

**Л.С.Золотухина**  
(Хабаровское отделение ТИНРО-центра)

**ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ И НОВЫЕ ВЗГЛЯДЫ  
НА ПОПУЛЯЦИОННУЮ СТРУКТУРУ КАМЧАТСКОГО  
КРАБА *PARALITHODES CAMTSCHATICUS*  
В РАЙОНЕ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТАТАРСКОГО ПРОЛИВА  
(ЯПОНСКОЕ МОРЕ) И У ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ**

По современным представлениям российских ученых о популяционной структуре камчатского краба западнокамчатского шельфа, здесь обитают пять субпопуляций одной суперпопуляции. Субпопуляции выделялись согласно представлениям о миграциях крабов и идеям В.Н.Беклемишева (1960) о независимых, полузависимых, зависимых субпопуляциях и псевдопопуляциях. Управление биоресурсами и организация охраны камчатского краба у западной Камчатки основывались именно на таких взглядах на пространственную и функциональную структуру краба.

В Тихом океане выделяется 12 наиболее высокопродуктивных популяций камчатского краба (Родин, 1985). Среди них, по нашему мнению, есть две наиболее сходных: западнокамчатская и североприморская (северо-западная часть Татарского пролива). Они отличаются от других значительной вытянутостью нагульной части ареала взрослых особей вдоль шельфа с юга на север; большой протяженностью этого ареала (около 5° с.ш.); выгодным расположением района воспроизводства относительно течений, которые обеспечивают массовый вынос личинок за пределы нагульной части ареала взрослых особей; наличием мест, благоприятных для оседания личиночных стадий, и наличием обширных для обитания взрослых особей участков дна.

Наши исследования в Татарском проливе позволяют дополнить знания о биологии камчатского краба, а также предложить свою версию популяционной структуры краба северо-западной части Татарского пролива и западнокамчатского шельфа.

**Материал и методика**

Хабаровское отделение ТИНРО-центра проводит наблюдения за промыслом камчатского краба в Татарском проливе с 1993 г. Суда базировались в Совгаванском районе Хабаровского края. Район промысла расположен между 47 и 51° с.ш. вдоль материковой части Татарского пролива (рис. 1). Лов краба производился ловушками японского типа, собранными в промысловые порядки. Промысловое усилие в сутки составляло 10–15 порядков по 50 ловушек в каждом. Приманкой на этом промысле служила мороженая сельдь. Застой ловушек длился 2–3 сут.



Рис. 1. Северо-западная часть Татарского пролива (Японское море). Район исследований камчатского краба Хабаровским отделением ТИНРО в 1993–2000 гг.

Fig. 1. Northwest region of Tatarsky Strait (Sea of Japan). Area for Khabarovsk division TINRO red king crab surveys during 1993–2000

Исследования проводились на судах “Ликеная” и “Диснай” в 1999 и 2000 гг. в северо-западной части Татарского пролива в Японском море. Камчатского краба учитывали из уловов, при этом подразделяя состав улова на группы: самцов промыслового (ширина карапакса более 150 мм) и непромыслового (менее 150 мм) размеров и самок – половозрелых и неполовозрелых (24950 особей в 1999 и 42751

особей в 2000 г.). Кроме этого количества стандартному биологическому анализу было подвергнуто 2873 особи в 1999 и 3409 особи в 2000 г. Станций-наблюдений (состав улова и биологический анализ краба из 1 порядка, т.е. 50 ловушек) выполнено по 190 в 1999 и 2000 гг.

Измерения ширины карапакса производили штангенциркулем с точностью до 1 мм. Все биологические работы выполнялись по стандартным методикам (Руководство ..., 1979). На биологический анализ отбирали по 30–50 особей из каждого порядка крабовых ловушек.

На каждый промысловый порядок заполнялась учетная карточка по следующему образцу: дата постановки порядка; дата выборки порядка; количество просмотренных ловушек; координаты постановки порядка; глубина постановки порядка; количество крабов каждого вида (с разделением по полу, а также по размерам на половозрелых и неполовозрелых) в каждой ловушке.

Рисунки распределения камчатского краба по данным ловушечных съемок ХоТИНРО-центра в 1999 г. (5 судов МРТК, МРТР, СТР, СРТМ; 437 станций-наблюдений; биологический анализ камчатского краба – более 9000 особей) выполнены Г.В.Новомодным и В.С.Шемякиным (ХоТИНРО-центр) на основе метода сплайн-аппроксимации (Столяренко, Иванов, 1988) с использованием компьютерной программы его реализации Map Designer for Windows ver. 2.1 ©ВНИРО ©Поляков А.В. Статистическую обработку первичного материала, собранного на судах “Лике-

най” и “Диснай” выполнил С.Ф.Золотухин в программах “Excel” и “Statistica”. Графики выполнены в программе “Excel”.

## **Обзор исследований биологии камчатского краба на шельфе западной Камчатки**

### *Промысел*

Промысел камчатского краба в российских водах западной Камчатки начали японцы. И.Г.Закс (1936) относит начало развития их крабоконсервной промышленности к 1906 г., а ее интенсивное развитие на юге этого района пришлось на 1916 г. (Румянцев, 1945). Промысел осуществлялся вдоль южной части западнокамчатского побережья у р.Озерной в 7–8 милях от берега. На о.Парамушир японцами был построен первый крабоконсервный завод. В 1920 г. на западном побережье Камчатки было уже несколько береговых японских заводов по переработке краба, а в море промыслили 17 плавучих крабоконсервных факторий и целые флотилии мелких добывающих шхун. Число японских береговых заводов и тоннаж японских краболовов неуклонно возрастали (Румянцев, 1945). Таким образом, на одной только озерновской группировке краба крупномасштабный промысел развивался более 15 лет.

Как только японские промышленники отметили, что в озерновском районе средний улов краба на одну сеть стал уменьшаться, они начали искать новые промысловые скопления краба в более северных районах. В 1924 г. обнаружены мощные запасы краба в районе р.Ича, а в 1926 г. – у мыса Хайрюзова (Румянцев, 1945). Все последующие годы промысел проводился в основном на скоплениях промысловых самцов камчатского краба именно в северных районах. С 1928 г. на шельфе западной Камчатки начали работу советские плавучие крабоконсервные заводы.

По мнению Л.Е.Румянцева (1945), главной причиной сокращения промысла в южной части западнокамчатского шельфа явилось истощение местной сырьевой базы, в основном за счет вылова крупного краба с шириной карапакса до 19 см, мясо которого считалось лучшим, чем на севере, качества. Выводы Л.Е.Румянцева позднее подтвердил Ю.И.Галкин (1959), который объяснил причины трех падений численности краба западной Камчатки (с 1924 по 1958 гг.) чрезмерным выловом взрослых самцов.

Таким образом, история промысла краба у западной Камчатки показывает, что он базировался в основном на двух скоплениях самцов: на крайнем юге – в озерновском районе – и на крайнем севере – в хайрюзовском.

