

## ПРОМЫСЛОВЫЕ ВИДЫ И ИХ БИОЛОГИЯ

УДК 595.384.51: (265.53)

**Пространственное распределение и функциональная структура ареала краба-стригуна опилио в северной части Охотского моря**А.Н. Карасёв<sup>1</sup>, М.Г. Карпинский<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Филиал Кузбасского государственного технического университета им. Т.Ф. Горбачёва в г. Новокузнецке (НФ ФГБОУ ВО «КузГТУ»), г. Новокузнецк

<sup>2</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва

E-mail: karpinsky@vniro.ru

По материалам двух траловых (1997 и 2000 гг.), двух ловушечных съёмок (1992 и 2001 гг.) и 153 промысловых рейсов (1992–2007 гг.) проанализировано распределение краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* в северной части Охотского моря. На основании распределения размерных и половых групп, дополненного литературными данными, составлена функциональная структура ареала исследуемого вида. Центром структуры принимается зона размножения — расположенные вблизи кромки шельфа плотные скопления самок с отложенными на плеоподы яйцами или уже выпустивших личинок. Оседание пелагических личинок происходит в верхней части шельфа на глубинах до 100 м, где мальки подрастают до 2 лет, после чего спускаются глубже. В этой зоне, определенной как зона немигрирующей молодежи, у крабов наступает половозрелость и они начинают онтогенетическую миграцию в сторону зоны размножения. В ходе миграции самки спариваются, проходят терминальную линьку и в зону размножения приходят с кладкой яиц на плеоподах, где живут до 6 лет после линьки. У самцов терминальная линька происходит постепенно, небольшими частями от общего количества, и перелинявшие особи замедляют и прекращают миграцию. При этом от наступления половозрелости до терминальной линьки может пройти несколько линек роста. В результате часть самцов после терминальной линьки остаются на пути миграции, часть, достигнув зоны размножения, следуют в зону нагула промысловых самцов, где и происходит терминальная линька. Эта зона — основной район промысла. В зону размножения эти самцы возвращаются незадолго до естественной гибели, на 3–4 год после терминальной линьки. Такая структура снижает негативную роль каннибализма на ранних стадиях развития.

**Ключевые слова:** краб-стригун *Chionoecetes opilio*, северная часть Охотского моря, распределение, миграции, функциональная структура ареала.

**ВВЕДЕНИЕ**

Краб-стригун *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788) надсемейства крабов-пауков (Majoidea) — один из самых массовых и ши-

роко распространенных видов крабов на Дальнем Востоке, встречается в Северной Пацифике, в Охотском, Беринговом и Японском морях. Кроме того, он обитает в морях Вос-

точно-Сибирском, Лаптевых, Чукотском и Бофорта, а также в северо-западной части Атлантического океана, на шельфе и в верхней части континентального склона, на глубинах от 7 до 1000 м, в основном от 20 до 400 м [Виноградов, 1947; Петряшов и др., 1993]. Впрочем, по современным оценкам, вид не встречается глубже 700 м. В 1996 г. он был впервые обнаружен в Баренцевом море и за 20 лет стал там одним из массовых и промысловых видов [Баканев, 2015], а в 2012 г. был найден и в Карском море [Зими́на, 2014]. Кроме краба-стригуна опилио, в Северной Пацифике на шельфе, примерно на тех же глубинах, обитает краб-стригун Бэрда (*C. bairdi* Rathbun, 1924), тогда как глубже, на 400–2000 м — крабы-стригуны ангулятус (*C. angulatus* Rathbun, 1924), таннери (*C. tanneri* Rathbun, 1893), японикус (*C. japonicus* Rathbun, 1932). Несмотря на то, что ареалы этих видов в значительной степени совпадают, они хорошо расходятся по районам своего основного обитания, образуя лишь относительно небольшие зоны смешения.

В северной части Охотского моря промысел краба-стригуна опилио начался относительно недавно, около 30 лет назад: по межправительственному соглашению его стали добывать японские рыбаки. Начавшись с вылова нескольких сотен тонн летом 1988 г., он быстро развивался, стал исключительно российским, вылов вырос до 15–16 тыс. т в 2010–2011 гг. [Крабы-стригуны, 2018], а район промысла стал основным не только в Охотском море, но и на всем Дальнем Востоке. Промысел ведётся исключительно с помощью специализированных крабовых ловушек нескольких модификаций.

Вместе с развитием промысла началось интенсивное изучение этого нового промыслового объекта, проводившееся в основном на промысловых судах, а также в регулярных траловых съёмках ТИПРО. Был собран большой и интересный материал, который позволил детально рассмотреть распределение вида, выяснить особенности развития и жизненного цикла. Некоторые данные оказались для нас недоступными, и их пришлось восполнять из литературных источников. В итоге, на основании всех собранных и проанализированных данных нам удалось построить не только полную схему

функциональной структуры популяции, охватывающую весь жизненный цикл, но и привязать её к конкретному географическому району, построив таким образом функциональную структуру ареала в северной части Охотского моря, что имеет большое значение не только для понимания биологии вида, но и для рационального ведения промысла.

Однако перед тем как анализировать наши данные, надо было понять, что собой представляет основной материал, собранный при помощи ловушек в промысловых рейсах, и как его можно интерпретировать. Ловушки — очень селективное (избирательное) орудие лова, и тот факт, что в уловах присутствовали в основном крупные, половозрелые, коммерчески привлекательные самцы, вызвал вопрос — а где молодь, ювенильные особи и подрастающие самцы? И почему конечности некоторых крабов были значительно меньше, чем у основного большинства улова даже в тех случаях, когда самцы имели промысловые размеры. Для этого было необходимо выяснить некоторые особенности биологического развития вида, которые оказались весьма своеобразны.

Незадолго до начала наших работ канадские исследователи Ж. Конон и М. Комо [Conan, Comeau, 1986] занимавшиеся изучением *C. opilio* в северо-западной части Атлантического океана и столкнувшиеся с теми же проблемами, высказали гипотезу, что у этого вида происходит так называемая терминальная линька. Суть её состоит в том, что самцы, достигнув половозрелости, не могли полноценно спариваться, эта способность приходила только по достижении морфометрической зрелости. Её наступление и происходит при терминальной линьке, становившейся последней в жизни крабов и сопровождающейся аллометрическим ростом — резким изменением соотношения размеров карапакса и конечностей, меняющееся приблизительно с соотношения 60 к 40 на 40 к 60. Наиболее выраженный аллометрический рост наблюдается у клешней, которые становятся значительно больше и шире. Соотношение ширины карапакса и высоты (ширины) клешни позволяет достаточно чётко определить, произошла терминальная линька или нет, на эту тему набран большой материал, причём не только по это-

му, но и по другим видам крабов-стригунов, из разных районов [напр. Моисеев и др., 2018]. В отечественной литературе самцов, претерпевших терминальную линьку, было предложено называть широкопальными, противопоставляя их не прошедшим её, узкопальным [Иванов, Соколов, 1997], и такая терминология прочно вошла в обиход. Половозрелости самцы, как и самки, достигают при ширине карапакса 37–40 мм [Sainte-Marie et al., 1995], но спариваться они начинают в основном только после терминальной линьки, по достижении морфометрической зрелости. Однако, если половозрелость наступает в достаточно узком размерном диапазоне, то терминальная линька может происходить у самцов с шириной карапакса от 41 до 131 мм (по нашим данным). В результате аллометрического роста у самцов, прошедших терминальную линьку, конечности становятся массивными, клешни — крупными, что придаёт им, в том числе и коммерческую ценность, а в поведении они ведут себя более активно, агрессивно, оплодотворяя самок и отгоняя узкопальных самцов от приманки ловушек. После терминальной линьки самцы живут ещё 4–6 лет [Comeau et al., 1991].

У самок терминальная линька происходит сразу после наступления половозрелости и не сопровождается аллометрическим ростом, поэтому они заметно, а порой и очень сильно уступают в размерах самцам. Их конечности, в том числе и клешни, по форме практически такие же, как у неполовозрелых самцов, только короче, а ширина карапакса, по нашим данным, не превышает

98 мм. Изменения поведения, как у терминальных, широкопальных самцов, не происходит.

Проведённые после этого исследования, в том числе и наши, показали обоснованность и справедливость этой гипотезы.

Таким образом, в ловушки проникают в основном широкопальные самцы, оставляя узкопальных вне исследования. Поэтому для оценки распределения узкопальных, малоразмерных, неполовозрелых самцов, были привлечены материалы траловых сборов, рассматривавшиеся отдельно от ловушечных.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основой работы послужили материалы, собранные в двух донных траловых съёмках, проведённых в северной части Охотского моря в 1997 и 2000 г., двух ловушечных съёмках и многочисленных промысловых рейсах, выполненных в период с 1992 по 2007 г.

