до 192 мм и от 51 до 139 мм, соответственно (табл. 1). Всего изучено 48 300 экз. крабов, отловленных на глубинах от 12 до 428 м.

Для статистического анализа различий особей по ширине карапакса (CWc – carapace width catch), использовали экземпляры, отловленные конусовидными ловушками. Мы предполагали, что вероятность попадания особи в ловушку выше 50% согласно уравнению (Froese et al., 2018):

$$CWc = (CW_{10} + CW_{90})/2, \quad (1)$$

Таблица 1. Материал, собранный во время научных учетных съемок в северной части Охотского моря за период с 2011 по 2015 гг.

Дата начала экспедиции	Дата окончания экспедиции	Глубины отлова (минимум–максимум), м	Самцы		Самки	
			размах варьирования ШК, мм	количество измерений, экз.	минимум и максимум ШК, мм	количество измерений, экз.
Северо-восток Охотского моря, залив Шелихова						
02.05.2013	08.05.2013	100–428	73–181	5213	59–138	3067
01.05.2014	06.05.2014	97–406	73–187	5833	72–132	2574
13.04.2015	14.06.2015	96–400	64–192	9451	70–139	1545
Северо-запад Охотского моря, участок западнее полуострова Лисянского						
25.08.2012	09.09.2012	18–103	59–164	1558	54–123	718
14.09.2013	22.09.2013	21–80	66–157	758	70–124	462
06.09.2014	06.09.2014	22–104	53–158	956	58–123	346
01.09.2015	10.09.2015	12–88	57–158	639	64–121	400
Северо-запад Охотского моря, участок у Шантарских островов						
24.07.2011	25.08.2011	16–76	60–164	1205	58–130	636
29.07.2012	17.08.2012	21–79	52–168	4057	51–121	2071
25.07.2013	21.08.2013	14–75	62–158	1370	56–120	706
30.07.2014	14.08.2014	22–82	57–155	1352	60–119	888
27.07.2015	15.08.2015	18–79	54–143	1817	56–120	720

Примечание: ШК – ширина карапакса.

где CW_{10} – 10% процентиль ширины карапакса размерного распределения, CW_{90} – 90% процентиль ширины карапакса размерного распределения.

Для анализа зависимости между ШК и массой особи выполняли индивидуальные измерения

для 5107 самцов и 4006 самок с погрешностью до 0.5 г. Для расчета зависимости между ШК и массой особи использовалось уравнение степенной зависимости (Винберг, 1971):

$$W = aCW^b, \quad (2)$$

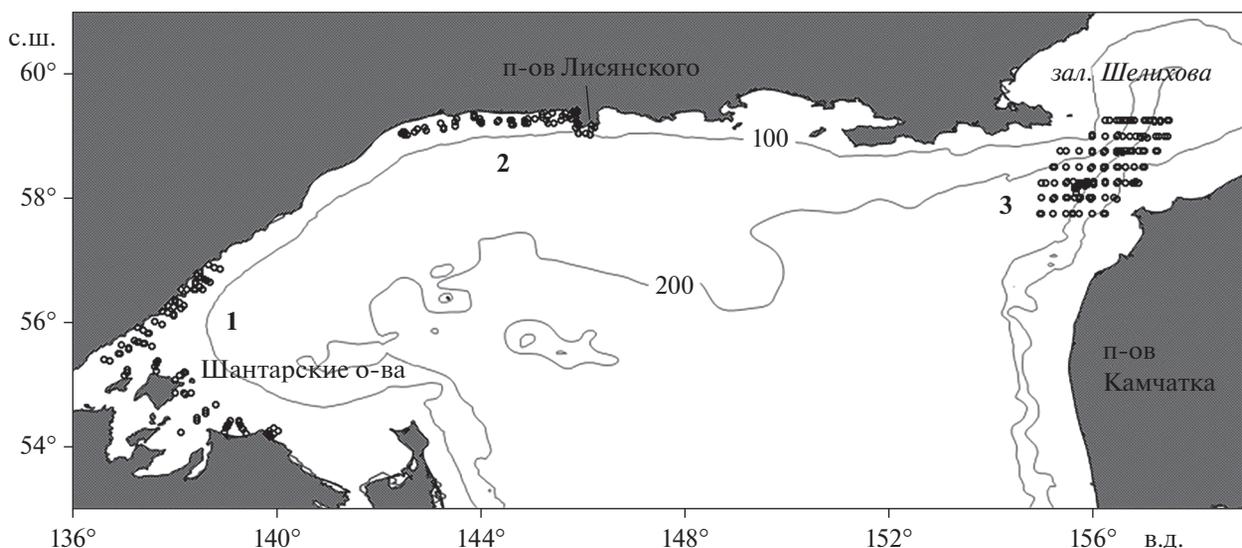


Рис. 2. Карта-схема мест сбора образцов для изучения особенностей роста синего краба (○ – места отбора проб; 1 – участок у Шантарских островов; 2 – участок западнее п-ва Лисянского; 3 – участок залива Шелихова).

где W – общая масса особи (г), CW – ширина карапакса (мм), a и b – константы.

Для дальнейшего выявления и сравнения различных периодов роста были определены половозрелость (2461 самец, 6733 самки) и стадии линьки (19464 самца). Определение половозрелости самцов проведено по измерению высоты клешни относительно ШК, а 50% половозрелость самок – по увеличению доли половозрелых самок с увеличением размеров (Низяев и др., 2006). Вероятность линьки рассчитывалась как доля крабов ранних стадий линьки в данном году (Лысенко, 2001а). Данные по долям ранних стадий линьки в разных размерных классах крабов аппроксимировались S-образной логистической кривой, с помощью которой находилось 50% вероятность линьки (сбрасывания экзоскелета) раз в два года.

Физиологическая зрелость определялась при осмотре и оценке созревания гонад. Оценка зрелости по морфометрическим данным основана на изменении пропорций тела крабов. Функциональная зрелость характеризует состояние непосредственной готовности к спариванию. На практике чаще всего определяют морфометрическую зрелость по морфометрическим показателям для самцов и функциональную зрелость для самок крабов (Somerton, Macintosh, 1983; Paul et al., 1991; Herter et al., 2011).

Для определения размера самцов, соответствующего наступлению половой зрелости, использовался морфометрический метод, основанный на нахождении точки перегиба кривой роста правой клешни относительно линейных размеров – ШК. Этот метод был подробно описан вначале для настоящих крабов (*Brachyura*) (Hartnoll, 1974, 1978), а позже начал применяться и для крабов-литодид (*Anomura*) (Somerton, 1980). Если рост клешни в высоту относительно ШК является изометрическим, то после созревания наблюдается увеличение скорости роста клешни. В этом случае для нахождения размера 50%-ной половозрелости можно использовать формулу линейной регрессии (Низяев и др., 2006).

У самок синего краба размер, соответствующий стадии половозрелости, находили по увеличению доли функционально половозрелых особей при увеличении размеров карапакса. Зрелую особь визуально можно отличить от ювенильной по наличию яиц или их остатков на плеоподах. Для неполовозрелых самок характерны плотно прижатый abdomen и наличие коротких волосков плеопод. Полученные эмпирические данные встречаемости половозрелых особей в разных размерных классах аппроксимировались S-образной логистической кривой, коэффициенты которой находились с помощью уравнения Ферхюльста (Лакин, 1990).

На основании анализа данных, полученных методом учетных ловушечных съемок, производили расчеты следующих показателей роста: ШК в возрасте t , теоретическое предельное значение ШК, константа роста, гипотетический возраст краба, при котором ШК равнялась нулю. Расчеты параметров линейного роста разновозрастных групп синего краба осуществляли по данным о размерном составе на основе вычисления средних размеров (ШК) в когортах. Для этого использовали статистический пакет TropFishR в среде программирования R (R Core Team, 2016; Mildenerberger et al., 2017). Пакет TropFishR дополняет традиционный метод статистического анализа размерного распределения ELEFAN (Electronic Length-Frequency Analysis), включающий определение параметров уравнения роста Бергаланфи (Bertalanffy, 1960; Haddon, 2011). Метод ELEFAN позволяет определить пики и пробелы в распределении частот за счет множественных итераций и корректирует кривую роста, которая проходит через максимальное количество пиков.

$$CW_t = CW_{inf} \left(1 - \exp(-K^{(t-t_0)}) \right), \quad (3)$$

где CW_t – ШК в возрасте t (мм), CW_{inf} – теоретическое предельное значение ШК (мм), K – константа роста (год^{-1}), t_0 – гипотетический возраст краба, при котором ШК равнялась нулю.