### *Миграции*

Мечение камчатского краба на шельфе западной Камчатки еще в первой половине XX в. осуществляли как японские (Matsukawa, 1933), так и российские (Виноградов, 1945) ученые. Причины миграций краба по направлению “глубина–мелководье” были понятны всем исследователям. Дискуссию вызвал вопрос о миграциях краба по направлению “север–юг” вдоль западнокамчатского шельфа. Л.Е.Румянцев (1945) пришел к выводу, что из озерновского района краб мигрирует с юга на север. Миграции поколений самцов краба на юг убедительно показаны Л.Г.Виноградовым (1971) на примере динамики их размерного состава.

Российские исследователи (Виноградов, 1945) в самых северных районах – хайрюзовском и ичинском – пометили 1958 шт. крабов и выяснили, что около 90 % крабов оставались в своих районах, а 4 %

покинули места, где они были помечены. На основе данных мечения Л.Г.Виноградов выделил 4 отдельных района: озерновский, кихчинский, ичинский и хайрюзовский. В дальнейшем Ю.И.Галкин (1960) назвал все косяки краба в пределах одного района “миграционной группой” и выделил еще один – колпаковский – район с отдельной “миграционной группировкой” краба, перемещавшейся в основном на юг. В 1961 г. В.И.Чекунова (1969), работая в колпаковском районе, наблюдала группировку краба, мигрировавшую на север. Она выяснила, что во всех районах западной Камчатки крабы по мере продвижения с мест зимовки к берегу делятся на 2 группировки, одна из которых продвигается на север, другая – на юг. В.Е.Родин (1985) проследил передвижение в 1980–1983 гг. урожайного поколения краба с севера на юг, из хайрюзовского в кихчинский район, и сообщил, что аналогичная картина наблюдалась здесь и в предыдущие годы.

В 90-е гг. биологи ТИНРО (Долженков и др., 2000) отмечали, что значительная доля западнокамчатского краба (особенно крупные, с шириной карапакса 130 мм и более, самцы) находится в районе южнее 54°N, тогда как ранее 90–99 % камчатского краба обитали севернее этой границы. Это было объяснено ростом численности самцов и вследствие этого масштабными перемещениями самцов с севера на юг. Анализируя накопленные за большой период данные, А.Г.Слизкин и С.Г.Сафронов (2000) заключили, что подрастающие крабы постепенно смещаются в центральные и южные подрайоны западнокамчатского шельфа, поддерживая в них численность наиболее крупных крабов.

Итак, исследователи южных районов западнокамчатского шельфа (Румянцев, 1945) отмечали миграции камчатского краба на север. Исследователи северного района (Виноградов, 1971) наблюдали миграции краба на юг. Исследователи всего района – или в обоих направлениях (Чекунова, 1969), или на юг.

Мы считаем, что уровень миграционной активности камчатского краба очень высок. Это хорошо иллюстрирует В.Е.Родин (1969) на картах распределения молоди камчатского краба весной и летом. Он представил статистически достоверные данные трехкратной траловой съемки в апреле–сентябре 1964 г., на которых ясно видно, что район концентраций молоди с плотностью от 500 до 1000 особей на 30 мин траление переместился с мая до июля из хайрюзовского района в район Облуковина–Сопочное (Родин, 1969). К сожалению, автор сделал совершенно другие выводы. Он не посчитал, что эти неполовозрелые особи способны мигрировать так далеко на юг, и только в более поздних работах (Федосеев, Родин, 1986) соглашается с тем, что неполовозрелые крабы способны достигать кихчинского района при благоприятных гидрологических условиях. По нашему мнению, миграционная активность неполовозрелых самок и самцов до первого нереста одинаково высока. После первого нереста самки тяготеют к обитанию в районе нерестилищ и не стремятся совершать протяженных миграций. Самцы сохраняют высокий уровень миграционной активности всю жизнь. Поэтому мы считаем, что камчатский краб на шельфе западной Камчатки мигрирует как на юг, так и на север, однако его миграции на юг являются более дружными и четко выраженными.

#### *Район воспроизводства (нереста и выпуска личинок)*

По мнению Л.Г.Виноградова (1945, 1969, 1971), Ю.И.Галкина (1960), Р.Р.Макарова (1964), район воспроизводства камчатского краба на шель-

фе западной Камчатки находится в хайрюзовском районе. Схема распределения пелагических личинок камчатского краба (Макаров, 1964) ясно показывает исключительное значение мыса Хайрюзова, у которого отмечены наиболее плотные концентрации зоза I весной и более поздних стадий зоза летом. Данные Л.Г.Виноградова (1969) о количестве зоза на западнокамчатском шельфе также свидетельствуют о том, что выпуск личинок происходит почти исключительно в хайрюзовском и ичинском районах. Специалисты подчеркивали, что сосредоточение личинок краба в хайрюзовском и ичинском районах и к северу от них делает весьма вероятным почти исключительное или преобладающее значение самого северного хайрюзовского района в воспроизводстве краба (Виноградов, 1969). Наибольшей эффективности, по мнению Л.Г.Виноградова (1945), на западнокамчатском шельфе достигает выпуск личинок самками камчатского краба в районе у мыса Хайрюзова, потому что течение выносит личинок в Пенжинскую губу. Наименьшей эффективности выпуск личинок достигает южнее ичинского района, так как личинки, вероятнее всего, не достигают благоприятных для оседания мест и, как считал Ю.И.Галкин (1959), вскоре после опускания на дно погибают, и в эти участки приходит подрастающая молодь с севера.

Редкое нахождение самок в озерновском и малочисленность их в кихчинском районе необходимо объяснять с точки зрения большей привязанности самок к месту воспроизводства, которая выработалась у них в процессе эволюции. Это проявляется главным образом в меньшей степени миграционной активности самок, чем самцов. Простое объяснение, что самки, отягощенные икрой, отстают от движения на юг и только немногие из них достигают самого южного района (Виноградов, 1971), можно дополнить современными знаниями о биологии самок камчатского краба. Согласно данным одного долговременного эксперимента, у самок западнокамчатского краба после достижения половозрелости продолжительность жизни гораздо меньше, чем у самцов (Matsuura, Takeshita, 1990). Возможно, именно из-за меньшей, чем у самцов, продолжительности жизни и меньшей, чем у самцов, миграционной активности в озерновском районе отмечают минимальное количество самок, причем размеры их преимущественно крупные.

Некоторые исследователи, однако, утверждают, что нерест краба и выпуск личинок происходят вдоль всего западнокамчатского шельфа и до развития промысла краба в кихчинском и озерновском районах, по видимому, происходило значительное воспроизводство личинок (Федосеев, Родин, 1986).

По нашему мнению, район нереста и выпуска личинок камчатского краба на шельфе западной Камчатки лишь один и он ограничен хайрюзовским и северной частью ичинского района. Более южные районы, вероятно, не имеют существенного значения для воспроизводства популяции краба из-за того, что у личинок мало шансов достичь благоприятных мест оседания. По нашему мнению, именно наличие сильных течений в районе мысов определяет выбор самкой камчатского краба места для выпуска личинок.