Из-за большой площади исследуемой акватории траловые съёмки (табл. 1) проводились ФГУП «ТИНРО-центр» одновременно на нескольких судах. В 1997 г. съёмка проводилась по всей акватории Охотского моря, за исключением зал. Шелихова, севернее 54° с.ш. по ортогональной сетке станций, расположенных на расстоянии 0,5° в обоих направлениях. В 2000 г. исследованная акватория была несколько меньше (рис. 1), но сетка станций более подробная, благодаря чему общее количество станций было больше. На биологический анализ отбирали всех крабов вида в трале и проводили по стандартной методике [Михай-

**Таблица 1.** Объём материала, собранный при выполнении траловых съёмок

Судно	Год и сроки работ	Район работ	Кол-во станций	Кол-во биоанализов	Кол-во экз.
РТМ «Магадан»	1997 24.07–06.08	55°30'–59°00' с. ш., 142°59'–155°04' в. д.	67	56	2266
СТМ «ТИНРО»	1997 24.08–25.09	53°28'–58°27' с. ш., 138°29'–154°45' в. д.	111	63	2413
СТР «Дмитрий Песков»	1997 09.07–19.07	53°42'–56°05' с. ш., 136°30'–149°53' в. д.	50	18	328
СТР «Зодиак»	2000 07.08–06.09	56°25'–61°40', 145°56'–159°38'	77	53	2676
СТР «Владимир Сафонов»	2000 25.08–27.09	54°39'–59°11' с. ш., 136°33'–145°28' в. д.	100	80	3821
Всего			405	270	11504

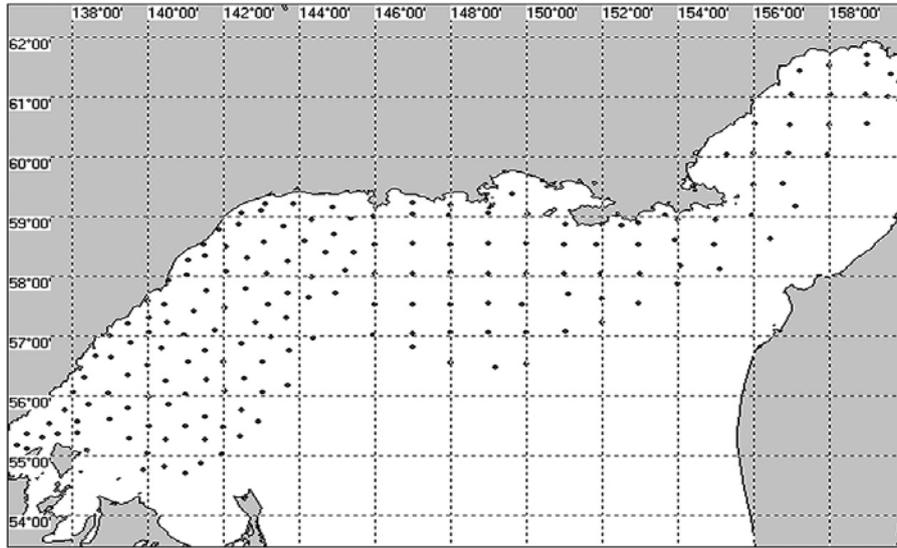


Рис. 1. Схема станций донной траловой съёмки 2000 г.

лов и др., 2003], однако в данном исследовании мы использовали только размеры (ширину карапакса). Один из авторов принимал участие в съёмке 2000 г., материалы остальных были любезно предоставлены В.Н. Кобликовым и А.Г. Слизкиным (ТИНРО-центр), Е.Р. Первеевой (СахНИРО), И.Е. Хованским и В.И. Островским (ХфТИНРО).

Ловушечный материал был собран в районах промысла исследуемого объекта в двух съёмках по заранее намеченным станциям

и в 153 промысловых рейсах (рис. 2) в период с 1992 по 2007 г. Проведено 5785 биологических анализов по той же методике, что и при траловых сборах, для которых из одной или нескольких ловушек отбирали не менее 100 самцов и самок крабов, общее количество которых составило 592526. Авторы приняли участие в 23 рейсах, в которых участвовали также около ста коллег; полная информация о рейсах, съёмках, проведённых работах и участниках, равно как и материалах и результатах этих ра-

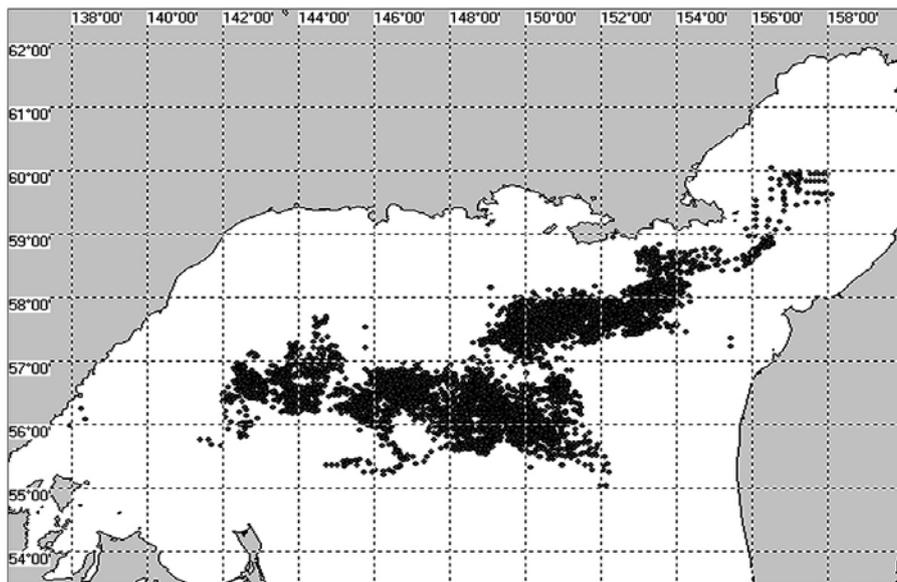


Рис. 2. Станции ловушечных съёмок и промыслового лова 1992–2007 гг.

бот, приведена в монографии А.Н. Карасёва [2014].

По материалам, собранным в траловых и ловушечных съёмках, строились карты распределения различных размерных и половых групп по всему исследованному району, для чего применялась программа Surfer 8, метод триангуляции (triangulation). Для достижения единообразия на всех картах распределения объекта, полученных по результатам траловых съёмок, уловы переведены в единицы плотности (экз./км<sup>2</sup>). Результаты ловушечного лова представлены в экземплярах на одну конусовидную ловушку, для чего производился пересчёт в случае использования других ловушек.

Для определения характера миграций и скорости передвижения крабов в 1993–1996 и 1998–1999 гг. проводилось мечение самцов. Крабы отбирались из уловов во время промысловых работ и выпускались в процессе выборки порядка. Большая часть помеченных в 1993–1995 гг. особей представляла собой широкопалых самцов. В 1996, 1998–1999 гг. специально было помечено 1650 узкопалых самцов. Всего за период с 1993 по 2001 г. было помечено 24887 экз. краба опилио, из них поймано 1022 краба. Для определения направления и дистанции перемещения крабов использовалась программа «Teutis», разработанная В.В. Крыловым (ВНИРО).

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности биологии краба-стригуна опилю таковы, что самки и самцы приблизительно с момента половозрелости не только ведут себя по-разному, но и сильно различается их распределение. Материалы, полученные разными орудиями сбора, позволили рассмотреть разные аспекты и разные районы распределения краба-стригуна, проследить передвижение особей. В траловых сборах были представлены особи практически всех размерных групп, начиная с молоди шириной карапакса 10–15 мм, до прошедших терминальную линьку самцов и самок. Ловушечный же материал, будучи значительно детальнее и больше по объёму, представлен в основном самцами и самками, прошедшими терминальную линьку. Это и обусловило необходимость проведения анализа

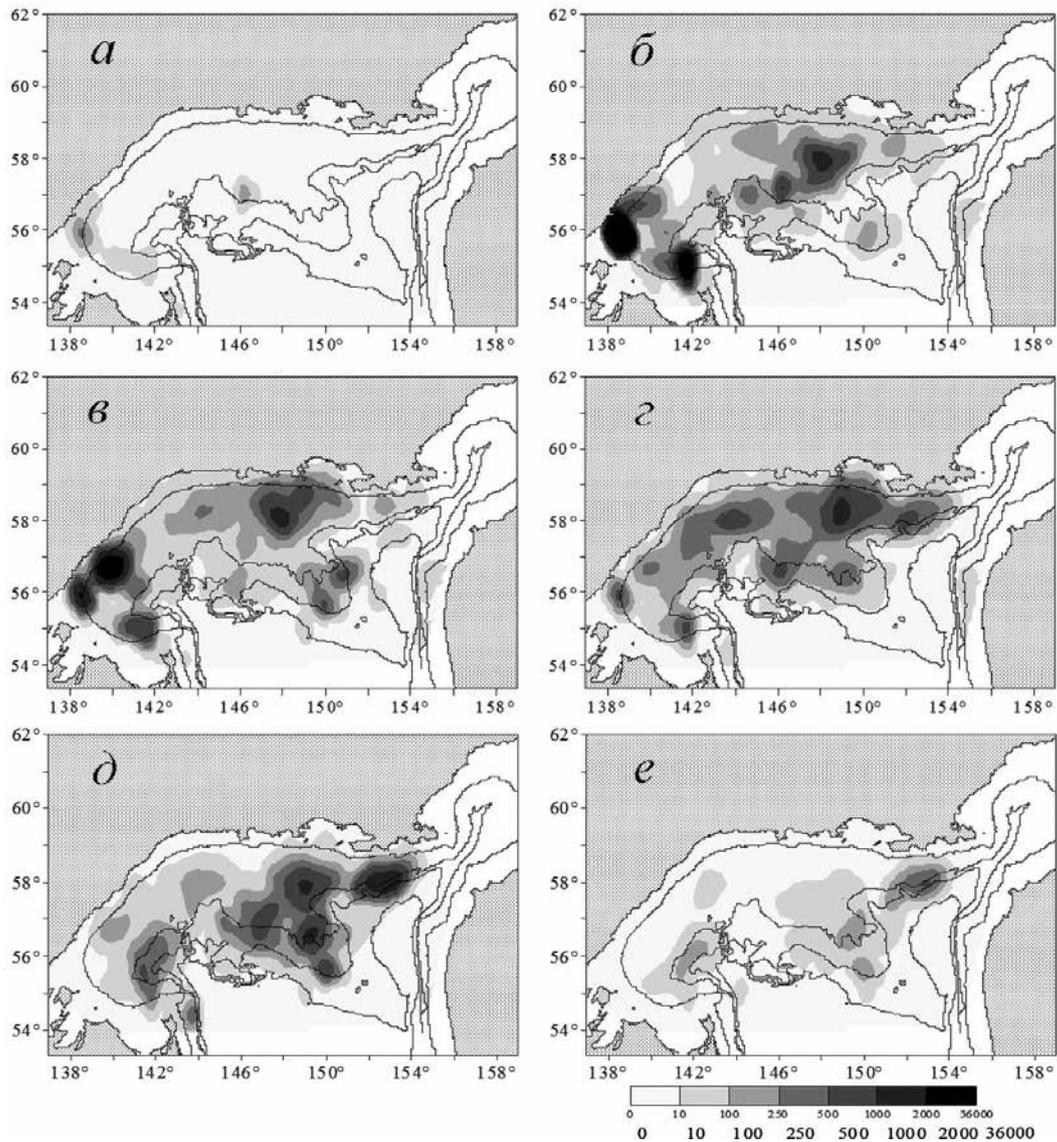
распределения, разделяя материал не только по орудиям сбора, но и по полу.