Для выполнения расчетов были подготовлены входные файлы, содержащие размерное распределение особей самцов и самок синего краба и даты исследований по годам. В программном коде применены настройки по умолчанию, в которых размерный шаг составил 2 мм, в части выделения когорт использовалось предположение о полиномиальном распределении в сочетании с законом Харди–Вайнберга. Количество выделенных когорт для самцов составило: 28 – для самцов из залива Шелихова, 51 – для выловленных у полуострова Лисянского и 53 – для выловленных у Шантарских островов. Количество когорт для самок составило соответственно 38, 40 и 40. Рассчитанное количество пиков отождествлялось с количеством возрастов у исследуемой выборки крабов. Пик нормального распределения характерен для каждого из возрастов, за исключением крайних групп. Крабов крайних групп затруднительно выловить. В случае молодежи это связано со специфическими для нее глубинами обитания и большим размером ячеек у сети ловушек. В случае крупных особей причиной является их меньшая численность, вероятно, из-за промышленного лова. Максимальный возраст популяции определили на основе возраста, связанного с ШК, равной 95% CW_{inf} (Taylor, Mildenerberger, 2017).

Для сравнения темпов линейного роста синего краба из скоплений на северо-востоке Охотского моря в заливе Шелихова (2013–2015 гг.), на севе-

Таблица 2. Распределение самцов и самок синего краба по глубинам в северной части Охотского моря с 2011 по 2015 гг., м

Пол	Расположение скопления	Сезонное распределение	Количество отловленных особей, шт.	Глубина, м				
				минимум	максимум	среднее значение и стандартная ошибка	стандартное отклонение	мода
Самцы	Залив Шелихова	Весеннее	15476	97	428	259.6 ± 0.7	88.9	340
		Летнее	5037	96	368	173.1 ± 0.8	61.1	156
	На участке западнее полуострова Лисянского	Летнее	3912	23	104	59.0 ± 0.3	15.7	50
	Участок у Шантарских островов	Летнее	8431	14	82	61.2 ± 0.1	12.2	70
Самки	Залив Шелихова	Весеннее	6297	97	406	138.9 ± 0.7	58.9	110
		Летнее	897	96	368	107.4 ± 1.0	30.2	96
	На участке западнее полуострова Лисянского	Летнее	1926	12	104	42.1 ± 0.4	18.6	20
	Участок у Шантарских островов	Летнее	4262	14	82	47.6 ± 0.2	14.4	56

ро-западе Охотского моря на участке западнее полуострова Лисянского (2012–2015 гг.) и на участке у Шантарских островов (2011–2015 гг.) использовали метод парных сравнений на основе *t*-критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Батиметрическое распределение синего краба

В период с 2011 по 2015 гг. летнее сезонное распределение скоплений у полуострова Лисянского и у Шантарских островов значительно отличалось по глубинам от такового в заливе Шелихова (табл. 2). Наиболее частые поимки самцов у Шантарских островов и у полуострова Лисянского зафиксированы на глубинах 70 и 50 м соответственно, в отличие от 156 м в заливе Шелихова. Иными словами, скопления самцов синего краба в заливе Шелихова были отмечены на значительно большей глубине, чем у полуострова Лисянского и у Шантарских островов ($t = 133.542$ при $p \leq 0.001$ и $t = 138.794$ при $p \leq 0.001$ соответственно). Помимо этого, размах глубин, на которых отлавливались самцы синего краба, в заливе Шелихова имеет наибольшую амплитуду – от 96 до 368 м. Это значит, что диапазон глубин распространения краба в заливе Шелихова шире, чем в западной части Охотского моря, у полуострова Лисянского (от 23 до 104 м) и у Шантарских островов (от 14 до 82 м).

Сходная картина наблюдается у самок синего краба в исследуемых скоплениях. Наиболее частый отлов самок у Шантарских островов и у по-

луострова Лисянского зафиксирован на глубинах 56 и 20 м соответственно. Это существенно меньшие глубины, чем глубины относительно частых поимок самок в заливе Шелихова – 96 м ($t = 58.648$ при $p \leq 0.001$ и $t = 60.631$ при $p \leq 0.001$ соответственно). Самки у Шантарских островов и у полуострова Лисянского, так же, как и самцы, встречаются в более узком диапазоне глубин (12–104 м), чем в заливе Шелихова (96–368 м).

Размерно-весовая характеристика синего краба

Ширина карапакса (ШК) самцов крабов (табл. 3), отловленных на участках у Шантарских островов и у полуострова Лисянского, варьировала от 52 до 168 мм и от 53 до 164 мм, составив в среднем 101.8 ± 0.2 и 110.6 ± 0.3 мм соответственно. Это существенно меньше ШК самцов в заливе Шелихова ($t = 136.855$ при $p \leq 0.001$ и $t = 68.947$ при $p \leq 0.001$ соответственно). Более высокое среднее значение ШК 132.4 ± 0.1 мм наблюдалось у крабов в заливе Шелихова, где лимиты размерного ряда были равны 73 и 192 мм. Таким образом, можно утверждать, что самцы из скоплений северо-запада Охотского моря имеют меньшие размеры по сравнению с крабами из залива Шелихова. Данное заключение подтверждается результатами анализа пороговой ширины карапакса (СWс), после достижения которой особи отлавливаются конусовидными ловушками с вероятностью свыше 50%. В заливе Шелихова данная величина составляет 132 мм, что выше, чем у Шантарских островов и у полуострова Лисянского – 102 и 110 мм соответ-

Таблица 3. Средние многолетние вариации размеров (ширины карапакса, мм) самцов и самок синего краба из выборок северной части Охотского моря с 2011 по 2015 гг.

Пол	Расположение скопления	Минимум	Максимум	Среднее значение и стандартная ошибка	Стандартное отклонение	Мода	CWc
Самцы	Залив Шелихова	73	192	132.4 ± 0.1	18	137	132
	На участке западнее полуострова Лисянского	53	164	110.6 ± 0.3	17.7	112	110
	Участок у Шантарских островов	52	168	101.8 ± 0.2	15.1	108	102
Самки	Залив Шелихова	59	139	100.8 ± 0.1	9.4	97	101
	На участке западнее полуострова Лисянского	54	124	90.3 ± 0.2	10.6	91	91
	Участок у Шантарских островов	51	130	82.4 ± 0.1	9.6	78	84

Таблица 4. Анализ зависимости между шириной карапакса и массой тела самцов и самок синего краба в северной части Охотского моря за период с 2011 по 2015 гг.

Пол	Расположение скопления	Количество измерений, экз.	Ширина карапакса максимальная, мм	Уравнение зависимости	R ²
Самцы	Залив Шелихова	924	198	$W = 10^{-3} 1.0 CW^{2.8808}$	0.99
	На участке западнее полуострова Лисянского	2033	164	$W = 10^{-4} 1.2 CW^{2.8445}$	0.97
	Участок у Шантарских островов	2150	168	$W = 10^{-4} 1.4 CW^{2.8256}$	0.97
Самки	Залив Шелихова	992	155	$W = 10^{-4} 5.9 CW^{2.5058}$	0.92
	На участке западнее полуострова Лисянского	1714	127	$W = 10^{-4} 1.6 CW^{2.798}$	0.94
	Участок у Шантарских островов	1300	130	$W = 10^{-4} 4.8 CW^{2.5589}$	0.94

Примечание: R² – коэффициент детерминации.

ственно. Таким образом, для скопления на северо-востоке Охотского моря характерно высокое число более крупных особей.

Сходная ситуация наблюдается для ШК самок крабов. На северо-западе Охотского моря величины CWc ниже, чем в заливе Шелихова. На участках у Шантарских островов и у полуострова Лисянского ШК варьировала от 51 до 130 мм и от 54 до 124 мм, составив в среднем 82.4 ± 0.1 и 90.3 ± 0.2 мм. Отмеченные значения существенно ниже, чем у самок крабов из залива Шелихова – 100.8 ± 0.1 мм ($t = 130.112$ при $p \leq 0.001$ и $t = 46.965$ при $p \leq 0.001$ соответственно). Лимиты размерного ряда самок из залива Шелихова также достигают больших значений: 59 и 139 мм.