### *Биология*

Биология камчатского краба изучалась еще с первой половины XX столетия (Matsukawa, 1933; Закс, 1936; Виноградов, 1941). Современные исследователи придерживаются взглядов о том, что камчатский краб размножается один раз в году – весной. Промысел этого вида в Примор-

рье, например, исторически базировался на весенней и осенней его миграциях к берегу (Закс, 1936). Весеннюю миграцию связывали с выпуском личинок и последующим перемещением самок на нерест (откладка икры под абдомен). Осенние миграции никем не были признаны нерестовыми, так как ярко выраженного нереста осенью не было известно. У западной Камчатки выпуск личинок осенью наблюдал Л.Г.Виноградов (1945), но в небольших количествах.

Все исследователи признают, что линька самок следует после выпуска личинок, а линька самцов – после нереста. Также установлено, что “безусловно, в году имеется две линьки самцов: одна непосредственно после спаривания весной, а другая – в конце лета при вторичном подходе к берегу осенью” (Закс, 1936, с. 68). Л.Е.Румянцев (1945) отметил зимнюю линьку краба в озерновском районе и утверждал, что это явление не представляет случайной вспышки, а является отличительной особенностью цикла жизни краба озерновского района. Им также установлено, что самцы камчатского краба озерновского района в весеннем нересте не участвуют и можно было бы предположить, что они нерестятся в другой период, например осенью, так как известна зимняя линька самцов этого же района. Однако массового осеннего нереста никто из исследователей не наблюдал, поэтому термин “зимняя” линька самцов не связывался с осенним нерестом. Тем не менее “зимняя” линька самцов отмечена не только на шельфе западной Камчатки (Румянцев, 1945; Лысенко, 1999), но и на шельфе восточной Камчатки (Лысенко, Федотов, 1999), у Аляски (Родин, 1985), у Сахалина (Скалкин, Семенова, 1957).

Логично было предполагать, что зимняя линька самцов следует после осеннего нереста, но таких выводов не сделал никто.

#### *Популяционная структура*

Л.Г.Виноградов (1945) отмечал немногочисленные факты осеннего выпуска личинок самками камчатского краба на шельфе западной Камчатки, что может предполагать наличие двух разделенных сроками нереста группировок. В.Е.Родин (1985) также указывал на существование 2 типов биологических циклов камчатского краба в различных районах его ареала. На западнокамчатском шельфе по срокам линьки самцов и по другим критериям он выделял две группировки – одну на севере, а другую – на юге этого района.

Работа И.А.Балахнина и И.В.Дробницкой (1969) также показывает наличие двух внутривидовых группировок камчатского краба, которые в определенном соотношении присутствуют почти на всем протяжении западнокамчатского шельфа. Из этого же района В.Н.Лысенко (1999) получил данные о двух группах краба, различающихся сроками линьки, причем доли краба с “зимней” и “летней” линькой оказались очень схожими с данными И.А.Балахнина и И.В.Дробницкой. Однако уровень аллозимной изменчивости камчатского краба, исследованный электрофоретическим анализом по 53 ферментам и общим белкам, кодируемым 92 локусами (Балакирев, Федосеев, 1994), показал, что аллельная изменчивость была обнаружена всего по 23 локусам. При этом исследователи отметили, что для ракообразных типичны наиболее низкие значения гетерозиготности. Многие специалисты также считают (Яблоков, 1987), что для животных, имеющих планктонную личинку, типичен очень низкий уровень полиморфизма. Для данной ситуации можно предположить, что экологические подходы смогут лучше, чем некоторые биохимические методы, отражать различия популяционной структуры краба.

Л.Г.Виноградов (1969, 1971) детализировал схему локальных миграций краба у западной Камчатки и на ее основе описал механизм воспроизводства запасов камчатского краба в этом районе. Он выяснил, что соотношение самок и самцов во всем западнокамчатском районе близко к 1: 1, но доля самок и молодых самцов в каждой из этих пяти группировок неуклонно уменьшается при продвижении с севера на юг, причем в самом южном озерновском районе им было отмечено почти полное отсутствие самок, молоди и личинок краба. Л.Г.Виноградов начал называть их субпопуляциями одной суперпопуляции и предложил их классификацию согласно идеям В.Н.Беклемишева (1960) и Экмана (цит. по: Виноградов, 1969) по степени их связи с соседними популяциями. В итоге хайрюзовская получила статус независимой субпопуляции; ичинская – полузависимой; кихчинская и колпаковская – зависимых; озерновская – статус псевдопопуляции. В.Е.Родин (1985) полностью поддержал результаты предыдущих исследований, представив графические схемы миграций основных популяций камчатского краба и описал их пространственную и функциональную структуру.

Однако факты, представленные Л.Г.Виноградовым и В.Е.Родиным в вышеуказанных работах, больше свидетельствуют о существовании единой группировки камчатского краба, состоящей из мигрирующих с севера на юг групп близковозрастных генераций, каждая из которых продвигается на определенное расстояние и занимает определенное пространство. Это убедительно, например, показано В.Е.Родиным (1985) по различию средней плодовитости и размеров самок в разных районах западнокамчатского шельфа. В этой же работе он подробно описывает картину “пульсирующих” миграций краба с севера на юг из одной субпопуляции в соседнюю. По нашему мнению, это и есть определение границ районов, занимаемых группами близковозрастных генераций, и описание механизма их передвижения вдоль западнокамчатского шельфа. Различающиеся группы краба В.Е.Родин называет “миграционными группировками” (Родин, 1985, с. 95), но одновременно приравнивает их к субпопуляциям, что, по идеям популяционной биологии, должно означать минимальный уровень смешения этих группировок. Но и в более поздних работах также утверждается, что сезонные миграции краба происходят только в пределах границ субпопуляций (Федосеев, Родин, 1986).

В последнее время некоторые специалисты приходят к другому мнению. Так, анализируя данные 35-летних исследований, А.Г.Слизкин и С.Г.Сафронов (2000) заключили, что камчатский краб от года к году совершает такие протяженные миграции, которые не укладываются в представления о долговременной пространственной стабильности отдельных группировок.

По нашему мнению, структура популяции камчатского краба западной Камчатки не складывается из пяти субпопуляций, а, вероятно, просто состоит из нескольких мигрирующих скоплений близковозрастных группировок краба. Скопления эти не имеют популяционный статус, а представляют биохорологическую специфичность организованности этой популяции.

### **Результаты исследований в Татарском проливе и их обсуждение**

В конце сентября 1999 г. на судне “Ликенай” (Золотухина, Новомодный, 2001) и в сентябре–октябре 2000 г. у мыса Песчаного (48°30'N) нами было обнаружено нерестилище камчатского краба и наблюдался

нереста. Это позволило нам предположить, что в других районах Дальнего Востока зимняя линька самцов (Румянцев, 1945; Скалкин, Семенова, 1957; Лысенко, 1999; Лысенко, Федотов, 1999) также должна наступать после нереста.

В уловах крабовых ловушек в 1999 г. были в большом количестве (500–1000 особей на 50 ловушек) отмечены впервые нерестующие самки с только что отложенной икрой (рис. 2). Эта преднерестовая группировка молодых самок и самцов обитала все лето немного севернее нерестилища – в районе 48°35'N – 48°55'N и весь период наблюдалась исследователями ХоТИНРО-центра. На 1 самца в этой группировке в июле приходилось 11 самок. В августе–сентябре с этого участка преднерестовая группировка в массе начала отходить к нерестилищу в район мыса Песчаного и соотношение самок к самцам было 5,1: 1,0; а в конце сентября стало 1: 1.