### Траловые сборы

*Самцы.* Материалы каждой из съёмок были разделены по размерным группам с шагом в 10 мм, без выделения самцов после терминальной линьки, и для каждой из этих групп были построены рабочие карты распределения. Позже, по причине отсутствия необходимости такой детализации, материалы были разделены на группы с шагом 25 мм, и карты, построенные на их основе, представлены на рис. 3 и 4. По ним видно, что самые мелкие особи наибольшие концентрации образуют вблизи берега, в пределах изобаты 100 м, и хотя они встречались и на больших глубинах, там заметно уступали в численности. Основная масса крабов с шириной карапакса до 70–80 мм концентрировалась на глубинах 100–150 м, тогда как более крупных размеров — ближе к изобате 200 м.

Целью построения этих карт было не только определение распространения отдельных размерных групп, но и попытка выяснить, совершают ли крабы передвижения, миграции, для чего проводили сравнение карт распределения. Наиболее эффективным оказался метод, близкий к мультипликации: построенные в одинаковом формате карты последовательно «прокручивались» на экране компьютера, и пятна с высокими или низкими показателями смещались в каком-то направлении. Такой метод показал, что самцы с размерами более 75 мм начинают смещаться на большие глубины, и по мере продвижения увеличиваются в размерах, достигают изобаты 200 м и продолжают движение далее. Такие миграции, связанные с постепенным созреванием организмов, приобретением самцами морфометрической зрелости и одновременно с переходом из районов с условиями, благоприятными для развития младших возрастных групп в новые, более предпочтительные для старших возрастных групп, называются онтогенетическими [Клаудсли-Томпсон, 1982].

Распределение самок, несмотря на то, что из-за значительно меньшего размерного диапазона были выделены только две группы, половозрелые и неполовозрелые, оказалось аналогичным.

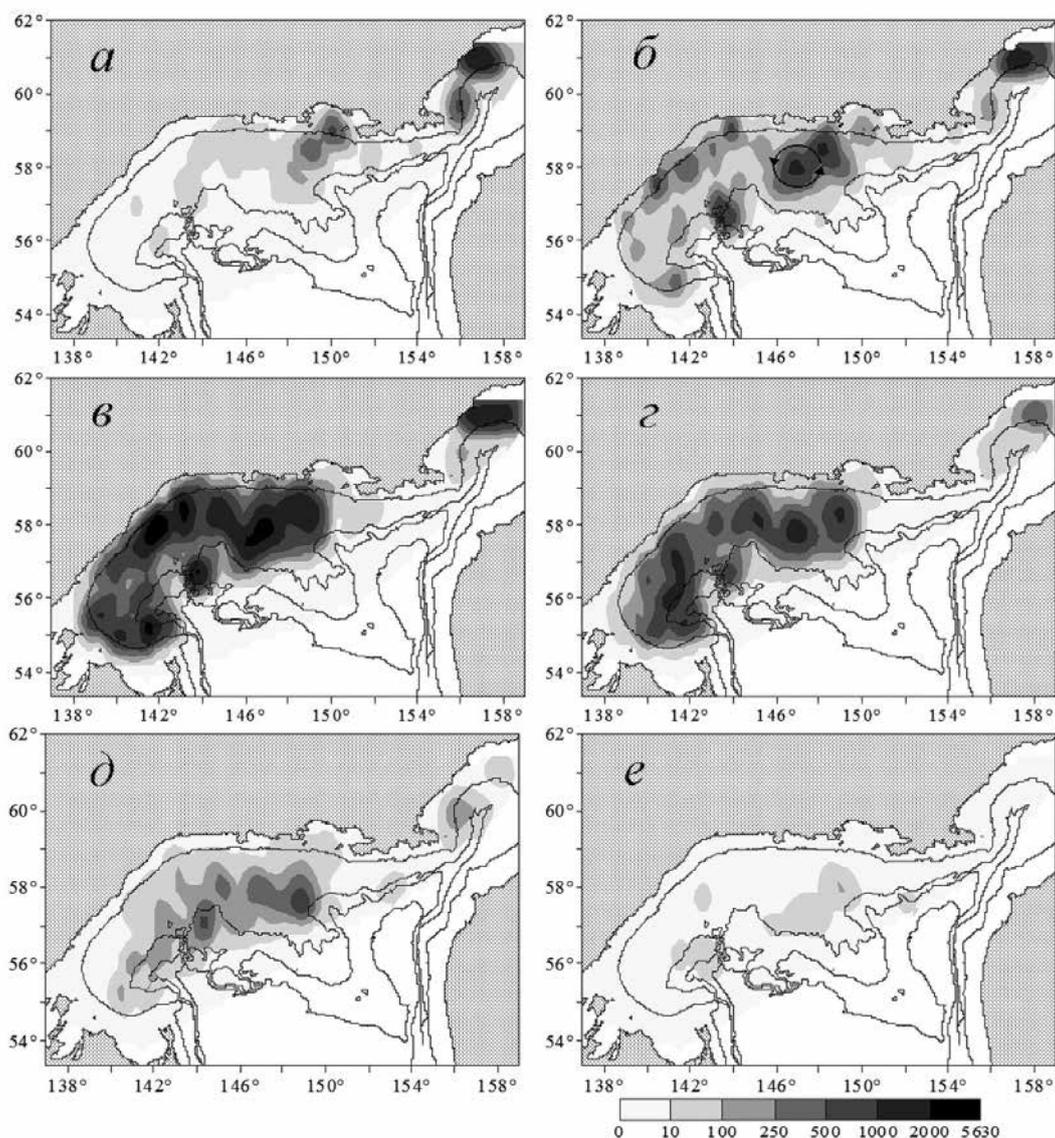


**Рис. 3.** Распределение размерных групп самцов *C. orilio* (экз./км<sup>2</sup>), по данным траловой съёмки 1997 г.: а — 21–24 мм, б — 25–49 мм, в — 50–74 мм, г — 75–99 мм, д — 100–124 мм, е — 125–150 мм. Изобаты — 100, 200, 300 и 500 м

Неполовозрелые самки образовывали основные скопления вблизи берега, в Аяно-Шантарском районе либо в зал. Шелихова, в которых снижали численность при достижении половозрелости, смещаясь на большие глубины и образуя скопления вблизи изобаты 200 м.

Необходимо отметить, что поскольку работы проводились промысловым донным тралом, пусть и модернизированным для научных работ, коэффициент уловистости для различных размерных групп сильно различался. Молодь крабов-стригунов начинала попадаться с величин 10–15 мм благодаря специальной вставке

в куте трала, и если для своей размерной группы эти данные сопоставимы, то по сравнению с более крупными размерными группами они, скорее всего, окажутся резко заниженными, поскольку очень большая их часть покидает трал сквозь ячею. Кроме того, нижняя подбора трала снабжена бобинцами, благодаря чему идёт на какой-то высоте над дном, и потому плохо улавливает таких, живущих на дне, несплывающих организмов, как крабы. Скорее всего, размер ячеи перестаёт играть заметную роль для крабов начиная с размера более 50 мм: в обеих съёмках группа 50–75 мм была



**Рис. 4.** Распределение размерных групп самцов *C. orilio* (экз./км<sup>2</sup>), по данным траловой съёмки 2000 г.: а — 10–24 мм, б — 25–49 мм, в — 50–74 мм, г — 75–99 мм, д — 100–124 мм, е — 125–133 мм. Изобаты — 100, 200, 300 и 500 м

самой многочисленной, а численность последующих размерных групп сокращалась, что вызвано естественной элиминацией организмов.

#### Ловушечные сборы

Материал, собранный на промысловых судах, для наших целей можно определить как излишне большой, однако он собирался и для других целей, и обрабатывался одним, общим массивом.