Установлено, что самцы и самки синего краба, отловленные в заливе Шелихова, значительно крупнее особей из других скоплений в северной части Охотского моря (табл. 4). Так, в период учета максимальная ШК самцов из залива Шелихова

достигала 198 мм, что значительно выше 164 мм (участок у полуострова Лисянского) и 168 мм (участок у Шантарских островов). Наибольшая масса самцов была отмечена в заливе Шелихова – 3.11 кг при ширине карапакса 174 мм. У полуострова Лисянского наибольшая наблюдаемая масса самцов крабов составила 2.29 кг при ШК 164 мм, а у Шантарских островов – 2.15 кг при ШК 163 мм.

Линейные и весовые характеристики особей связаны аллометрической зависимостью. Для всех рассматриваемых скоплений синего краба в северной части Охотского моря отмечается, что наращивание массы тела происходит медленнее увеличения ШК (см. табл. 4). Следовательно, весовой рост в рассматриваемых скоплениях крабов характеризуется отрицательной аллометрической зависимостью ($b < 3$). Так, самцы синего краба из залива Шелихова имеют более высокий показатель степени b размерно-весового уравнения (2.88), чем самцы из скоплений у полуострова Ли-

сянского (2.84) и Шантарских островов (2.82). Наоборот, самки из скоплений у полуострова Лисянского и Шантарских островов характеризуются более высоким значением степени в уравнения весового роста (2.79 и 2.55), чем самки из залива Шелихова (2.50).

Сравнение линейного роста крабов из разных местообитаний

Рост крабов рассматриваемых скоплений Охотского моря вполне адекватно описывается уравнением Бергаланфи. Кривые группового роста, найденные с использованием программы ELEFAN, были оптимизированы с помощью генетического алгоритма (рис. 3). Расчетная модель хорошо описывает имеющиеся данные, полученные для одного сезона года. В результате найдены уравнения (4)–(6), в соответствии с которыми самцы, обитающие в заливе Шелихова, достигают в течение жизни большей предельной ширины карапакса (171.4 мм), чем самцы из скоплений у полуострова Лисянского и Шантарских островов (152.5 и 130.6 мм соответственно). На фоне рассчитанных уравнений группового роста для скоплений из изученных районов, не являются исключением особи, которые в ходе индивидуального роста достигают более крупных размеров. Например, отмечены быстрорастущие особи больших размеров (см. табл. 4), чем предельные размеры в изучаемых скоплениях.

Уравнение роста для скопления самцов в заливе Шелихова,

$$CW_t = 171.43 \left(1 - \exp^{-0.119(t - 0.516)} \right), \quad (4)$$

для скопления самцов у полуострова Лисянского,

$$CW_t = 152.55 \left(1 - \exp^{-0.063(t - 0.686)} \right), \quad (5)$$

для скопления самцов у Шантарских островов,

$$CW_t = 130.68 \left(1 - \exp^{-0.062(t - 0.382)} \right). \quad (6)$$

Анализ полученных данных позволяет заключить, что наиболее высокими темпами линейного роста обладают особи, не достигшие половой зрелости. По полученным уравнениям Бергаланфи были рассчитаны приросты размеров и массы. Таким образом, абсолютные годовые приросты самцов до достижения размера морфометрической половозрелости (Клинушкин, 2018, 2022) составили: для особей возраста 1–6 лет из залива Шелихова – в среднем 13.6 мм; для особей 1–10 лет из скоплений у полуострова Лисянского – 6.8 мм; для особей 1–13 лет у Шантарских островов – 5.5 мм. Абсолютные годовые приросты массы тела самцов составили: 54 г для выборки из залива Шелихова, 19 г – у полуострова Лисянского и 18 г – у Шантарских островов.

Темп линейного роста самцов синего краба после наступления половой зрелости существенно снижается ввиду расхода энергии преимущественно на процессы, связанные с размножением. В результате, с 7 до 18 лет самцы залива Шелихова характеризуются приростами ШК от 2.7 до 10.0 мм (в среднем 5.6 мм), массы – от 95 до 145 г (в среднем 127.3 г). Следовательно, самцы скопления у полуострова Лисянского с 11 до 26 лет имеют приросты ШК от 2.0 до 5.2 мм (в среднем 3.4 мм) и массы от 45 до 55 г (в среднем 51.8 г), а у Шантарских островов с 14 до 31 года прирастают соответственно от 1.3 до 3.6 мм (в среднем 2.2 мм) и от 26 до 37 г (в среднем 33.7 г).

Ряд авторов обосновывает возможность выделения третьего периода роста – периода старости (Никольский, 1965; Мина, Клевезаль, 1976), в котором наблюдаются особи с явными признаками физиологического старения. В этот период происходит затухание функции размножения, а линейный рост минимален или прекращается вовсе. Расчетные данные показывают, что линейный рост самцов залива Шелихова сильно замедляется с 19 по 23 годы жизни. Приросты ШК (от 1.5 до 2.4 мм) и массы тела (от 59 до 87 г) минимальны. В итоге, за рассматриваемый период общие приросты длины и массы тела оказываются незначительными и составляют 9.6 мм и 364 г соответственно. Аналогичный период у самцов участка у полуострова Лисянского отмечается с 27 по 35 лет, когда общие приросты также незначительны – 13.4 мм и 354 г. Соответственно, самцы у Шантарских островов прирастают с 32 до 42 лет на 10.3 мм и 240 г.

При рассмотрении уравнений роста самок (7)–(9), был получен аналогичный результат. В течение жизни наименьшей предельной ШК достигают особи, отловленные у Шантарских островов (115.7 мм) относительно скоплений у полуострова Лисянского (128.3 мм) и залива Шелихова (145.9 мм). При этом зафиксирован факт проявления наибольшего индивидуального роста самки из выборки у Шантарских островов (130 мм) относительно особей из выборки у полуострова Лисянского (127 мм) (см. табл. 4). Найденные кривые группового роста самок синего краба в северной части Охотского моря представлены на рис. 4.