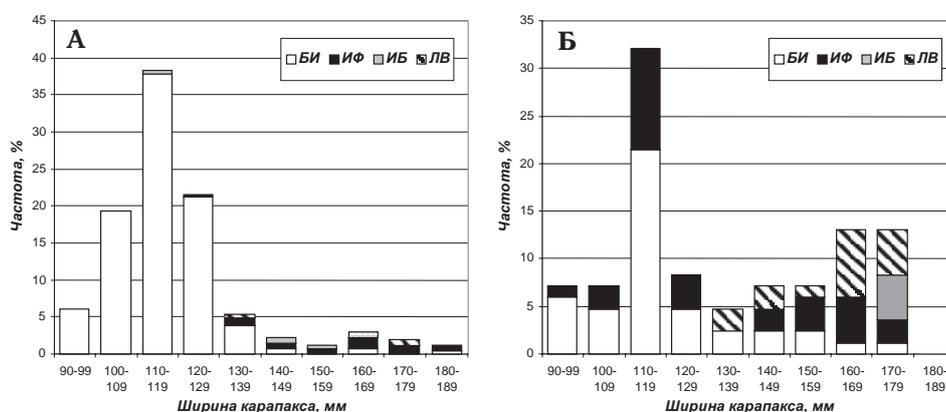


Рис. 2. Размерный состав и состояние икры самок камчатского краба в районе мыса Песчаного – Советская Гавань в августе (А) и сентябре (Б) 1999 г. (по: Золотухина, Новомодный, 2001): БИ – без икры, ИФ – икра фиолетовая, ИБ – икра бурая, ЛВ – личинки выпущены

Fig. 2. Red king crab females size composition and egg stages development from Peschanyi Cape to Sovetskaya Gavan City in August (А) and September (Б), 1999 (after: Золотухина, Новомодный, 2001): БИ – no outside eggs, ИФ – violet colored eggs, ИБ – brown colored eggs, ЛВ – larva released

Одновременно у мыса Песчаного на глубинах более 50 м в ловушках в массовом количестве (до 20 особей на 50 ловушек) отмечались только что выпустившие личинок самки средних и старших размерных групп.

Наблюдения на нерестилище камчатского краба в 1999 г. показали неоднородность распределения самок по глубинам. Самки с вновь отложенной икрой находились в основном на глубинах до 50 м. В это же время самки, выпускавшие личинок, располагались на глубинах от 50 до 100 м (рис. 3).

Анализируя эти факты, мы пришли к выводу, что в северо-западной части Татарского пролива одновременно присутствуют две отдельно нерестующие группировки камчатского краба. Осенью 1999 г. в районе мыса Песчаного на глубинах до 50 м нами была зарегистрирована закладка икры самками осеннерестующей группировки камчатского краба. В это же время на глубинах более 50 м происходил выпуск личинок самками средних и старших возрастных групп. По нашему мнению, это были самки весеннерестующей группировки.

В 2000 г. наши исследования вновь подтвердили осенний нерест краба в Татарском проливе. Динамика изменения доли самок с икрой различных стадий в этом районе с июля по октябрь показана на рис. 4. С июля по октябрь здесь преобладали лишь три (95–99 %) группы: самки без икры, с фиолетовой и бурой икрой, причем доля самок без икры уменьшалась, а доля самок с фиолетовой и бурой икрой – увеличивалась.

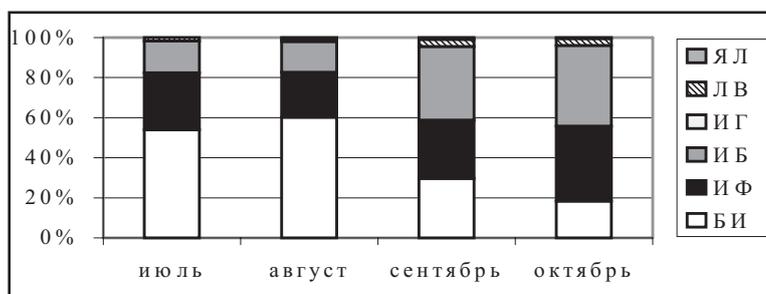
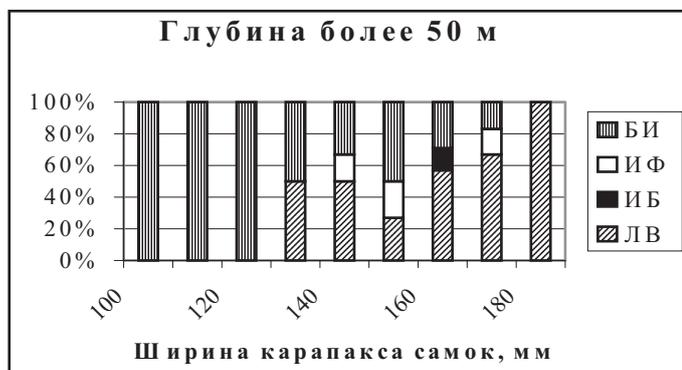


Рис. 3. Доля нерестовавших и выпустивших личинок самок камчатского краба (%) различных размерных групп на нерестилище (мыс Песчаный) на глубинах менее 50 м (внизу) и более 50 м (вверху) в конце сентября 1999 г. Объем исследований – 1200 особей. Обозначения как на рис. 2

Fig. 3. Portion of spawn and larval released different size group red king crab females on the spawning grounds (Peschanyi Cape) within less of 50 m depth (lower) and more 50 m depth (upper) in late September, 1999. Sample is 1200 individuals. Legend as fig. 2

Рис. 4. Доля самок камчатского краба (%) на различных стадиях развития икры (северо-запад Татарского пролива, 2000 г. Объем исследований – 1578 особей): ЯЛ – яловые самки, ЛВ – личинки выпущены, ИГ – икра с “глазками”, ИБ – икра бурая, ИФ – икра фиолетовая, БИ – без икры

Fig. 4. Portion of red king crab females (%) with different stages of egg development (northwest region of Tatarsky Strait, 2000. Sample is 1578 individuals): ЯЛ – adult females without eggs, ЛВ – larva released, ИГ – eggs with eyes, ИБ – brown colored eggs, ИФ – violet colored eggs, БИ – no outside eggs

Судя по картине распределения самок камчатского краба в северо-западной части Татарского пролива (рис. 5), в районе мыса Песчаного имеется общий для двух группировок район воспроизводства (нерест и выпуск личинок) от мыса Песчаного до мыса Золотого, и, по данным наших исследований, половозрелые самки обеих группировок одновременно присутствуют в этом районе.