Практически весь ловушечный материал составляли широкопалые самцы, а в процес-

се лова и поиска продуктивных районов был обследован почти весь шельф, где встречались самцы промысловых размеров (рис. 6). Наиболее массовые скопления располагались в центральной части исследуемого района, на глубинах до 200 м, в то же время, рядом с ними выделяются обширные участки шельфа с очень низкой численностью. Промысловые скопления краб-стригун образовывал до глубины 300 м, в некоторых районах опускался и глубже.

Интересным оказалось размерное распределение крабов. Для составления карт по этим

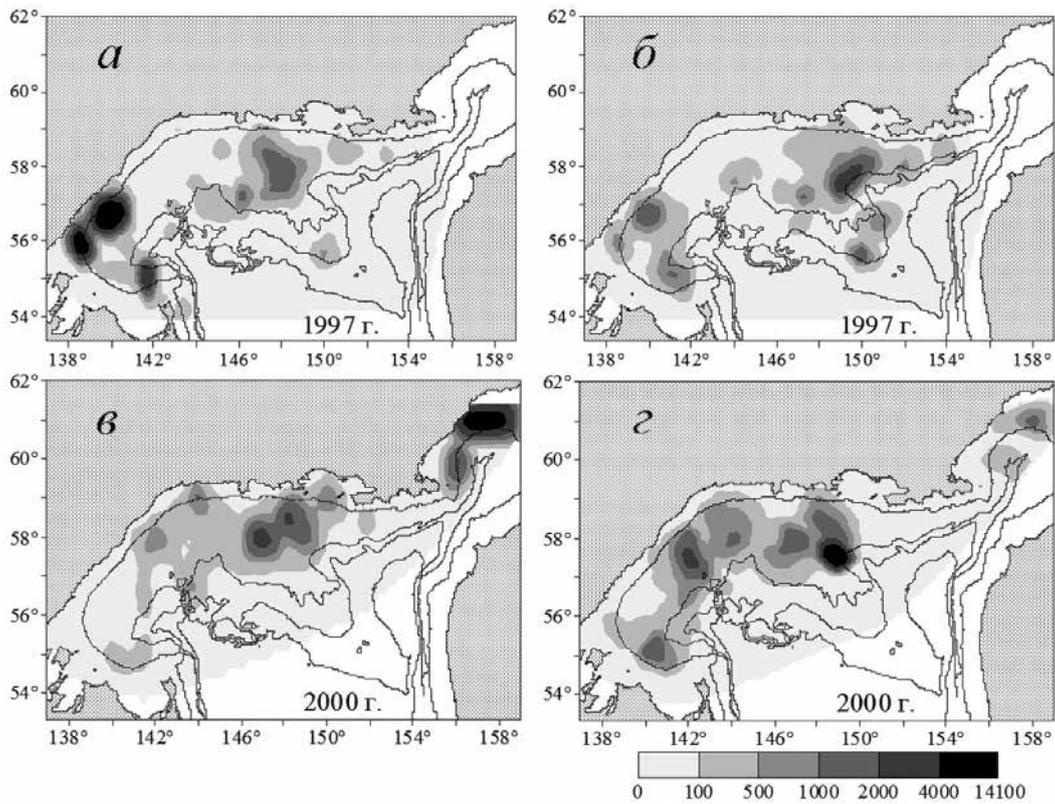


Рис. 5. Распределение самок *C. orilio* (экз./км<sup>2</sup>) по данным траловых съёмок 1997 (а, б) и 2000 г. (в, г): а, в — неполовозрелые, б, г — половозрелые. Изобаты — 100, 200, 300 и 500 м

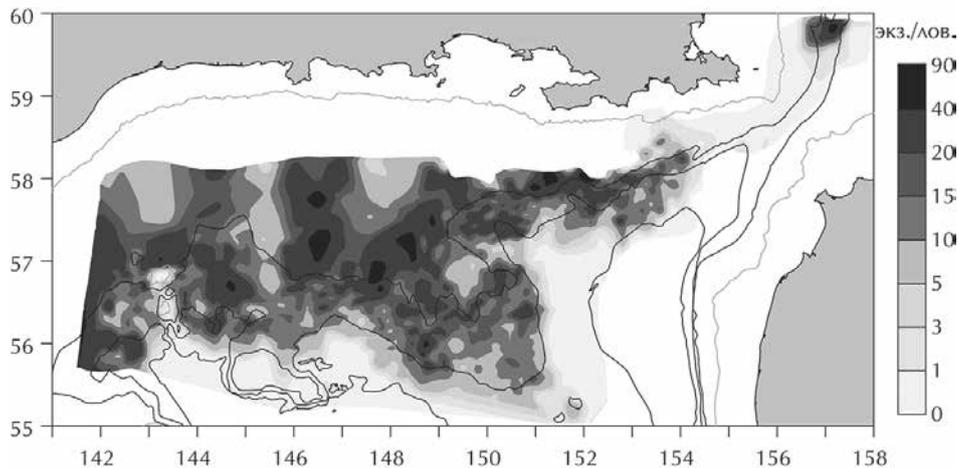


Рис. 6. Распределение самцов промысловых размеров *C. orilio* (экз./лов.) по данным 1992–2007 гг. (количество станций — 12130). Изобаты — 100, 200, 300 и 500 м

показателям вся исследованная акватория была разделена на квадраты со стороной приблизительно 30 морских миль (1° по долготе и 30' по широте, всего 77 квадратов, ещё два —

в районе с наибольшей плотностью крабов, были, в свою очередь, разделены на 4, таким образом получилось 85), и для этих квадратов были объединены все данные по размерным

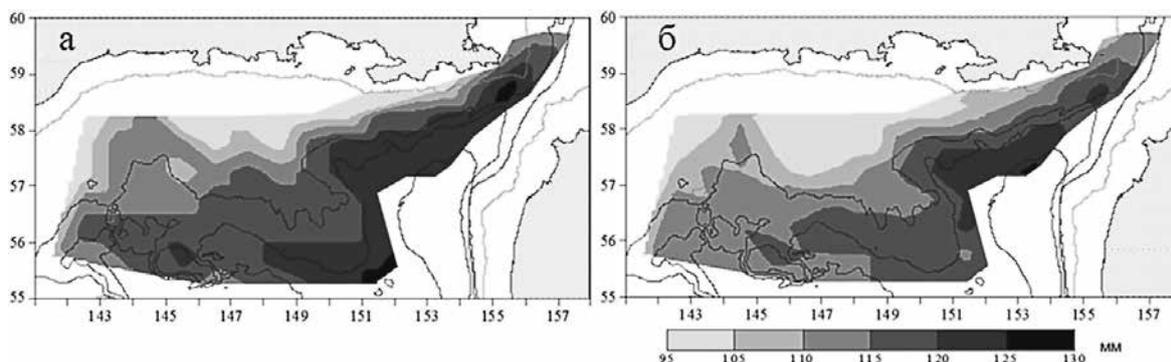


Рис. 7. Распределение величин модальных групп (а) и средних размеров самцов *C. opilio* (б) в мм, из уловов ловушек (по осреднённым квадратам). Изобаты — 100, 200, 300 и 500 м

характеристикам крабов. Далее по величинам модальных и средних размеров были построены карты распределения (рис. 7). Они показали чёткую картину увеличения как средних, так и модальных размеров с глубиной, а также в восточном направлении, что в сумме давало увеличение размеров в юго-восточном направлении.

В большинстве случаев размерные ряды по квадратам имели распределение, близкое к нормальному, а также один модальный пик. Однако иногда в некоторых квадратах достаточно чётко выделялись дополнительные модальные пики, по величине не уступающие остальным. Одномодальные кривые были характерны для 59 квадратов в районе наиболее

массового сбора материала (промысла *C. opilio*, рис. 8), на периферии которого оказались 18 квадратов с 2 модальными пиками, 6 с 3 и 2 с 4, причём квадраты с полимодальными кривыми располагались как в сторону уменьшения, так и увеличения глубин от основного промыслового скопления. В отдельных случаях полимодальные кривые распределения можно объяснить недостаточной величиной выборки, однако во многих она была достаточно велика и чётко показывала существование не одной, а нескольких размерных групп. Такие кривые оказались характерными для квадратов, находившихся близко к району обитания мелко-размерных крабов на шельфе, показывая, что здесь происходит смешение терминальных ши-

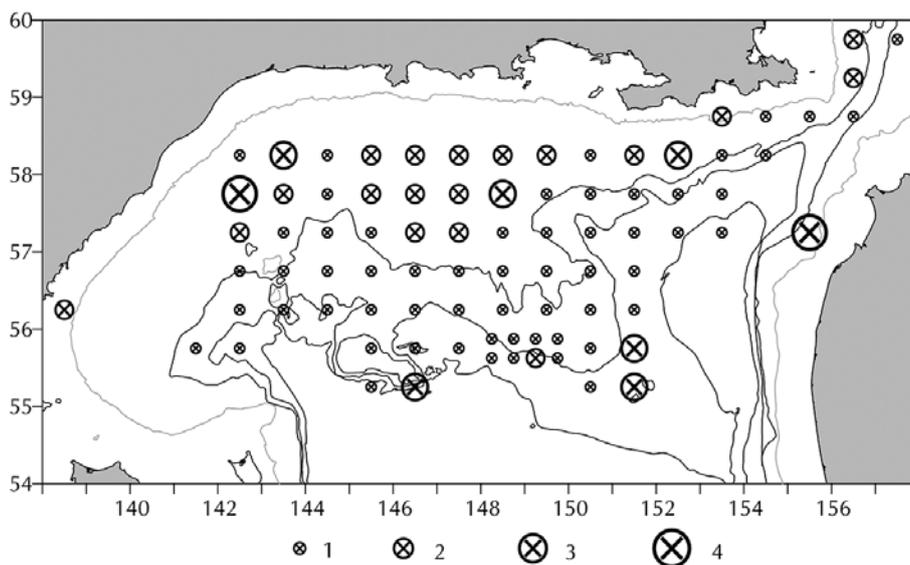


Рис. 8. Количество пиков на кривой размерного состава самцов *C. opilio* из уловов ловушек в зависимости от места сбора. Изобаты— 100, 200, 300 и 500 м

рокопальных самцов разных размерных групп. В то же время, при низкой численности широкопальных самцов, в ловушки могут заходить и узкопалые, нарушая тем самым нормальное распределение кривой размерного ряда.