Уравнение роста для скопления самок в заливе Шелихова,

$$CW_t = 145.97 \left(1 - \exp^{-0.085(t - 0.756)} \right), \quad (7)$$

для скопления самок у полуострова Лисянского,

$$CW_t = 128.36 \left(1 - \exp^{-0.083(t - 0.506)} \right), \quad (8)$$

для скопления самок у Шантарских островов,

$$CW_t = 115.71 \left(1 - \exp^{-0.085(t - 0.866)} \right). \quad (9)$$

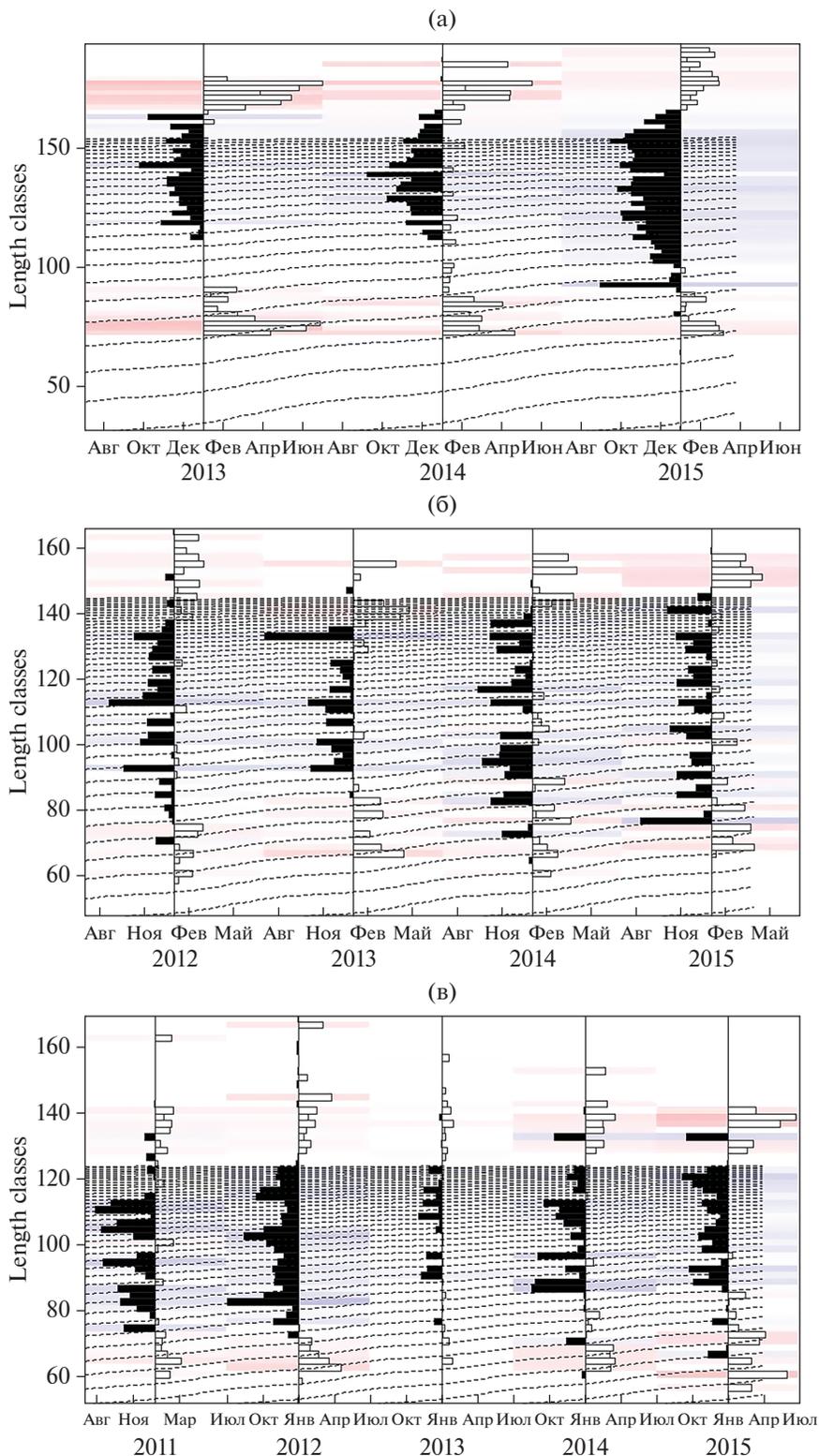


Рис. 3. Размерно-частотное распределение когорт по ширине карапакса (length classes) и кривые роста (пунктирная линия) для самцов синего краба в заливе Шелихова (а), у полуострова Лисянского (б) и Шантарских островов (в). Примечание: черные столбцы на гистограммах обозначают пик частотного распределения по собранным материалам, а белые столбцы – пик частотного распределения реконструированный расчетами.

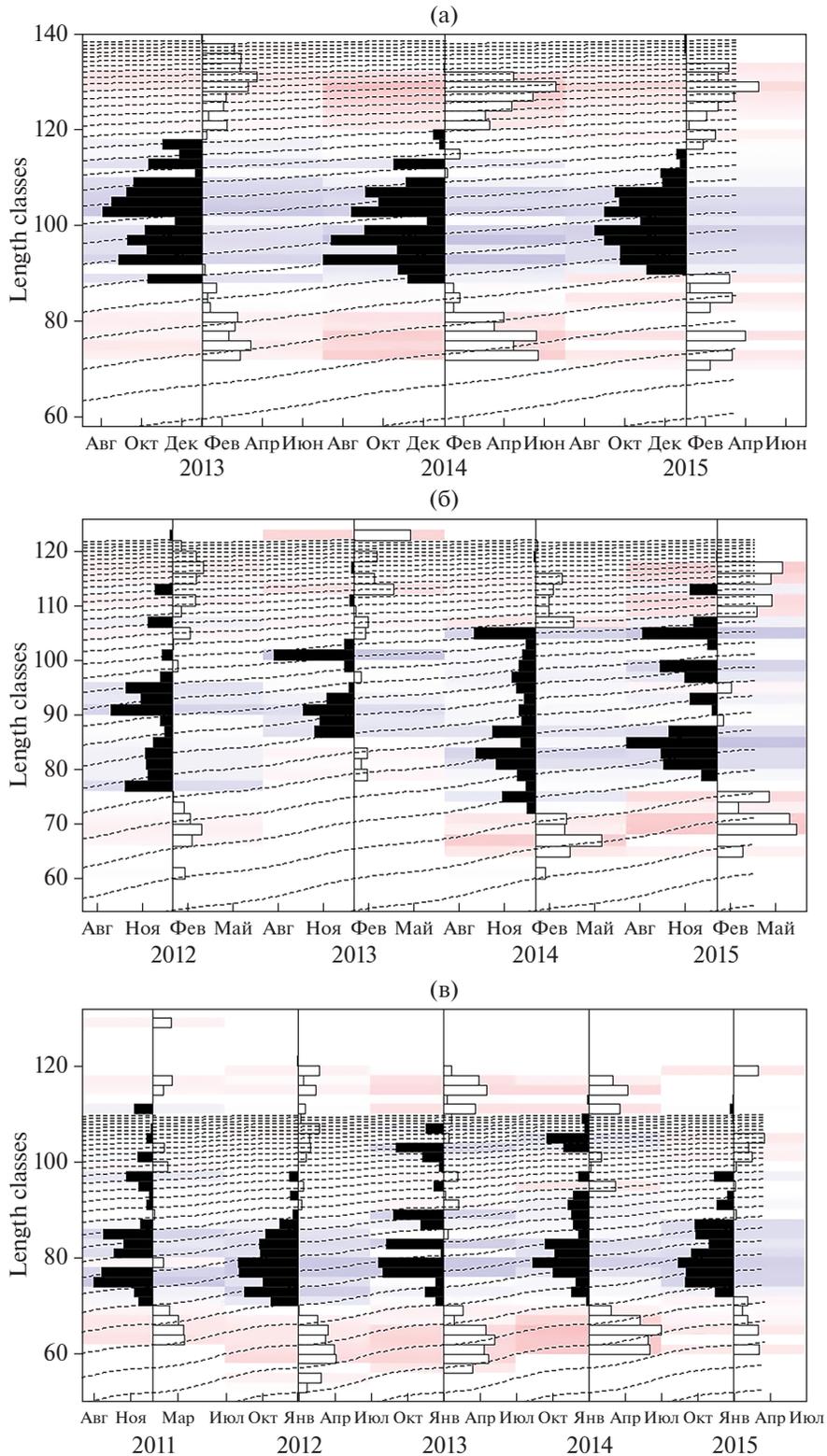


Рис. 4. Размерно-частотное распределение когорт по ширине карапакса (length classes) и кривые роста (пунктирная линия) для самок синего краба в заливе Шелихова (а), у полуострова Лисянского (б) и Шантарских островов (в). Примечание: черные столбцы на гистограммах обозначают пик частотного распределения по собранному материалу, а белые столбцы — пик частотного распределения реконструированный расчетами.

Таблица 5. Размеры самцов и самок синего краба разного возраста, рассчитанные по уравнениям роста, полученным для разных скоплений в северной части Охотского моря, мм

Возраст, лет	Самцы			Самки		
	залив Шелихова	участок западнее полуострова Лисянского	участок у Шантарских островов	залив Шелихова	участок западнее полуострова Лисянского	участок у Шантарских островов
1	9.6	3.0	4.9	3.0	5.1	1.3
2	27.7	12.1	12.5	14.6	14.9	10.6
3	43.8	20.7	19.5	25.3	23.9	19.1
4	58.1	28.7	26.2	35.2	32.2	26.9
5	70.7	36.3	32.5	44.2	39.8	34.1
6	82.0	43.4	38.4	52.5	46.8	40.8
7	92.0	50.1	43.9	60.1	53.3	46.8
8	100.9	56.3	49.1	67.1	59.3	52.4
9	108.8	62.2	54.0	73.5	64.7	57.6
10	115.8	67.7	58.6	79.4	69.8	62.3
11	122.0	72.9	62.9	84.9	74.4	66.6
12	127.6	77.8	67.0	89.8	78.7	70.6
13	132.5	82.3	70.8	94.4	82.6	74.2
14	136.8	86.6	74.4	98.6	86.3	77.6
15	140.7	90.6	77.8	102.5	89.6	80.7
16	144.1	94.4	81.0	106.0	92.7	83.5
17	147.2	98.0	84.0	109.3	95.5	86.1
18	149.9	101.3	86.8	112.3	98.1	88.5
19	152.3	104.4	89.4	115.0	100.5	90.7
20	154.5	107.4	91.9	117.5	102.7	92.8

Аналогично самцам, наиболее высокими темпами линейного роста обладают особи самок, не достигшие половой зрелости (Клинушкин, 2018, 2022). Исходя из уравнения Бергаланфи, для самок всех скоплений наибольшие абсолютные годовые приросты ШК наблюдаются в возрасте 1–9 лет в заливе Шелихова (в среднем 8.2 мм), 1–10 лет в акватории у полуострова Лисянского (в среднем 6.9 мм) и 1–12 лет у Шантарских островов (в среднем 5.8 мм). Абсолютные годовые приросты массы тела самок составили 31 г для особей в заливе Шелихова, 21 г – у полуострова Лисянского и 21 г – у Шантарских островов.