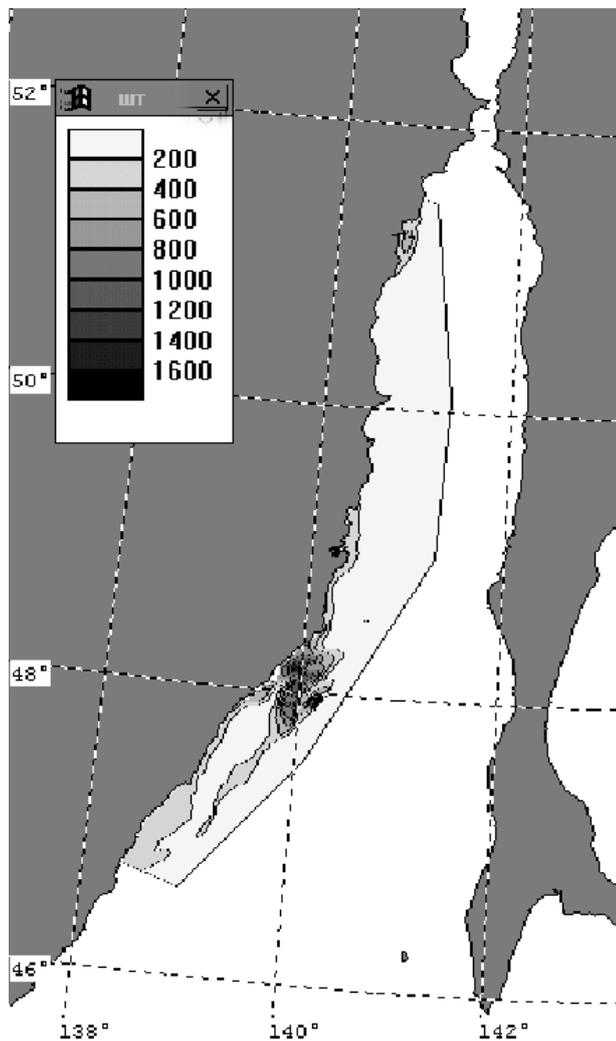


Рис. 5. Распределение самок камчатского краба в июне–сентябре 1999 г. в северо-западной части Татарского пролива. Выделяются два района скопления половозрелых самок: 1) вдоль всего берега на мелководье располагаются самки, вынашивающие икру; 2) в районе 140°E 48°N (у мыса Песчаного) плотные скопления двух групп самок: нерестящиеся самки и самки, выпускающие личинок. Группы разделены изобатой 50 м. Скопление самок, выпускающих личинок, сильно вытянуто и начинается в общем скоплении у мыса Песчаного, располагаясь глубже изобаты 50 м по струе течения с севера на юг до 47°N

Fig. 5. Red king crab female distribution in northwestern portion of Tatarsky Strait in June–September, 1999. Two female concentration sites are observed: 1) females, which bear eggs, are located within shallow waters along coast line; 2) near Peschany Cape (140°E 48°N) we can see concentrations of two female groups: spawn-

ing females and larva releasing ones. This two groups are divided by 50 m isobath. Larva releasing female concentration is long one and located from the mutual concentration near Peschanyi Cape to 47°N, within more then 50 m depth

#### *Гидрология и роль течений*

Из гидрологических особенностей рассматриваемого района отмечено (Зуенко, 1994), что между 45 и 52°N всю весну и лето сохраняется холодный подповерхностный слой (ХПС) толщиной до 50 м с температурой 0–2 °C и соленостью 33–34 ‰, который распространяется от сезонного термоклина местами до дна. Эти условия являются оптимальными для закладки и развития икры камчатского краба (Закс, 1936; Воробьев, Воробьева, 1944; Виноградов, 1945; Родин, 1985). Отмеченное нами нерестилище камчатского краба у мыса Песчаного расположено в районе 48°30'N, т.е. в области распространения ХПС.

Район мыса Песчаного находится в области течений, направленных вдоль берега с севера на юг и обеспечивающих перенос личинок. Личинки камчатского краба, которых самки выпускают на изобатах более 50 м, выносятся течениями много южнее, за пределы нагульного ареала взрослых, к прибрежному водорослевому поясу, где и оседают. Специальных исследований по поиску молоди краба не производилось, однако некото-

рые сведения об этом имеются. Водолазы, работавшие на северо-западе Татарского пролива на промысле морского ежа, наблюдали там молодь камчатского краба (личное сообщение Н.М.Панасенко, ХоТИНРО). Также имеются данные (личное сообщение заведующего Тернейской НИС ТИНРО-центра И.З.Парпуры) о находках молоди камчатского краба в желудках трески в период экспериментального лова ее снюрреводом у берегов северной части Приморского края. Фитоценоз прибрежного водорослевого пояса, который располагается вдоль побережья в районе мыса Золотого и южнее, выполняет, очевидно, для камчатского краба северо-западной части Татарского пролива ту же роль, что и пласты анфельции для крабов зал. Петра Великого (Закс, 1936) или сесильный бентос в районе Гижигинской губы у о.Енгальчев (Виноградов, 1971), где молодь краба находит укрытие от хищников и благоприятные условия для питания.

#### *Жизненный цикл*

Об осеннем нересте камчатского краба в Японском море имеются лишь краткие упоминания. Явление это не исследовано, хотя при необходимости специалисты охотно ссылаются на этот факт (Родин и др., 1997; Мясников, 2000). Обычно считается, что осенью периодически наблюдается продолжение весеннего нереста (В.Я.Федосеев, личное сообщение). Однако известно, что у камчатского краба существует определенная динамика нереста: начинают нерест впервые нерестящиеся (Matsuura, Takeshita, 1990) и маломерные группы, а к окончанию нереста увеличивается доля старших возрастных групп (Федосеев, Родин, 1986). Именно такую картину мы и наблюдали в Татарском проливе в 1999 и 2000 гг., и по динамике она не походила на затухание весеннего нереста.

Можно было бы также предположить, что осенний нерест – это более ранний нерест впервые нерестующих самок, что отмечено не только для камчатского (Matsuura, Takeshita, 1990), но и для краба-стригуна опилио (Коп, 1980). Однако у камчатского краба разница в сроках составляет всего лишь один месяц.

Известно, что развитие икры впервые нерестующих самок происходит 14 мес (Matsuura, Takeshita, 1990), и можно было бы предположить, что осенью выпускают личинок лишь впервые нерестующие самки. Но в наших пробах осенью присутствовали все возрастные группы самок (от 100 до 180 мм по ширине карапакса).

Исходя из вышеуказанных фактов мы предполагаем наличие в Татарском проливе двух отдельных группировок камчатского краба. Жизненный цикл этих группировок, скорее всего, следующий: весной (апрель–июнь) в район воспроизводства подходят самцы и самки, обитавшие к северу от репродуктивной части ареала. Сюда же весной выпускать личинок приходят самки осенненерестующей группировки, обитавшие южнее района воспроизводства. Половозрелые самцы осенненерестующей группировки в это время находятся на местах нагула к югу от района воспроизводства и не принимают участия в нересте.

Осенью (сентябрь–ноябрь) на нерестилища приходят самцы и самки, обитавшие к югу от репродуктивной части ареала. Сюда же выпускать личинок приходят самки весенненерестующей группировки, обитавшие севернее нерестилищ. Половозрелые самцы весенненерестующей группировки в это время находятся на местах нагула к северу от нерестилищ и не принимают участия в нересте.