Самки, как и самцы, в ловушечных сборах были представлены в основном особями, прошедшими терминальную линьку, в большинстве своём несущими отложенные на плеоподах яйца, однако их распределение резко отличалось от распределения самцов (рис. 9). В основном промысловом районе самки встречались на относительно небольших, локальных участках вблизи изобаты 200 м, образуя порой очень высокие концентрации: при средней численности 20–50 экз./лов., в отдельных ловушках они достигали 500–600 экз., тогда как самцы в самых продуктивных районах редко превосходили 50–70 экз./лов. Пятна с самками были относительно небольшими, их протяжённость в порядке составляла 20–50 ловушек (при расстоянии между ловушками 18,5 м — 370–925 м). Количество промысловых самцов в таких пятнах было примерно таким же, как на прилегающих участках, однако там было значительно больше самцов 4-й стадии состояния панциря, что соответствовало 4-му году существования после терминальной линьки, когда семенники достигали наибольшего развития. Следует до-

бавить, что по своим размерам эти самцы не относились к крупным, представляя в основном левую половину размерной кривой. Другая часть скопления самок была ближе к берегу, на глубинах до 150 м, при невысокой численности промысловых самцов, в районах, где происходило смешение разноразмерных групп, в результате которого образовывались полимодальные кривые размерного распределения.

### Результаты мечения

Из помеченных за период с 1993 по 2001 г. 24887 крабов-стригунов опилио было поймано 1022 (4,1% от всех особей, 4,4% от широкопальных), все они были широкопальными самцами, прошедшими терминальную линьку. Из 1650 помеченных узкопальных самцов повторно не было поймано ни одной особи, что лишнее раз говорит о доминирующем положении широкопальных самцов. Места и даты выпуска крабов фиксировались, что позволило определить расстояние и направление перемещения, а поскольку метились в основном крабы 2-й стадии состояния панциря, повторные поимки крабов происходили в течение до 3 лет 4 месяцев после мечения.

Размеры основной массы повторно пойманных меченых крабов (92%) были в пределах от 105 до 135 мм. За 3–4 месяца они преодо-

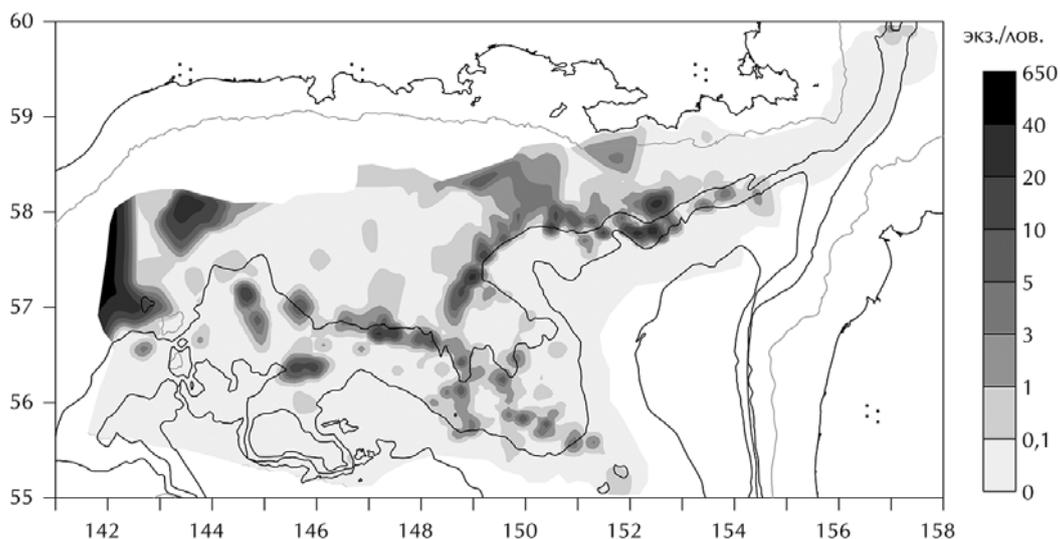
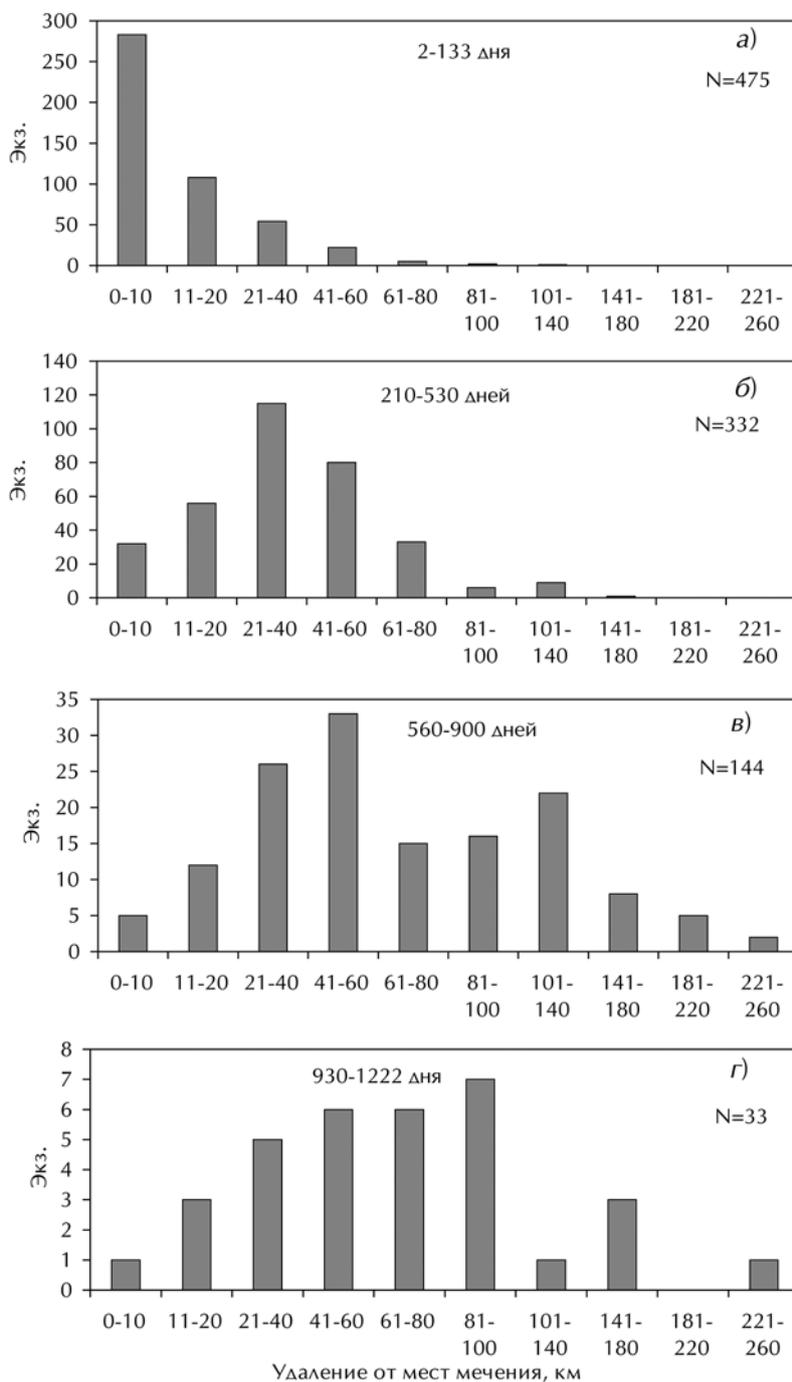


Рис. 9. Распределение половозрелых самок *C. opilio* (экз./лов.) по данным 1992–2007 гг. Изобаты — 100, 200, 300 и 500 м



**Рис. 10.** Распределение вторично пойманных крабов в зависимости от удаленности от мест мечения: а — в год мечения, б — через 1 год, в — через 2 года, г — через 3 года

левали расстояние от 0,4 до 50 км, в отдельных случаях удаляясь до 107 км (рис. 10 а, 11 а). На следующий год (спустя 210–530 дней) большая часть меченых крабов оказывалась на расстоянии от 2 до 80 км от мест мечения (рис. 10 б, 11 б). За 1,5–2,5 года (560–900 дней) примерно половина из 144 пойманных

крабов переместилась на расстояние от 2 до 60 км, другая — от 60 до 240 км (рис. 10 в, 11 в), максимальное удаление крабов от мест мечения составило 251 км. Наконец, в группе крабов, пойманных на четвертый год (через 930–1222 дня), большинство особей переместилось в пределах 100 км, лишь пять ушли

дальше (рис. 10 г). Средняя и максимальная скорости передвижения краба-стригуна опилио составили, соответственно, 0,27 и 1,6 км/сут.