В период наступления половой зрелости с 10 до 21 года самки из залива Шелихова характеризуются приростами ШК от 2.3 до 5.9 мм (в среднем 3.9 мм), массы – от 45 до 61 г (в среднем 56 г). Можно рассчитать, что, если половозрелые самки линяют один раз в два года, то прирост за линьку составляет в среднем 7.8 мм и 112 г. Самки из скопления у полуострова Лисянского в период половой зрелости с 11 до 26 лет имеют приросты ШК от 1.4 до 4.7 мм (в среднем 2.7 мм) и массы от

28 до 44 г (в среднем 38.4 г), а из скопления у Шантарских островов у особей с 13 до 30 лет приросты составляют соответственно 0.9–3.6 мм (в среднем 1.9 мм) и 15–470 г (в среднем 26.1 г).

Расчетные данные показывают, что в период старости линейный рост самок из залива Шелихова сильно замедляется с 22 по 30 годы жизни. Приросты ШК (от 1.1 до 2.1 мм) и массы тела (от 25 до 43 г) минимальны. В рассматриваемый период общие приросты длины и массы тела оказались незначительными и составили 13.9 мм и 303 г соответственно. Аналогичный период у самок участка у полуострова Лисянского отмечается с 27 по 36 лет, когда общие приросты также незначительны – 8.7 мм и 196 г. Соответственно, самки у Шантарских островов прирастают с 31 до 41 года на 6.2 мм и 115 г.

При сравнении полученных результатов для выборки из залива Шелихова, участков западнее полуострова Лисянского и у Шантарских островов (табл. 5), видно, что рассчитанные значения ШК синего краба отличались. Проведено парное сравнение полученных нами показателей для

особей из залива Шелихова с аналогичными показателями, полученными для особей на участках у полуострова Лисянского и Шантарских островов. Были обнаружены достоверные различия роста самцов ($t = 14.348$ при $p < 0.001$ и $t = 12.470$ при $p < 0.001$ соответственно) и самок ($t = 7.496$ при $p < 0.001$ и $t = 10.138$ при $p < 0.001$ соответственно), указывающие на то, что особи из залива Шелихова достигали более крупных размеров. Достоверно различаются эти показатели и при сопоставлении особей, отловленных на участке у Шантарских островов, и особей участка у полуострова Лисянского ($t = -7.099$ при $p < 0.001$ и $t = -17.278$ при $p < 0.001$). Однако, в этом случае скорость роста самцов и самок синего краба у Шантарских островов была ниже, чем у полуострова Лисянского.

ОБСУЖДЕНИЕ

Отличия в летнем батиметрическом распределении скоплений синего краба в Охотском море связаны в первую очередь, с гидрологическими условиями районов обитания. В летний период на северо-западных участках синий краб распределяется в узкой прибрежной полосе более теплых вод, его перемещения ограничивает ядро холода (-1.7°C) (Чернявский, 1992а), формируемое охотоморской водной массой. Охотоморская водная масса располагается здесь на дне, как холодный подстилающий слой, и занимает обширные площади шельфа. В заливе Шелихова холодный промежуточный слой размывается со стороны Западной Камчатки за счет активного динамического перемешивания вод. Со стороны глубоководного желоба происходит приток глубинных теплых вод северной ветви Западно-Камчатского течения (Чернявский, 1992б), которые выходят из желоба на шельф залива Шелихова и размывают холодный слой. За счет этих процессов в летний период придонный слой на прикамчатском шельфе залива Шелихова имеет положительные значения температуры, что позволяет синему крабу обитать в широком диапазоне глубин.

Различия в структуре вод влияют и на миграционную активность синего краба в северной части Охотского моря. У Западной Камчатки выявляется трехслойная структура вод: верхний квазиоднородный слой толщиной до 30–40 м, холодный промежуточный слой, который подстилается глубинными более теплыми океаническими водами, проникающими в Охотское море через Курильские проливы. Это позволяет половозрелым особям синего краба в северо-восточной части Охотского моря совершать продолжительные сезонные миграции. Летом крабы в основном концентрируются на небольших глубинах, где происходит их откорм и нерест при наилучших условиях для развития икры и выхода личинок, затем на зиму

крабы мигрируют на глубины. Таким образом, происходят циклические миграции с глубины на мелководье и наоборот, благодаря которым крабы выбирают наиболее благоприятные пищевые и гидрологические условия (Слизкин, 1972; Букин и др., 1988). Скопления синего краба на северо-западе Охотского моря не демонстрируют ярко выраженных сезонных миграций (Родин, Мясоедов, 1982; Букин и др., 1988). В северо-западной части Охотского моря после охлаждения отепленных прибрежных вод в результате осенне-зимней конвекции, синий краб остается зимовать при отрицательных температурах, и находится там до начала летнего прогрева прибрежных вод.

В исследовании охарактеризованы условия обитания крабов, а именно, температура среды, которая тесно связана с ростом и скоростью развития у пойкилотермных животных. Среднегодовой прирост в течение жизни выше у популяций, обитающих при более высокой температуре, чем у популяций, обитающих при более низких температурах (Weymouth et al., 1931; Винберг, Печень, 1968). Именно поэтому на участках северо-запада Охотского моря наблюдаются более низкие показатели линейного и весового роста синего краба, чем в заливе Шелихова.

Статистически значимые различия размера и массы крабов в северной части Охотского моря могут быть обусловлены, кроме различия гидрологических условий обитания, также разной пищевой продуктивностью рассматриваемых участков. Установлено, что в диапазоне температур, близких к оптимальным, изменения темпа роста могут не соответствовать изменениям температуры. Это объясняется тем, что другие факторы, и в первую очередь обеспеченность пищей, могут иметь преобладающее влияние на темп роста (Ansell, 1968). В.Н. Кобликов с соавт. (1990), изучавшие бентос континентального шельфа Охотского моря, отметили, что в заливе Шелихова, за счет его большой площади, сосредоточено более четверти всего запаса шельфовой донной фауны Охотского моря. При этом средняя биомасса составляет 548 г/м^2 с преобладанием двустворчатых моллюсков, усонюгих ракообразных и серых морских ежей. Среднее значение биомассы бентоса на североохотоморском шельфе также довольно велико: 359 г/м^2 , с преобладанием двустворчатых моллюсков и иглокожих. Аяно-Шантарский район характеризуется увеличением роли эпифауны: здесь преобладают губки, а также двустворчатые моллюски, усонюгие ракообразные и офиуры. Средняя биомасса бентоса здесь составляет 294 г/м^2 . В целом рассмотренные участки моря достаточно богаты заселены донными животными, а главенствующие формы бентоса встречаются в пищевом спектре синего краба (Кун, Микулич, 1954; Тарвердиева, 1979; Надточий и др., 1999; Кли-

нушкин, 2018). Необходимо отметить, что на обилие кормового бентоса в питании синего краба могут оказывать влияние конкурентные отношения других гидробионтов. Например, на участке у Шантарских островов наблюдается наибольшее перекрытие ареалов синего и камчатского крабов, что приводит к высокой пищевой конкуренции в скоплениях у полуострова Лисянского и в заливе Шелихова (Левин, 2001; Кобликов и др., 2010).

Отрицательная аллометрическая зависимость между линейными и весовыми характеристиками крабов в скоплениях северной части Охотского моря обусловлена, скорее всего, особенностями физиологического состояния крабов в весенне-летний период: значительной затратой энергии на сезонные миграции и воспроизводство. Воспроизводство связано с достижением особями половой зрелости и, вероятно, совпадает по времени с наибольшим замедлением роста. Для анализа особенностей роста самцов и самок синего краба из скоплений в северной части Охотского моря с помощью уравнения Бергаланфи, были выделены периоды роста: период до наступления половой зрелости, период после наступления половой зрелости и период старости.