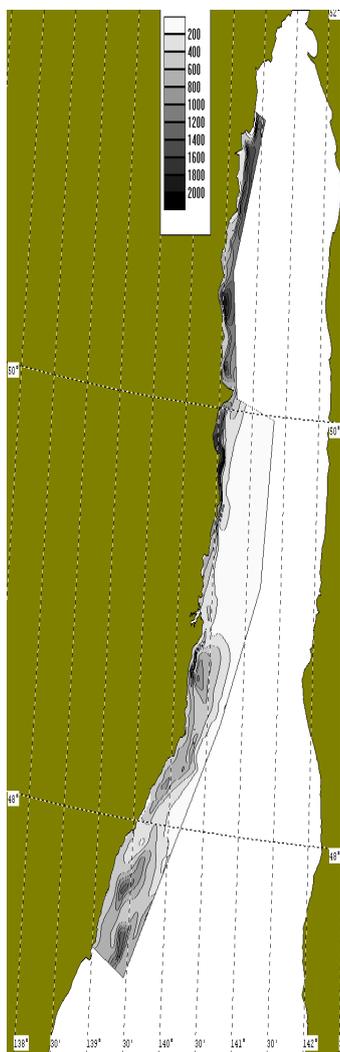
Севернее района воспроизводства (от бухты Андрея до мыса Мапаца) в летний период формируется преднерестовая группировка рекру-

тов краба осенненерестующей популяции. Ширина карапакса этой группировки в 1999 г. составляла от 100 до 140 мм (см. рис. 2). Именно этот район, вероятнее всего, может служить контрольной акваторией для прогнозирования численности краба северо-западной части Татарского пролива.

По нашему мнению, в северо-западной части Татарского пролива обитают две географически изолированные группировки камчатского краба, жизненные циклы которых различаются по времени нереста.

#### *Популяционная структура*

Анализируя исторические данные И.Г.Закса (1936), Л.Г.Виноградова (1946) о промысле краба в Татарском проливе и современные сведения ХоТИНРО за 1993–1999 гг. (Новомодный, 2001), можно отметить, что в западной части Татарского пролива в прошлом и в настоящее время выделяются две территориально разобщенные группировки промысловых самцов. По нашему мнению, это и есть весенне- и осенненерестующая группировки.



Южная область распространения этих группировок (мыс Песчаный – мыс Золотой) – это места нагула половозрелых самцов осенненерестующей группировки, где они с весны до осени совершают кормовые миграции, продвигаясь к берегу или на глубины в зависимости от гидрологической обстановки.

Северная область распространения группировок краба Татарского пролива (мыс Бона – пос. Де-Кастри) – место нагула половозрелых самцов весенненерестующей группировки, куда к лету после нереста они отходят нагуливаясь до зимы (рис. 6).

Рис. 6. Пространственное распределение промысловых самцов камчатского краба (экз./км<sup>2</sup>) в западной части Татарского пролива летом 1999 г. (по: Новомодный, 2001). К северу от 49°N выделяются плотные скопления отнерестившихся весной самцов, мигрирующих на север. К югу от 49°N начинают формироваться скопления самцов, которые будут участвовать в осеннем нересте

Fig. 6. Adult (more 150 mm carapace width) red king crab males distribution (individuals per km<sup>2</sup>) in western region of Tatarsky Strait in summer, 1999 (after: Новомодный, 2001). There are some strong concentration sites of post-spawn males to the north of 49°N, which migrate to the north. Also concentrations with males, which will take part in fall spawning starts to form to the south of 49°N

И в южной, и в северной части Татарского пролива на основании исследований ХоТИНРО в настоящее время выделяют по несколько так

называемых “промысловых скоплений” (Новомодный, 2001) камчатского краба. В южной части – это районы от мыса Золотого до пос. Нельма и от пос. Гроссевичи до мыса Песчаного. В северной части – от мыса Боэна до мыса Сюркум, от мыса Сюркум до мыса Сивучьего, от мыса Сивучьего до Де-Кастри. По нашему мнению, это близковозрастные группировки осенне- и весенненерестующего краба.

Нагульный ареал самок вытянут вдоль берега (см. рис. 5). Севернее мыса Песчаного нагуливается весенненерестующая группировка самок, а южнее мыса Песчаного – осенненерестующая. Скопления самок менее подвижны, чем скопления самцов, и держатся на глубинах менее 50 м до поздней осени (ноябрь–декабрь). В конце декабря происходит откочевка на зимовку к глубинам до 200 м, где они держатся до марта.

### **Сходство с западнокамчатской популяцией**

Литературные источники по камчатскому крабу на шельфе западной Камчатки, которые содержат много противоречивых сведений о его биологии, а также новые материалы ХоТИНРО 1993–2000 гг. по крабу северо-западной части Татарского пролива, изложенные выше, дали нам основание предложить свою версию популяционной структуры камчатского краба.

Рассматривая литературные данные, мы убедились в том, что характерные географические черты ареала и биологии камчатского краба Татарского пролива присущи также и западнокамчатскому крабу. Это приблизительно равная протяженность трофической части их ареалов; меридиональная их ориентация; сходство протяженности (около 1° с.ш.) основных районов воспроизводства; сходство гидрологических характеристик района воспроизводства, расположенных в областях сильных течений, которые выносят личинок за пределы нагульной части ареала взрослых особей; наличие летней и зимней линьки самцов после весеннего и осеннего нереста. Течение, проходящее вдоль шельфа западной Камчатки, направлено на север, и основной район воспроизводства краба расположен в северной части нагульного ареала взрослых особей. Течение, проходящее вдоль шельфа северо-западной части Татарского пролива, направлено на юг, и основной район воспроизводства краба расположен в южной части нагульного ареала взрослых особей.

Исходя из данных о существовании в начале XX в. на шельфе западной Камчатки двух мощных скоплений самцов на севере и на юге района, на которых базировался промысел краба, об отмеченных В.Е.Родиным (1985) на севере и юге района двух типах биологических циклов краба и других подобных данных, логично предположить, что и популяционная структура краба на шельфе западной Камчатки и на северо-западе Татарского пролива может оказаться сходной и представленной двумя сезонными группировками. Районы кормовых миграций половозрелых самцов и самок различных группировок разделены. Каждая группировка отличается сроками нереста, линьки и выпуска личинок. Осенненерестующие группировки в обоих районах обитают к югу от района воспроизводства, а весенненерестующие – к северу.

Группировки, имеющие вышеперечисленные отличия, согласно принципам популяционной биологии (Майр, 1974; Одум, 1975; Яблоков, 1987), должны иметь статус сезонных рас, а следовательно, самостоятельных популяций. Однако, обсуждая статус популяций краба Татарского пролива, мы не склонны придерживаться взглядов Л.Г.Виноградова (1969, 1971) и В.Е.Родина (1985) о пространственной и функциональной структуре

субпопуляций камчатского краба, так как в настоящее время они уже не выдерживают критики современных (Яблоков, 1987) представлений популяционной биологии.

В контексте наших взглядов о популяционной структуре камчатского краба, по-видимому, можно утверждать, что в озерновском (крайнем южном) районе большую долю составляют половозрелые самцы (старших возрастных групп) одной лишь осенненерестующей популяции. В кихчинском, колпаковском, ичинском, – присутствуют мигрирующие на север и на юг особи из обеих популяций. В хайрюзовском районе, по нашему мнению, численно преобладают особи весенненерестующей популяции.