Помимо пройденного расстояния, важную роль играет направление движения, и тут на-

блюдается интересная закономерность. Если в первый год (рис. 11 а) передвижение было относительно небольшим и хаотично направленным, то на второй год оно обрело достаточно чёткое направление на юг-юго-запад,

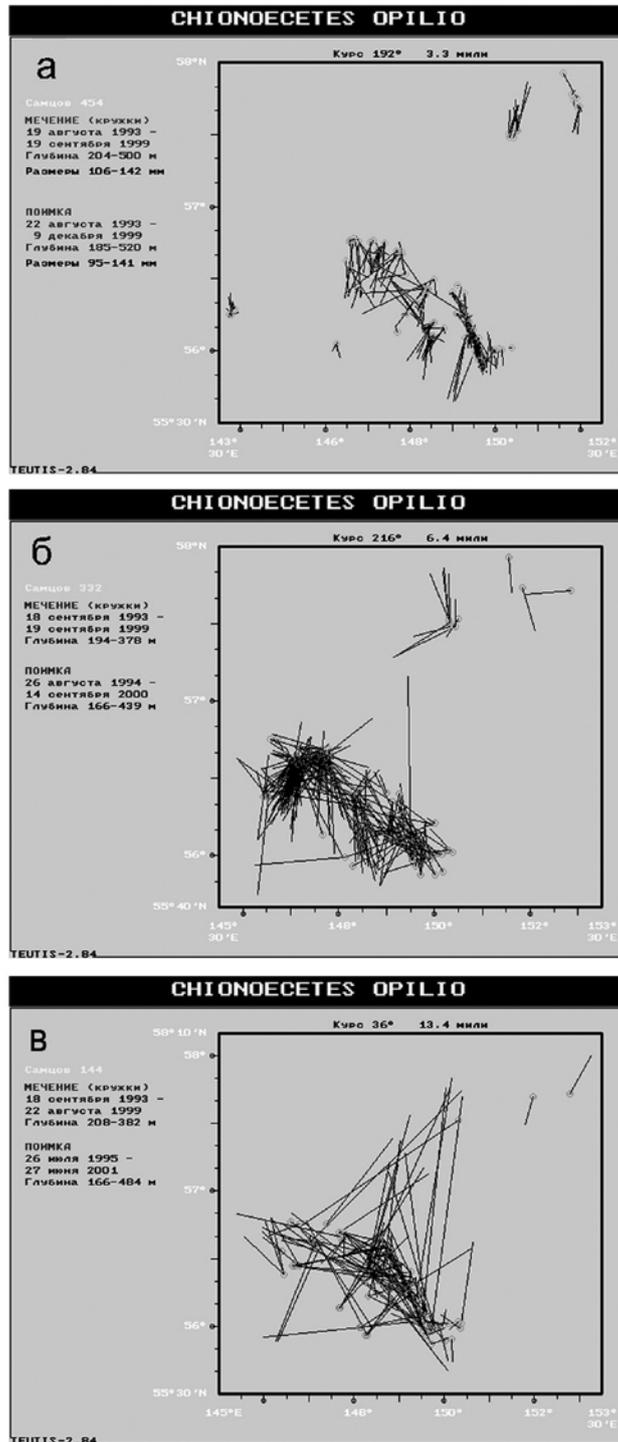
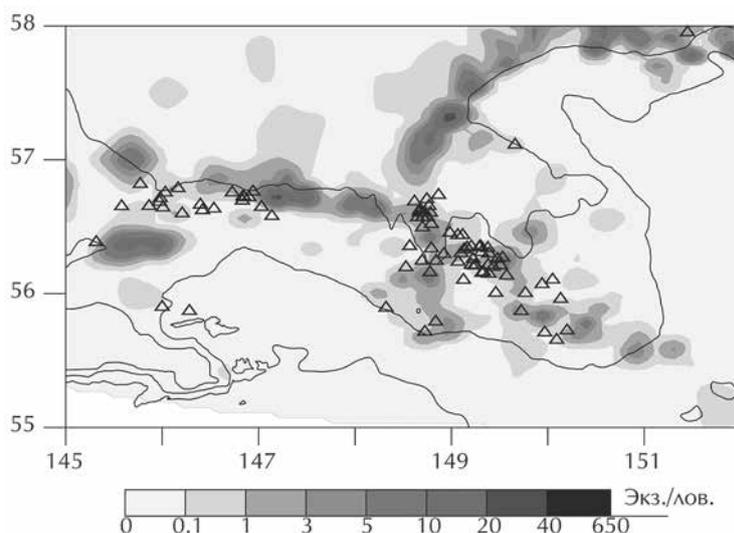


Рис. 11. Миграции самцов *C. opilio* по результатам вторичных поимок: а — в течение 4,5 месяцев; б — на следующий год; в — на второй год после мечения



**Рис. 12.** Распределение половозрелых самок *C. opilio* (экз./лов.) и места поимок самцов на третьем и четвертом годах после мечения (треугольники). Изобаты 200, 300 и 500 м

в сторону увеличения глубин (рис. 11 б). А ещё через год направление меняется на северо-восточное, и, соответственно, на меньшие глубины (рис. 11 в), в районы концентрации самок, где, в итоге, оказываются и самцы, пойманные на четвертый год после мечения (рис. 12). Следует отметить, что поимки меченых крабов располагаются пятнами с промежутками между ними потому, что в этих районах лов велся, тогда как в соседних — нет.

#### Функциональная структура ареала краба-стригуна опилио

Полученные результаты позволили нам попытаться построить функциональную структуру ареала исследуемого объекта. Однако для этого необходимо обладать знаниями, касающимися всех стадий жизненного цикла, тогда как в нашем распоряжении имелась информация только о донной стадии существования краба, да и то, начиная лишь с величины 10–15 мм. Поэтому для восполнения недостающих данных как по планктонному существованию, так и некоторым особенностям их донной жизни, пришлось использовать литературные данные наблюдений либо непосредственно в Охотском море, либо в других частях ареала. Применение такого подхода позволило полностью проследить цикл развития краба-стригуна и детально описать функциональную структуру его ареала в северной части Охотского моря.

Центральной частью структуры следует принять район, который мы определили как зону размножения — места скопления половозрелых самок, несущих на плеоподах кладки яиц (рис. 8, 12, 14–4), здесь начинается, а для многих и заканчивается цикл развития.

Выклев личинок в северной части Охотского моря происходит с апреля по июль, с максимумом в мае. Сигналом к выпуску личинок самками служат метаболиты отмерших клеток фитопланктона, опустившихся на дно в период его массового весеннего цветения [Starr et al., 1994]. Задержка появления личинок в планктоне после пика содержания фитопланктона составляет 2–3 недели. За это время в зоопланктоне высокой численности достигают науплии копепод, массовое развитие которых зависит от фитопланктона, являющегося кормовой базой науплий, и следует за его пиком. Появившись в планктоне, личинки краба-стригуна начинают питаться науплиями копепод. Способность личинок потреблять таких мелких планктеров подтверждается опытами по выращиванию крабов-стригунов, в которых их пищевыми объектами были коловратки и рачки артемии [Ogata, 1973].

Локализация зоэа I (рис. 13) строго соответствует расположению крупных концентраций самок с яйцами у бровки шельфа и в верхней части материкового склона. Личинки остаются в водах над шельфом благодаря

крупномасштабной циркуляции, которую создают Северо-Охотское течение и одноименное противотечение, антициклоническим круговоротам, образующимся по правую сторону от стрежня сильных вдольбереговых течений, а также круговоротам более мелкого масштаба, возникающим в Притауйском районе. Циркуляция вод приводит к удержанию личинок в своих границах, не давая им выйти далеко к югу, за пределы района обитания. Этот эффект усиливается благодаря трём циклоническим мезоциркуляциям, действующим внутри крупномасштабной циркуляции: Аянскому, Охотскому и, наиболее важному для воспроизводства краба, Лисянскому круговоротам (рис. 14–6, [Чернявский и др., 1993]).

В своём развитии личинка проходит стадию презоэа, две стадии зоэа (зоэа I и II) и мегалопа [Kurata, 1963; Motoh, 1973; Lanteigne, 1985]. Продолжительность планктонного существования зависит от температуры воды: в зал. Шалер (район зал. Святого Лаврентия, Северная Атлантика) оценивается в 3–5

месяцев при температуре поверхностных вод 8–12 °С [Lanteigne, 1985], в Японском море личинки пребывают в планктоне до 9 месяцев при температуре 9–12 °С, по другим данным — от 5–7 до 8 месяцев [Fukataki, 1969; Ito, 1970]. В октябре мегалопа опускается на дно и превращается в малька [Sainte-Marie et al., 1995], по другим данным это происходит в начале сентября [Conan et al., 1996]. Когда и на каких глубинах происходит осажде-ние мегалоп в северной части Охотского моря, выяснить не удалось, но, скорее всего, также в осенние месяцы, сентябре-ноябре. В зал. Св. Лаврентия мегалопы образуют скопления у дна до глубины 400 м, хотя основная зона их осажде-ния в пределах 100 м [Lovrich et al., 1995].