Для этого была найдена граница между периодом неполовозрелости и периодом наступления половой зрелости. В северо-восточной части Охотского моря половозрелые особи самцов и самок отмечались при достижении размеров 88.5 и 79.4 мм соответственно, на участках западной части Охотского моря – 73.3 и 71.7 мм (Клинушкин, 2022). Интересно отметить факт, замеченный Буяновским и др. (1999): самки синего краба на западно-камчатском шельфе становятся половозрелыми на 9–10 году жизни, что совпадает с данными других исследований Клинушкина (2022). Вероятно, продуцирование половых продуктов самками происходит при такой же ШК. Так, необходимо отметить, что рост самок и самцов *P. camtschaticus* не различается до наступления размера 50%-ной половозрелости, при схожей скорости роста и динамике размерно-весовых показателей синего и камчатского крабов (Webber, 1967; Somerton, Macintosh, 1983; Dew, 1990; Pual et. al., 1991; Лысенко, Гайдаев, 2005; Дворецкий, 2011; Борисов и др., 2016).

Поиск границы между периодом половозрелости и старости оказался возможным благодаря особенностям линьки ракообразных: линька у молоди краба происходит значительно чаще, чем у взрослых особей, а по мере роста крабов частота линек снижается. На основании этого можно предположить, что достижение определенных размеров, при которых линька происходит один раз в два года, является началом периода старости. Для самцов из залива Шелихова такая вели-

чина ШК составила 150 мм, для самцов из скоплений у полуострова Лисянского и Шантарских островов – 130 и 110 мм соответственно (Лысенко, 2001a; Клинушкин, 2022).

Для самок синего краба из северо-восточной части Охотского моря определен двухлетний репродуктивный цикл, что вероятно распространяется и на самок из других скоплений. Так, при достижении половозрелости самки синего краба спариваются и откладывают икру раз в два года и соответственно линяют с такой же периодичностью (Буяновский и др., 1999; Лысенко, 2001b). Поэтому имеются трудности в определении начала периода старости у самок. Так как исследователи отмечают сходство скорости роста самок и самцов в период неполовозрелости, можно предположить, что продолжительность периода половой зрелости у них одинакова. У самцов из залива Шелихова продолжительность периода половой зрелости составила 12 лет, у самцов из скоплений у полуострова Лисянского и Шантарских островов – 16 и 18 лет соответственно. На основании отмеченной длительности периода половой зрелости самцов определена продолжительность периода половой зрелости у самок, после которого начинается период старости. У самок из залива Шелихова период половой зрелости составил с 10 до 21 года, у самок из выборки у полуострова Лисянского – с 11 до 26 лет, а у самок из скоплений у Шантарских островов с 13 до 30 лет.

Рассчитанные уравнения роста для скоплений в Охотском море позволили обнаружить различия общей продолжительности жизни и длительности периодов роста. Эти различия являются следствием различий в условиях обитания крабов: температура у полуострова Лисянского и Шантарских островов понижена по сравнению с заливом Шелихова. На основании расчетов, выполненных по уравнениям роста, общая продолжительность жизни самцов крабов составила: 23 года – для скопления залива Шелихова, 35 лет – у полуострова Лисянского и 42 года – у Шантарских островов. Общая продолжительность жизни самок составила 30, 36 и 41 год, соответственно. Согласно исследованиям других авторов, изучавшим рост синего краба в Беринговом море и на восточном шельфе Сахалина, продолжительность жизни самцов составила 21 и 23 года соответственно (Михеев, 2011; Федотов, Черниенко, 2019). Вероятно, условия обитания синего краба в заливе Шелихова близки к условиям на восточном шельфе Сахалина и в Беринговом море.

Для синего краба в Охотском море наблюдается увеличение продолжительности жизни при обитании в более прохладных водах. То есть продолжительность жизни крабов в заливе Шелихова, где температура воды сравнительно выше, меньше, чем крабов, обитающих у Шантарских

островов, где температура воды ниже. Сходная особенность выявлена для морского черенка *Siliqua patula* из десяти популяций побережья США, где от южных популяций к северным увеличивается общая продолжительность жизни (Weymouth et al., 1931).

Различия длительности периодов роста тако- вы: в период половой зрелости активный рост самцов на участках северо-западной части Охотского моря продолжается 16 лет у полуострова Лисянского и 18 лет у Шантарских островов, а в заливе Шелихова – всего 12 лет. У крабов из скопления в заливе Шелихова наблюдается наивысший темп роста. Поэтому половой зрелости самцы достигают уже на 7 году жизни, в отличие от крабов из скоплений у полуострова Лисянского и Шантарских островов (11 и 14 годы соответствен- но). По всей видимости, различные условия обита- ния накладывают специфический отпечаток на относительную популяционную продуктивность и морфометрические индексы синего краба (Клинушкин, 2019; Клинушкин и др., 2021).

Для крабов в заливе Шелихова, обитающих при более высокой температуре, характерна специфическая продолжительность периодов роста и уменьшение общей продолжительности жизни. На основании данных, полученных на других членистоногих, можно предположить, что для них характерны и некоторые другие особенности: уменьшение длительности периода между линь- ками, увеличение частоты линек и увеличение прироста за линьку (Hale, 1965; Leersnyder, 1972; Dvoretzky, Dvoretzky, 2014, 2015).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение параметров роста синего краба из скоплений в северной части Охотского моря, а именно в заливе Шелихова, на участках западнее полуострова Лисянского и у Шантарских островов, выявило достоверные различия в размерах и массе особей. Полученный результат является свидетельством адаптации синего краба к разным условиям обитания. Более высокие темпы роста и более крупные размеры особей отмечены в скоп- лении в заливе Шелихова по сравнению с изучен- ными участками в северо-западной части Охот- ского моря.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Т.Б. Морозову и А.Ю Яковлеву (КамчатНИРО), Д.А. Ботневу (ВНИРО), Д.А. Абаеву (МагаданНИРО), помогавшим в сборе ма- териала в море, а также сотрудникам ХабаровскНИРО.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа подготовлена в рамках ежегодного мониторинга и выполнения государственного задания Минобрнауки РФ в 2011–2015 гг.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных в экспериментах и условия ухода за ними были соблюдены.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что какой-либо конфликт инте- ресов отсутствует.

ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ АВТОРОВ

Д.В. Артеменков – проведение размерно-частотно- го анализа и расчет темпов роста синего краба, стати- стический анализ, написание и подготовка рукописи; С.В. Клинушкин, А.В. Харитонов, Д.О. Сологуб – сбор биоматериала, интерпретация результатов, напи- сание и редактирование рукописи. Все авторы участ- вовали в обсуждении результатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисов Р.Р., Печенкин Д.С., Ковачева Н.П. и др. Срав- нение раннего онтогенеза синего *Paralithodes platy- pus* и камчатского *Paralithodes camtschaticus* крабов (Decapoda, Lithodidae) // Труды ВНИРО. 2016. Т. 163. С. 94–107.
- Букин С.Д., Мясоедов В.И., Низяев С.А. и др. Динамика пространственного распределения и некоторые особенности биологии синего краба северной ча- сти Тихого океана // Морские промысловые беспоз- звоночные. Сборник научных трудов. М.: ВНИРО, 1988. С. 4–16.
- Буяновский А.И., Вагин А.В., Полонский В.Е. и др. О не- которых особенностях экологии камчатского и си- ного крабов в районе северо-западной Камчатки // Прибрежные гидробиологические исследования. М.: ВНИРО, 1999. С. 126–142.
- Винберг Г.Г. Линейные размеры и масса тела животных // Журнал общей биологии. 1971. Т. 32. № 6. С. 714–723.
- Винберг Г.Г., Печень Г.А. Рост, скорость развития и пло- довитость в зависимости от условий среды // Мето- ды определения продукции водных животных. Минск: Вышэйшая школа, 1968. С. 45–47.
- Виноградов Л.Г. О географическом распространении камчатского краба // Известия ТИНРО. 1946. Т. 22. С. 195–232.
- Виноградов Л.Г. Десятиногие ракообразные Охотского моря // Известия ТИНРО. 1947. Т. 25. С. 67–125.
- Виноградов Л.Г. Определитель креветок, раков и кра- бов Дальнего Востока // Известия ТИНРО. 1950. Т. 33. С. 180–356.