Основным местом нереста и выпуска личинок краба западной Камчатки является хайрюзовский район. Его используют обе сезонные расы. Стратегическим вопросом воспроизводства является то, какая из рас обитает ближе к этому району. Протяженность всего района обитания краба у западной Камчатки составляет около 5° с.ш. – от 52°35'N до 57°40'N (Румянцев, 1945; Виноградов, 1945). В хайрюзовском районе до мыса Южного обитает весенненерестующая популяция, старшие возрастные группы которой нагуливаются в основном к северу от мест воспроизводства, т.е. в пределах протяженности 1,5° с.ш. Остальные три с половиной градуса протяженности ареала западнокамчатского краба в озерновском, кихчинском, колпаковском и ичинском районах, по нашему предположению, занимает осенненерестующая популяция, половозрелые особи которой нагуливаются к югу от мест нереста и вынуждены совершать далекие миграции по своей обширной и протяженной части трофического ареала. Доля особей весенненерестующей популяции в этих четырех районах, судя по данным И.А.Балахнина и И.В.Дробницкой (1969) и В.Н.Лысенко (1999), невелика. Мы предполагаем, что половозрелым особям весенненерестующей популяции не требуются протяженные миграции, чтобы добраться до нерестилищ, и поэтому наблюдается их ярко выраженный и дружный весенний нерест. Особи осенненерестующей популяции рассредоточены на большей акватории, протяженность их миграций значительно больше, и из-за этого сроки их нереста могут быть значительно растянуты во времени.

Вторая причина более яркой выраженности весеннего нереста – в различии динамики температурных процессов весной и осенью. Весенний нерест происходит на фоне динамичного подъема температуры воды, и влияние этого фактора на сроки нереста краба несомненно. Осенний нерест наблюдается на спаде температуры воды, и процесс этот, как известно биологам из многих примеров, инертен и значительно растянут во времени.

Совершенно аналогично в северо-западной части Татарского пролива в районе воспроизводства от мыса Песчаного до мыса Золотого, от 48°30'N до 47°20'N, обитает осенненерестующая популяция, и поэтому осенний нерест здесь хорошо выражен. По причине того, что нагульная часть ареала весенненерестующей популяции растянута от мыса Песчаного до Де-Кастри (от 48°30'N до 51°40'N) на протяжении более 3° с.ш. (рис. 7), весенний нерест в этом районе может быть выражен гораздо слабее.

Основным местом нагула молоди краба на шельфе западной Камчатки является ичинский и хайрюзовский районы, где В.Е.Родин (1969) отмечал плотности от 500 до 1000 особей на 1 траление. Его аналогом в Татарском проливе является район от мыса Мапаца до бухты Андрея, где мы отмечали плотности молоди краба более 1000 особей на порядок из 50 ловушек. По нашему мнению, по количественным съемкам молоди

в вышеуказанных районах можно прогнозировать численность промыслового краба.

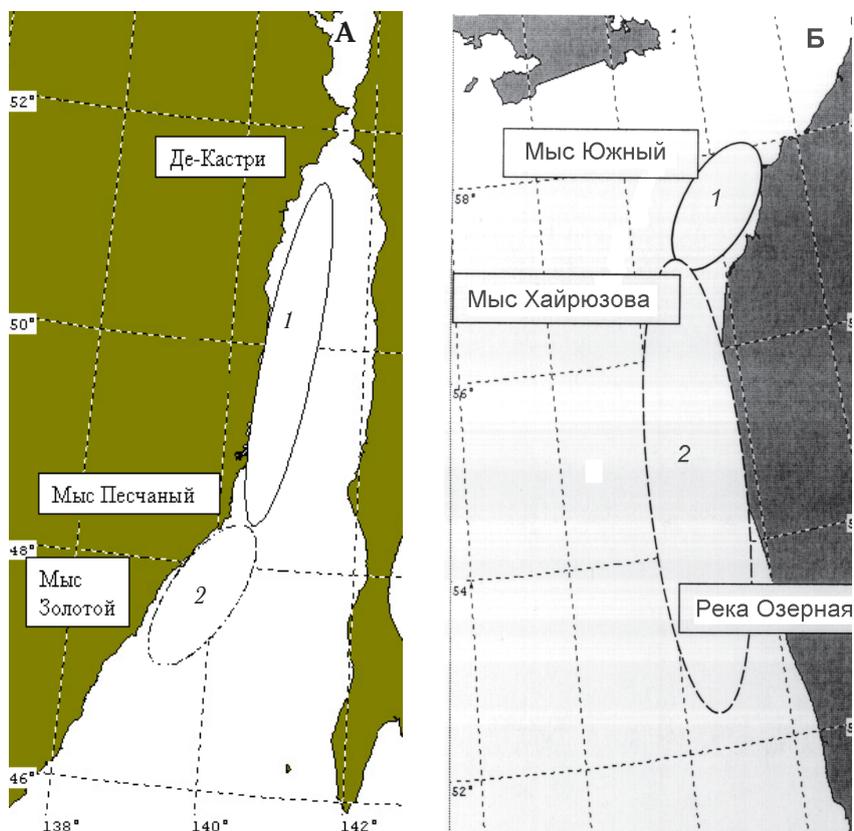


Рис. 7. Ареалы старших возрастных группировок самцов камчатского краба весенне- (1) и осенненерестующей (2) популяций в северо-западной части Татарского пролива (А) и у западной Камчатки (Б)

Fig. 7. Ranges of spring-spawn (1) and fall-spawn (2) adult red king crab male in northwest region of Tatarsky Strait (А) and in western Kamchatka (Б)

### Заклучение

В 1999 и 2000 гг. в сентябре–октябре в Татарском проливе был зарегистрирован массовый нерест камчатского краба. Плотность первые нерестующих особей составляла 500–1000 экз. на 50 ловушек, а плотность выпускающих личинок самок – около 20 экз. на 50 ловушек. Это указывает на существование в северо-западной части Татарского пролива двух сезонных рас камчатского краба, а также дает нам основание рассматривать зимнюю линьку самцов Татарского пролива как следующую после осеннего нереста.

Известные сведения и данные о сходстве двух популяций камчатского краба позволяют полагать, что как в северо-западной части Татарского пролива, так и на шельфе западной Камчатки группировки камчатского краба могут состоять из двух сезонных рас (осенне- и весенненерестующей), трофические части ареалов которых располагаются вокруг одного общего для обеих рас района воспроизводства. В Татарском проливе район воспроизводства располагается от мыса Песчаного до мыса Золотого, у западной Камчатки – в Хайрюзовском районе. Каждая из сезонных рас является самостоятельной популяцией.

Степень выраженности весеннего или осеннего нереста, по-видимому, зависит от того, ареал какой расы располагается в районе воспроизводства. На шельфе западной Камчатки весенненерестующая раса обитает в районе воспроизводства, и поэтому здесь наиболее выражен весенний нерест, а в северо-западной части Татарского пролива осенненерестующая раса обитает в районе воспроизводства, поэтому здесь ясно выражен осенний нерест.

Новый взгляд на популяционную структуру камчатского краба означает, что известные пять субпопуляций одной суперпопуляции краба западной Камчатки (Виноградов, 1969), вероятно, являются просто раздельно обитающими скоплениями близковозрастных группировок краба весенне- и осенненерестующей популяций.