Мальки внешними чертами напоминают взрослого краба, их размер в этот период составляет около 3,2 мм, половые различия возникают при размере более 6 мм [Sainte-Marie et al., 1995]. Среди крабов-стригунов сильно развит каннибализм: фрагменты тел

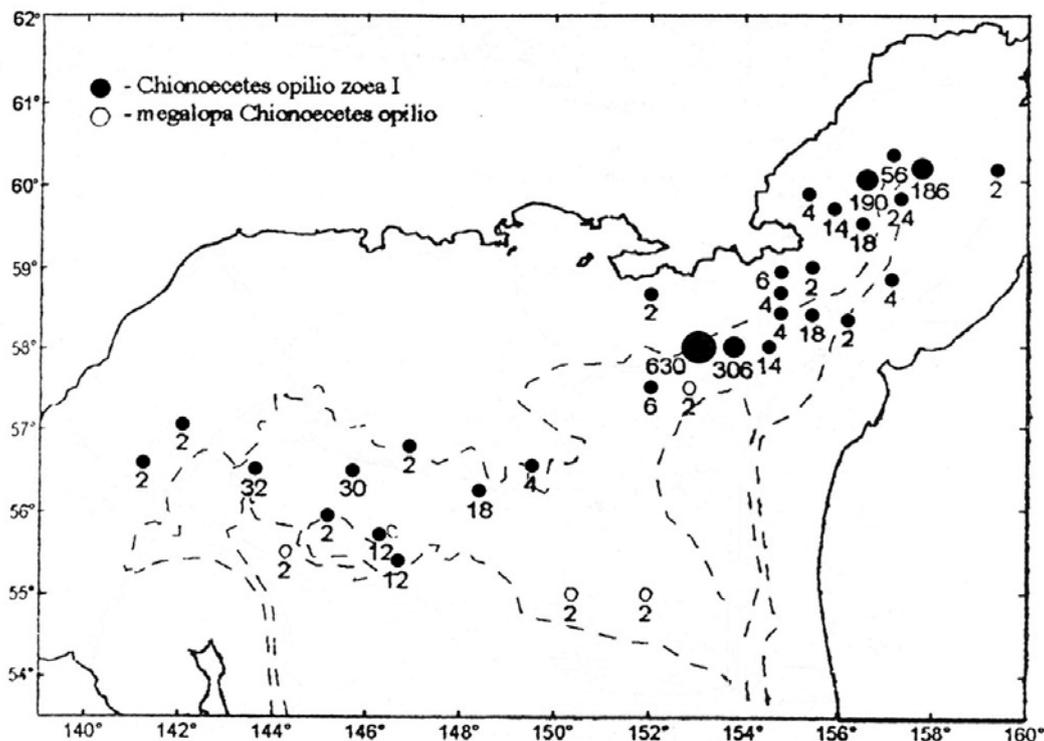


Рис. 13. Распределение пелагических личинок краба-стригуна *C. opilio* (экз./м<sup>2</sup>) в северной части Охотского моря в мае–июне 1998 г. Изобаты 200, 500 м [Отчёт о рейсе ..., 1998]

*S. orilio* найдены в желудках самцов с размерами 50–120 мм (встречаемость до 22%), размеры жертв колебались от 3,9 до 48,8 мм. Мальки I возрастной стадии в лабораторных условиях активно поедались более взрослыми особями, размер которых варьировал от 8 до 50 мм [Lovrich, Sainte-Marie, 1997]. Определить, происходит ли осаждение мегалоп в районах, где нет взрослых самцов, по периферии крупных скоплений, например, на глубинах менее 100 м и более 200–250 м, или же они осаждаются по всему ареалу, но в районах обитания более крупных особей их просто выедают, сложно. Тот факт, что какое-то количество самцов до 25 мм, не способных ещё совершать миграции, было отмечено на глубинах 200–250 м (рис. 3 а, 4 а), говорит в пользу предположения об отпугивании мегалоп большим количеством более крупных особей, однако, возможно, действует и механизм выедания. Во всяком случае, мальки и мелкогабаритные осо-

би до 20–25 мм (просуществовавшие после осаждения на дно не менее 28 месяцев [Sainte-Marie et al., 1995; Comeau et al., 1998]) образуют основные скопления в прибрежной части, на глубинах до 100 м, а также глубже основного скопления более взрослой молодежи (рис. 3 а, 4 а, 14-1).

Стадия первых лет жизни — одна из наименее изученных, поскольку мальки и молодежь ведут скрытный образ жизни и плохо доступны большинству методов сбора, кроме водолазных наблюдений. По результатам одной из немногих таких работ [Lovrich et al., 1995] в зал. Св. Лаврентия мальки размером 3–10 мм обитали на песчаном дне глубже 25–30 м, а по достижении 14 мм у них повышалась активность, начиналось передвижение на мелководье, в результате чего более крупная молодежь, 15–30 мм, была сосредоточена на глубине от 3 до 25 м. Интересно и другое их наблюдение: на мелководье (20–30 м) выходят

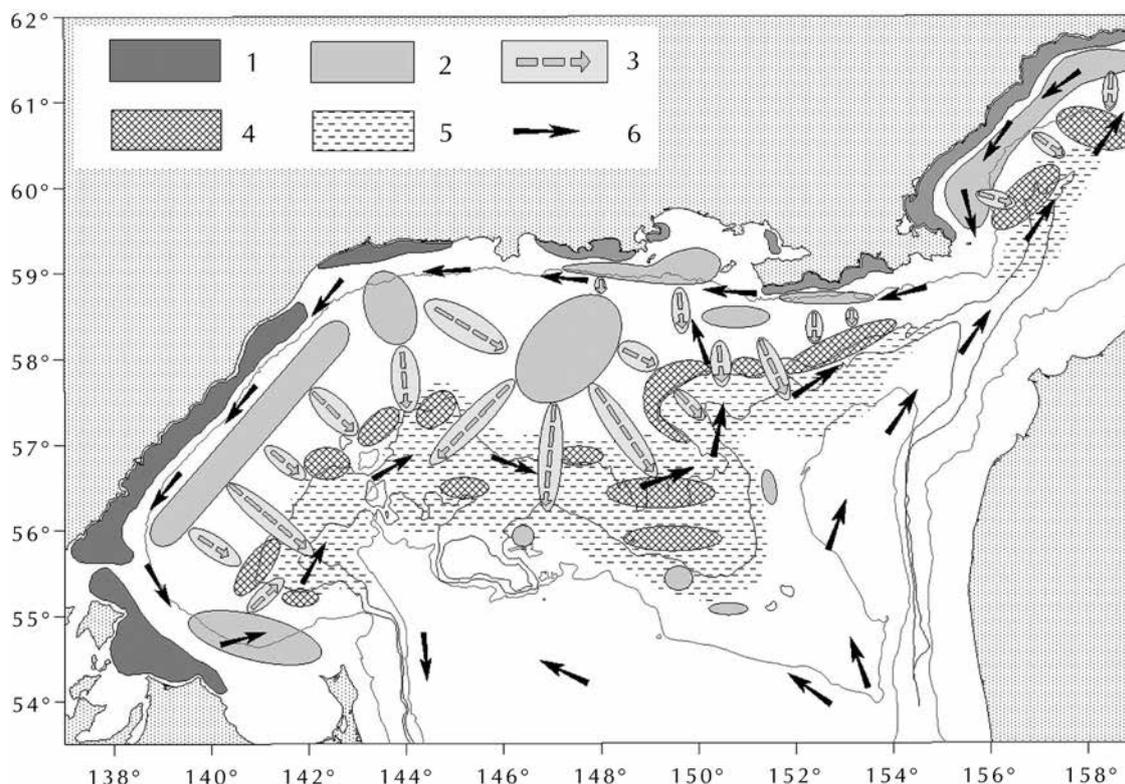


Рис. 14. Пространственно-функциональная структура ареала краба-стригуна *S. orilio* в северной части Охотского моря:

1 — зона осаждения личинок; 2 — зона обитания немигрирующей молодежи; 3 — зона онтогенетические миграции; 4 — зона размножения; 5 — зона нагула промысловых самцов, 6 — основные поверхностные течения [по Чернявскому и др., 1993]. Изобаты — 100, 200, 300 и 500 м

некоторые только достигшие половозрелости самки, вслед за которыми поднимаются мелко-размерные широкопалые самцы, и там происходит их спаривание. Однако поскольку самки с повторной кладкой наблюдались только на глубине, маловероятно, что самки на мелководье оставались до выпуска личинок, а, скорее всего, возвращались на глубину.

Весьма вероятно, что и в Охотском море происходит аналогичное вертикальное распределение. Так, по данным съёмки в июне 2009 г., в Тауйской губе сосредоточивалась в основном молодь: размером от 10–16 до 45 мм на изобате 38 м в восточной, и на глубине 21 м и глубже в западных частях губы [Карасёв, 2009]. Таким образом, выделяется зона, где происходит оседание мегалоп, где они проводят первые два года оседлой жизни, после чего начинают перемещаться более активно, осваивая как верхние, так и нижние горизонты. Определить нижнюю границу этой зоны по нашим данным можно лишь примерно, как изобату 80–100 м. Вполне возможно, что в эту зону следует также включить и участки, расположенные глубже основного ареала краба, где также оседают мегалопы (западная часть рис. 3 а), однако каких-либо подтверждающих данных в нашем материале нет.