- Виноградов Л.Г. Камчатское стадо крабов // Природа. 1968. № 7. С. 43–50.
- Дворецкий А.Г. Модель роста молоди камчатского краба в Баренцевом море // Труды Зоологического института РАН. 2011. Т. 315. № 1. С. 75–84.
- Долженков В.Н., Жигалов И.А. Особенности распределения крабов *Chionoecetes opilio*, *Lithodes aequispina*, *Paralithodes platypus* (Crustacea: Decapoda) и гидрологические условия их обитания на материковом склоне северо-восточной части Охотского моря в летний период // Известия ТИНРО. 2001. Т. 128. С. 611–619.
- Заика В.Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: Наукова думка, 1972. 142 с.
- Золотухина Л.С. Колючий краб *Paralithodes brevipes* северо-западной части Татарского пролива и его плодовитость // Известия ТИНРО. 2009. Т. 157. С. 107–119.
- Клинушкин С.В. Питание синего краба *Paralithodes platypus* в заливе Бабушкина (Охотское море) в 2011 г. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. П.-Камчатский. 2018. Вып. 49. С. 69–74. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2018.49.69-74>
- Клинушкин С.В. Плодовитость синего краба в северной части Охотского моря // Труды ВНИРО. 2019. Т. 175. С. 36–47.
- Клинушкин С.В., Харитонов А.В., Диденко Д.С. Внутривидовая морфологическая изменчивость синего краба северной части Охотского моря // Труды ВНИРО. 2021. Т. 185. С. 22–31. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2021-185-22-31>
- Клинушкин С.В. Размер половозрелости синего краба *Paralithodes platypus* в северной части Охотского моря // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2022. № 64. С. 34–39.
- Клитин А.К. К вопросу об определении возраста камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) // Труды СахНИРО. 2003. Т. 5. С. 133–145.
- Кобликов В.Н., Борилко О.Ю., Пономарев С.С. О росте численности синего краба (*Paralithodes platypus*) в заливе Петра Великого (Японское море) // Известия ТИНРО. 2010. Т. 16. С. 68–78.
- Кобликов В.Н., Павлючков В.А., Надточий В.А. Бентос континентального шельфа Охотского моря: состав, распределение, запасы // Известия ТИНРО. 1990. Т. 111. С. 27–38.
- Кун М.С., Микулич Л.В. О составе пищи дальневосточных крабов в летний сезон // Известия ТИНРО. 1954. Т. 41. С. 319–332.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Левин В.С. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*. Биология, промысел, воспроизводство. СПб.: Ижица, 2001. 198 с.
- Лысенко В.Н. Особенности линьки камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на западнокамчатском шельфе // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. Сборник научных трудов. М.: ВНИРО, 2001а. С. 111–119.
- Лысенко В.Н. Особенности биологии самок синего краба *Paralithodes platypus* в северо-восточной части Охотского моря // Известия ТИНРО. 2001б. Т. 128. Ч. 2. С. 523–532.
- Лысенко В.Н., Гайдаев В.Э. Рост камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в северной части западнокамчатского шельфа // Известия ТИНРО. 2005. Т. 143. С. 119–127.
- Мельник А.М., Абаев А.Д., Васильев А.Г. и др. Крабы и крабоиды северной части Охотского моря. Магадан: МагаданНИРО, 2014. 198 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
- Михеев А.А. Возрастная детерминация размерного состава улова на основе разделения смеси вероятностных распределений // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. 2011. Вып. 22. С. 77–91.
- Надточий В.А., Чучукало В.И., Кобликов В.Н. Особенности питания синего краба (*Paralithodes platypus*) в Беринговом море в осенний период // Известия ТИНРО. 1999. Т. 126. С. 113–116.
- Низяев С.А., Букин С.Д., Клитин А.К. и др. Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России. Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2006. 114 с.
- Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Наука, 1965. 382 с.
- Переладов М.В. Особенности распределения и поведения камчатского краба на прибрежных мелководьях Баренцева моря // Камчатский краб в Баренцевом море. 2-е изд., перераб. и доп. Мурманск: ПИНРО, 2003. С. 152–170.
- Пинчуков М. А., Беренбойм Б. И. Линька и рост камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. 2-е изд., 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 Декапода дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО, 1979. 59 с.
- Родин В.Е., Мясоедов В.И. Биологическая характеристика популяции камчатского краба в северо-западной части Охотского моря // Известия ТИНРО. 1982. Т. 106. С. 3–10.
- Слизкин А.Г. Экологическая характеристика беринговоморской популяции синего краба (*Paralithodes platypus* Brandt, 1850) // Известия ТИНРО. 1972. Т. 81. С. 201–208.
- Слизкин А.Г., Сафронов С.Г. Промысловые крабы прикамчатских вод. Петропавловск-Камчатский: Северная Пацифика, 2000. 180 с.
- Тарвердиева М.И. Питание синего краба *Paralithodes platypus* в Беринговом море // Биология моря. 1979. № 1. С. 53–57.
- Федотов П.А., Черниенко И.С. Размерный состав и темпы роста самцов синего краба (*Paralithodes platypus* Brandt, 1850) в российском секторе Берингова моря // Известия ТИНРО. 2019. Т. 196. С. 81–89. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-196-81-89>

- Черниенко И.С. Рост камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в северо-западной части Охотского моря // Известия ТИНРО. 2010. Т. 163. С. 1–25.
- Чернявский В.И. Циркуляционные системы Охотского моря // Известия ТИНРО. 1981. Т. 105. С. 13–19.
- Чернявский В.И. Особенности формирования термики деятельного слоя Охотского моря // Океанол. основы биол. продуктив. сев.-зап. части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО, 1992. С. 91–104.
- Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. Т 1. Владивосток: Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр (ТИНРО-центр), 2001. 580 с.
- Ansell A.D. The rate of growth of the hard clam *Mercenaria mercenaria* (L.) throughout the geographical range // ICES J. Marine Science. 1968. V. 31. № 3. P. 364–409. <https://doi.org/10.1093/icesjms/31.3.364>
- Belchier M.P., Shelton M., Chapman C.J. The identification and measurement of fluorescent age-pigment abundance in the brain of a crustacean (*Nephrops norvegicus*) by confocal microscopy // Comp. Biochem. Physiol. B. 1994. V. 108. P. 157–164. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(94\)90061-2](https://doi.org/10.1016/0305-0491(94)90061-2)
- Bertalanffy L. Von. Principles and theory of growth // Fundamental Aspects of Normal and Malignant Growth. Amsterdam: Elsevier, 1960. P. 137–259.
- Dew C.B. Behavioral ecology of podding red king crab, *Paralithodes camtschatica* // Canadian J. Fisheries and Aquatic Sciences. 1990. V. 47. P. 1944–1958. <https://doi.org/10.1139/f90-219>
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Size-at-age of juvenile red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the coastal Barents Sea // Cahiers de Biologie Marine. 2014. V. 55. № 1. P. 43–48. <https://doi.org/10.21411/CBM.A.D19FAC73>
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Size at maturity of female red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, from the coastal zone of Kola Peninsula (southern Barents Sea) // Cahiers de Biologie Marine. 2015. V. 56. № 1. P. 49–54. <https://doi.org/10.21411/CBM.A.9EBE5D8C>
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) fisheries in Russian waters: historical review and present status // Reviews in Fish Biology and Fisheries. 2018. V. 28. № 2. P. 331–353. <https://doi.org/10.1007/s11160-017-9510-1>
- Ettershank G. A new approach to the problem of longevity in the Antarctic Krill (*Euphausia superba*) // J. Crustacean Biol. 1984. V. 4. P. 295–305. <https://doi.org/10.1163/1937240X84X00679>
- Farber-Lorda J. Length-weight relationships and coefficient of condition of *Euphausia superba* and *Thysanoessa macrura* (Crustacea: Euphausiacea) southwest Indian Ocean during summer // Mar. Biol. 1994. V. 118. P. 645–650. <https://doi.org/10.1007/BF00347512>
- Filina E.A. Spermatogenesis and physiological maturity of male red king crab (*Paralithodes camtschaticus*, Tilesius 1815) and snow crab (*Chionoecetes opilio* Fabricius, 1788) in the Barents Sea // Marine Biology Research. 2011. V. 7. P. 289–296. <https://doi.org/10.1080/17451000.2010.497188>
- Froese R., Winker H., Coro G. et al. A new approach for estimating stock status from length frequency data // ICES J. Marine Science. 2018. V. 75. № 6. P. 2004–2015. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy078>
- Haddon M., Modelling and Quantitative Methods in Fisheries. 2nd ed. London: Chapman & Hall CRC Press, 2011. 449 p.
- Hale W.G. Post-embryonic development in some species of Collembola // Pedobiologia. 1965. V. 5. № 3. P. 228–243.
- Harries F.H., Henderson C.F. Growth of insects with reference to progression factors for successive growth stages // Ann. Entomol. Soc. America. 1938. V. 31. P. 557–572. <https://doi.org/10.1093/aesa/31.4.557>
- Hartnoll R.G. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda, Brachyura) // Crustaceana. 1974. V. 27. № 2. P. 131–136.
- Hartnoll R.G. The determination of relative growth in Crustacea // Crustaceana. 1978. V. 34. № 3. P. 281–293.
- Hawkes C.R., Meyers T.R., Shirley T.C. Growth of Alaska blue king crab, *Paralithodes platypus* (Brandt), parasitized by the rhizocephalan *Briarosaccus callosus* Boschma // Crustaceana. 1987. V. 52. P. 78–84.
- Herter H., Daly B., Swingle J.S., Lean C. Morphometrics, fecundity, and hatch timing of blue king crabs (*Paralithodes platypus*) from the Bering Strait // J. Crustacean Biology. 2011. V. 31. № 2. P. 304–312. <https://doi.org/10.1651/10-3348.1>
- Hilborn R., Walters C.J. Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty. N.Y.: Chapman and Hall, 1992. 570 p.
- Kilda R., Driscoll J.G. Age determination in crustaceans: a review // Hydrobiologia. 2017. V. 799. P. 21–36. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3233-0>
- Komai T., Yakovlev Y.M. Decapod crustaceans collected during the biological expedition to the Kamchatka Peninsula and the North Kuril Islands in 1997 // Natural History Research Special Issue. 2000. № 7. P. 301–322.
- Leersnyder M. De. Influence de la temperature sur la frequence des muccs et le taux do croissance d'Eriocheir sinensis H. Milne-Edwards (Crustace Decapode Brachyoure) // Cahiers de Biologie Marine. 1972. V. 13. № 3. P. 351–355.
- Love M.S., York A. A comparison of the fish assemblages associated with an oil/gas pipeline and adjacent seafloor in the Santa Barbara Channel, Southern California Bight // Bulletin of Marine Science. 2005. V. 77. P. 101–117.
- McLaughlin P.A., Komai T., Lemaitre R. et al. Part I. Lithoidea, Lomisoidea & Paguroidea // Annotated Checklist of Anomuran Decapod Crustaceans of the World (Exclusive of the Kiwaoidea and Families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea). Raffles Bulletin of Zoology. 2010. V. 23. P. 5–107.
- Mildenberger T.K., Taylor M.H., Wolff M. TropFishR: an R package for fisheries analysis with length-frequency data // Methods in Ecology and Evolution. 2017. V. 8. № 11. P. 1520–1527. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12791>