Различные возрастные группировки краба, возможно, имеют разный уровень миграционной активности и по мере роста могут увеличивать дистанцию удаленности от района воспроизводства. В этом заключается специфичность биохорологической организованности популяции.

На современном этапе существования западнокамчатского краба наличие слабовыраженной осенненерестующей расы почти не имеет значения для уровня его нынешнего воспроизводства, однако, как известно, подобные свойства могут иметь большое значение в плане филогенеза как запасной эволюционный компонент устойчивости популяции на протяжении длительного периода ее существования.

#### Литература

**Балакирев Е.С., Федосеев В.Я.** Оценка уровня аллозимной изменчивости у камчатского краба *Paralithodes camtschatica* // Тез. докл. Всерос. конф. "Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса (включая промысел)". – Астрахань, 1994. – С. 386–387.

**Балахин И.А., Дробницкая И.В.** Серологический анализ камчатского краба (*Paralithodes camtschatica* Tilesius) // Тр. ВНИРО. – 1969. – Т. 65. – С. 386–391.

**Беклемишев В.Н.** Пространственная и функциональная структура популяций // Бюлл. МОИП (отд. биол.). – 1960. – Т. 65, вып. 2. – С. 41–50.

**Виноградов Л.Г.** Камчатский краб. – Владивосток: ТИНРО, 1941. – 94 с.

**Виноградов Л.Г.** Годичный цикл жизни и миграции краба в северной части западнокамчатского шельфа // Изв. ТИНРО. – 1945. – Т. 19. – С. 4–54.

**Виноградов Л.Г.** О географическом распространении камчатского краба // Изв. ТИНРО. – 1946. – Т. 22. – С. 195–231.

**Виноградов Л.Г.** О механизме воспроизводства запасов камчатского краба (*Paralithodes camtschatica* Tilesius) в Охотском море у западного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. – 1969. – Т. 65. – С. 337–344.

**Виноградов Л.Г.** О расположении и связях популяций камчатского краба (*Paralithodes camtschatica* Tilesius) в пределах его видového ареала // Основы биологической продуктивности океана и её использование. – М.: Наука, 1971. – С. 201–205.

**Воробьев В.П., Воробьева Л.И.** Что нужно знать рыбаку о крабе. – Владивосток: ТИНРО, 1944. – 24 с.

**Галкин Ю.И.** О причинах сокращения численности камчатского краба у западного побережья Камчатки // Рыб. хоз-во. – 1959. – № 4. – С. 9–12.

**Галкин Ю.И.** Акклиматизация и перевозка камчатского краба // Тр. МБИ. – 1960. – Вып. 2 (б). – С. 253–269.

**Долженков В.Н., Кобликов В.Н., Родин В.Е., Слизкин А.Г., Мясо-едов В.И.** Состояние западно-камчатской популяции камчатского краба // Рыб. хоз-во. – 2000. – № 3. – С. 35–37.

**Закс И.Г.** Биология и промысел краба (*Paralithodes camtschatica* Tilesius) в Приморье // Вестн. ДВФАН СССР. – 1936. – № 18. – С. 49–80.

**Золотухина Л.С., Новомодный Г.В.** О массовом осеннем выклеве личинок и нересте камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius) в западной части Татарского пролива в 1999 году // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России: Сб. науч. тр. – М.: Изд-во ВНИРО, 2001. – С. 132–136.

**Зуенко Ю.И.** Холодный подповерхностный слой в Японском море // Комплексные исследования морских гидробионтов и условий их обитания. – Владивосток: ТИНРО, 1994. – С. 40–45.

**Лысенко В.Н.** “Зимняя” линька камчатского краба на западнокамчатском шельфе // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки: Тез. докл. област. науч.-практ. конф. – Петропавловск-Камчатский, 1999. – С. 69–70.

**Лысенко В.Н., Федотов П.А.** Распределение и некоторые особенности биологии шельфовых видов крабов у восточного побережья Камчатки // Там же. – Петропавловск-Камчатский, 1999. – С. 71–72.

**Майр Э.** Популяции, виды и эволюция. – М.: Мир, 1974. – 460 с.

**Макаров Р.Р.** Распределение пелагических личинок камчатского краба у западного побережья Камчатки // Рыб. хоз-во. – 1964. – № 7. – С. 23–26.

**Мясников В.Г.** Промысловые беспозвоночные северо-западной части Японского моря // Рыб. хоз-во. – 2000. – № 3. – С. 30–31.

**Новомодный Г.В.** Пространственное распределение, динамика уловов и промысел крабов (Lithodidae, Majidae) в западной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. – 2001. – Т. 128. – С. 666–684.

**Одум Ю.** Основы экологии. – М.: Мир. – 1975. – 740 с.

**Родин В.Е.** Особенности распределения скоплений камчатского краба у западного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. – 1969. – Т. 65. – С. 368–377.

**Родин В.Е.** Пространственная и функциональная структура популяции камчатского краба // Изв. ТИНРО. – 1985. – Т. 11. – С. 86–97.

**Родин В.Е., Блинов Ю.Г., Мирошников В.В.** Ресурсы крабов в российской экономической зоне Дальневосточных морей // Рыб. хоз-во. – 1997. – № 6. – С. 27–29.

**Румянцев Л.Е.** Миграции краба у южной части западного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. – 1945. – Т. 19. – С. 55–70.

**Руководство** по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей. – Владивосток: ТИНРО, 1979. – 59 с.

**Скалкин В.А., Семенова А.Е.** Некоторые данные по зимней линьке крабов в водах Сахалина // Изв. ТИНРО. – 1957. – Т. 44. – С. 252–253.

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

**Столяренко Д.А., Иванов Б.Г.** Метод сплайн-аппроксимации плотности для оценки запасов по результатам траловых донных съемок на примере креветки *Pandalus borealis* у Шпицбергена // Морские промысл. беспозвоночные: Сб. науч. тр. – М.: ВНИРО, 1988. – С. 45–70.

**Федосеев В.Я., Родин В.Е.** Воспроизводство и формирование популяционной структуры камчатского краба // Динамика численности промысловых животных дальневосточных морей. – Владивосток: ТИНРО, 1986. – С. 35–46.

**Чекунова В. И.** Границы миграционных районов камчатского краба у западного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. – 1969. – Т. 65. – С. 345–352.

**Яблоков А. В.** Популяционная биология. – М.: Высш. шк., 1987. – 303 с.

**Коп Т.** Studies on the life history of the Zuwai crab, *Chionoecetes opilio* // Spec. Publ. Sado Mar. Biol. Stat., Niigata Univ. Ser. 2. – 1980. – P. 1–64.

**Matsuura S., Takeshita K.** Longevity of Red King Crab, *Paralithodes camtschatica*, revealed by long-term rearing study // Proc. Internat. Symp. on King and Tanner crabs. – AK, USA: Anchorage, 1990. – P. 181–188.

**Marukawa H.** Biological and fishery research on Japanese king crab (*Paralithodes camtschatica* Tilesius) // J. Imp. Fish. Experimental Sta. Tokyo. – 1933. – № 4, Paper № 37 (in Japanese, English abstract).

Поступила в редакцию 26.11.01 г.