- Nicol S. Some limitations on the use of the lipofuscin ageing technique // *Mar. Biol.* 1987. V. 93. P. 609–614. <https://doi.org/10.1007/BF00392798>
- Otto R.S., Cummiskey P.A., Growth of adult male blue king crab (*Paralithodes platypus*) // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs. Fairbanks: University of Alaska Fairbanks, 1989. P. 245–258.
- Otto R.S., Macintosh R.A., Cummiskey P.A., Fecundity and other reproductive parameters of female red king crab (*Paralithodes camtschatica*) in Bristol Bay and Norton Sound, Alaska // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs. Fairbanks: University of Alaska Fairbanks, 1990. P. 65–90.
- Paul, J.M., Paul A.J., Otto R.S. et al. Spermatophore presence in relation to carapace length for eastern Bering Sea blue king crab (*Paralithodes platypus*, Brandt, 1850) and red king crab (*P. camtschaticus*, Tilesius, 1815) // *J. Shellfish Research*. 1991. P. 10. № 1. P. 157–163.
- Powell G.C. Growth of king crabs in the vicinity of Kodiak Island, Alaska // Alaska Department of Fish and Game Informational Leaflet. Report № 92. Kodiak: Alaska Department of Fish and Game, 1967. 106 p.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. 2016. Vienna, Austria. (Electronic resource). URL: <http://www.R-project.org/> (дата обращения: 11.02.2020 г.).
- Scrucra L. GA: A Package for Genetic Algorithms in R // *J. Statistical Software*. 2013. V. 53. № 4. P. 1–37. <https://doi.org/10.18637/jss.v053.i04>
- Scrucra L. On some extensions to GA package: hybrid optimization, parallelization and islands evolution. 2016. arXiv: 1605.01931. (Electronic resource). URL: <http://www.arxiv.org/abs/1605.01931> (дата обращения: 02.08.2021 г.).
- Siegel V., Nicol S. Population parameters // *Krill Biology, Ecology and Fisheries*. London: Blackwell Science, 2000. P. 103–149.
- Somerton D.A., Macintosh R.A. The size at sexual maturity of blue king crab, *Paralithodes platypus*, in Alaska // *Fishery Bulletin*. 1983. V. 81. № 3. P. 621–628.
- Stevens B.G., Swiney K.M. Growth of female red king crabs *Paralithodes camtschaticus* during pubertal, primiparous, and multiparous molts // *Alaska Fish. Res. Bull.* 2007. V. 12. P. 270–277.
- Stevens B.G., Lovrich G.A. King crabs of the World: Species and distributions // *King Crabs of the World Biology and Fisheries Management*. FL: Taylor & Francis Group, 2014. P. 1–29.
- Taylor M.H., Mildenerberger T.K. Extending electronic length frequency analysis in R // *Fisheries Management and Ecology*. 2017. V. 24. № 4. P. 330–338. <https://doi.org/10.1111/fme.12232>
- Weber D.D. Growth of the immature king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // *Bulletin of the International North Pacific Fisheries Commission*. 1967. V. 21. P. 21–53.
- Weymouth F.W., McMillan H.C., Rich W.H. Latitude and relative growth in the razor clam, *Siliqua patula* // *J. Exp. Biol.* 1931. V. 8. № 3. P. 228–249.
- Wicksten M.K. Range extensions of offshore decapod crustaceans from California and western Mexico // *CA: California Fish and Game*. 1987. V. 73. P. 54–56.
- Wicksten M.K. Decapod Crustacea of the Californian and Oregonian Zoogeographic Provinces. Auckland: Magnolia Press, 2011. 307 p.

Growth Features of Blue King Crab *Paralithodes platypus* in the Northern Part of the Sea of Okhotsk

D. V. Artemenkov^{1,*}, S. V. Klinushkin², A. V. Kharitonov³, and D. O. Sologub¹

¹Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Okružhnoy proezd, 19, Moscow, 105187 Russia

²Magadan Branch of VNIRO (MagadanNIRO), Portovaya street, 36/10, Magadan, 685000 Russia

³Khabarovsk Branch of VNIRO (KhabarovskNIRO), Amurskij avenue, 13a, Khabarovsk, 680028 Russia

*e-mail: dmitriy.artemenkov@gmail.com

Growth characteristics of the blue king crab *Paralithodes platypus* inhabiting the northern part of the Sea of Okhotsk were analyzed. The samples have been collected by the trap-recapture surveys in the northeastern Okhotsk Sea (Shelikhov Bay) in 2013–2015, in the northwestern Okhotsk Sea (west of the Lisyansky Peninsula) in 2012–2015, and near the Shantar Islands in 2011–2015. Growth peculiarities of different age groups of male and female crabs are described by Bertalanffy equation. This equation was obtained using the ELEFAN dimensional distribution method, which was optimized by a genetic algorithm in the R software environment. Analysis of growth patterns under different environmental conditions allowed us to assess the adaptive abilities of blue king crab. The males in the Shelikhov Bay reach the maximal carapace width (CW_{inf}) 171.4 mm that is larger than CW_{inf} of the males from the Lisyansky Peninsula (152.5 mm), and Shantar Islands (130.6 mm). A similar growth pattern has been observed in females. They reach the maximal CW_{inf} of 145.9 mm in the Shelikhov Bay, of 128.3 mm in the Lisyansky Peninsula, and 115.7 mm in the Shantar Islands. Growth rates were significantly higher for crabs from the Shelikhov Bay than for crabs from the northwestern Sea of Okhotsk, where habitat conditions are less favorable for blue crab.

Keywords: blue king crab *Paralithodes platypus*, linear growth, ELEFAN, genetic algorithm, TropFishR, Sea of Okhotsk