Достигнув размеров более 25 мм (около 2 лет), окрепшая молодь крабов-стригунов спускается на пологую часть шельфа с глубинами 80–180 м, где подрастает, становится половозрелой (рис. 14–2) и начинает онтогенетическую миграцию в сторону зон размножения (рис. 14–4). Половозрелость наступает у самцов и самок примерно при одной величине, 40–44 мм, однако основной процесс спаривания начинается после прохождения терминальной линьки. При размере карапакса чуть меньше 50 мм большая часть самок уже имеет развитые гонады; линьку созревания они претерпевают в августе. После откладки икры самки мигрируют и группируются у бровки шельфа, где повышенная гидродинамика благоприятствует выносу личинок к поверхности. Сама терминальная линька начинается в зоне подрастания молоди или в процессе онтогенетической миграции: в зоне размножения присутствовали только самки, откладывавшие икру хотя бы один раз. После терминальной

лянки они живут до 6 лет, откладывая яйца до трёх раз. Для того чтобы дать потомство во второй раз, самке не обязательно спариваться повторно. Обычно спермы от первого спаривания хватает на новую партию икры [Watson, 1970; Sainte-Marie, Carriere, 1995]. При некоторых обстоятельствах сперма может сохранять жизнеспособность до 5–6 лет, что позволяет самке использовать её весь репродуктивный период [Kobayashi, 1983; Sainte-Marie, Sainte-Marie, 1999]. Тем не менее, самцы с самками, имеющими наружную икру, спариваются многократно.

В отличие от самок, терминальная линька у самцов происходит не сразу после полового созревания, а постепенно, у небольшой части из общего количества особей, тогда как у остальных проходят линьки роста: они продолжают линять и расти, оставаясь узкопальными. После терминальной линьки они резко замедляют или даже прекращают миграцию, и часть самцов, рано претерпевающих терминальную линьку, остаётся на шельфе в зоне подрастающей молоди, часть, чья линька проходила в течение онтогенетической миграции, остаётся в этой зоне. В результате более мелкие широкопалые самцы остаются ближе к зоне подрастающей молоди, тогда как более крупные узкопалые идут через зону размножения и далее, где и проходят терминальную линьку. Оставшиеся в зоне подрастающей молоди или прохождения миграции мелкоразмерные широкопалые самцы оплодотворяют самок, которые приходят в зону размножения уже с отложенной икрой.

Размеры самцов, прошедших терминальную линьку, имеют большой диапазон, от 40 до 166 мм, и чем ближе они расположены к зоне подрастания молоди, тем они мельче. Вблизи зоны размножения самцы после терминальной линьки достигают промысловых и коммерческих размеров. Небольшая часть узкопалых самцов доходит до зоны размножения и проходит далее, где и происходит терминальная линька, в результате чего наиболее крупные особи обитают на глубинах 300 м и более. Этот район определяется как зона нагула промысловых самцов (рис. 14–5), которая перекрывает и зону размножения, выделяемую по распределению самок. Данная зона хорошо выделяется

по одновершинной кривой размерного состава с доминированием в уловах ловушек самцов промыслового и коммерческого размеров, 115–130 мм. В период линьки (июль–ноябрь) в этой зоне высока доля крабов 2-й стадии состояния панциря, часто присутствуют крупные узкопалые самцы. Нижняя граница зоны, проходящая по глубоководной части склона, соответствует границе распространения краба-стригуна. На второй год после терминальной линьки самцы в этой зоне продолжают движение на глубину, однако к третьему году это движение прекращается, часть начинает обратное движение. К четвёртому году карапакс покрывается чёрными пятнами (4-я стадия состояния панциря), семенники увеличиваются, а сами самцы возвращаются к зоне размножения, где стараются концентрироваться, и где, судя по всему, и заканчивается их жизненный цикл.

Основной биологический смысл такого распределения, по нашему мнению, состоит в том, чтобы развести по разным местам обитания и частям моря различные размерные группы с тем, чтобы снизить воздействие каннибализма, сокращающего размер популяции. С другой стороны, эта особенность выгодно позволяет вести промысел в районе обитания исключительно промысловых, коммерческих самцов, мало затрагивая молодь и самок, которые хоть и выпускаются в процессе промысла обратно в море, всё равно испытывают негативное воздействие.

Краб-стригун *S. opilio* образует на севере Охотского моря популяцию, населяющую Притауйский район, североохотоморский и северо-западный шельф и прилежащие участки склона, а также зал. Шелихова. Единство популяции поддерживается непрерывностью акватории обитания личинок (рис. 13), что подтверждает и морфометрический анализ крабов из 6 районов, расположенных в разных частях исследованной части моря [Карасёв, 2014]. В то же время часть донной популяции в зал. Шелихова отделена от остальной части чётко фиксируемым разрывом ареала (рис. 4–6, 9). Дело в том, что в горле залива формируются иные условия, более подходящие синему крабу (*Paralithodes platypus* (Brandt, 1850)), который образует там поселения высокой плот-

ности [Михайлов и др., 2003] и вытесняет краба-стригуна, что приводит к разобщению ареала. Кроме того, поскольку самцы в этом районе после терминальной линьки в большинстве своём меньше промыслового и коммерческого размеров, он оказался исследован значительно хуже, чем остальные, и собранный материал не позволил однозначно выделить и описать структуру, аналогичную приведенной выше.

В то же время, наличие отдельного круговорота мезомасштабного порядка в зал. Шелихова, существование в его пределах зон размножения позволяет говорить об относительной самостоятельности группировки краба-стригуна в зал. Шелихова. Обмен особями между группировками зал. Шелихова и северной части Охотского моря происходит на уровне личинок, тогда как донные стадии разделены практически полностью. Полученные данные, несмотря на малое количество материала, позволяют сделать предположение, что группировка краба-стригуна в зал. Шелихова представляет собой независимую популяцию, тесно связанную с основной.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в северной части Охотского моря, в пределах ареала краба-стригуна выделяются следующие зоны: 1) осадения пелагических личинок, где мальки проводят первые два года; 2) обитания немигрирующей молоди; 3) онтогенетической миграции; 4) размножения; 5) нагула промысловых, коммерческих самцов. Зона осадения личинок и обитания мальков расположена в верхней части шельфа, на глубинах до 80–100 м. Несколько глубже неё расположена зона немигрирующей молоди, которая достигает в ней половозрелости и отправляется в онтогенетическую миграцию в сторону зоны размножения. Во время миграции самки спариваются, проходят терминальную линьку и приходят в зону размножения с кладкой яиц на плеоподах. У самцов терминальная линька происходит постепенно, небольшими частями от общего количества, и перелинявшие особи замедляют и прекращают миграцию. При этом от наступления половозрелости до терминальной линьки может пройти разное количество линек роста.

В результате часть самцов образует агрегации мелкоразмерных широкопалых крабов после терминальной линьки в зонах обитания немигрирующей молодежи и в нижней части шельфа, спаривающихся с впервые созревающими самками. Остальная часть мигрирующих самцов, достигнув зоны размножения, следуют в зону нагула промысловых самцов, где и происходит терминальная линька. В зону размножения эти самцы приходят незадолго до естественной гибели, на 3–4 год после терминальной линьки. Такая структура снижает негативную роль каннибализма на ранних стадиях развития. Также она позволяет выделить основной район промысла, зону нагула промысловых самцов от остальных, непромысловых особей.

### БЛАГОДАРНОСТИ

В сборе этого материала принимали участие около 100 коллег и экипажи более 60 судов. Авторы глубоко признательны всем, но, к сожалению, формат статьи не позволяет назвать все имена, это сделано в монографии одного из авторов, А.Н. Карасёва [2014].

### ЛИТЕРАТУРА

- Баканев С.В. 2015. Расселение и оценка возможного ареала краба-стригуна (*Chionoecetes opilio*) в Баренцевом море // Принципы экологии. № 3. С. 27–39.
- Виноградов Л.Г. 1947. Десятиногие ракообразные Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 25. С. 67–124.
- Зимина О.Л. 2014. Находка краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788) (Decapoda: Majidae) в Карском море // Биология моря. Т. 40. № 6. С. 497–499.
- Иванов Б.Г., Соколов В.И. 1997. Краб-стригун *Chionoecetes opilio* (Crustacea Decapoda, Brachyura Majidae) в Охотском и Беринговом морях // Arthropoda Selecta. Т. 6, вып. 3–4. С. 63–86.
- Карасёв А.Н. 2009. Ловушечная съёмка // Информационный отчёт о предварительных результатах научно-исследовательских работ по комплексному изучению биологических ресурсов Тауйской губы в июне 2009 г. Магадан: МагаданНИРО. С. 19–33.
- Карасёв А.Н. 2014. Краб-стригун опилио северной части Охотского моря (особенности биологии, запасы, промысел). ФГУП «МагаданНИРО». Магадан: Новая полиграфия. 194 с.
- Клаудсли-Томпсон Д. 1982. Миграции животных. М.: Мир. 135 с.
- Крабы-стригуны 2018 (путинный прогноз). 2018. Владивосток: ТИНРО-Центр. 141 с.
- Михайлов В.И., Бандурин К.В., Горничных А.В., Карасёв А.Н. 2003. Промысловые беспозвоночные шельфа и материкового склона северной части Охотского моря. Магадан: МагаданНИРО. 284 с.
- Моисеев С.И., Буяновский А.И., Моисеева С.А. 2018. Определение широкопалости у крабов-стригунов рода *Chionoecetes* в полевых условиях // Труды ВНИРО. Т. 172. С. 6–26.
- Отчёт о рейсе на НИС «ТИНРО» в Охотском море по оценке биологических ресурсов в феврале-июне 1998 г. 1998. Владивосток: Архив ТИНРО-Центра. 534 с.
- Петрашов В.В., Сиренко Б.И., Рахор А., Хинц К. 1993. Распределение макробентоса в море Лаптевых по материалам экспедиций на г/с «Иван Киреев» и л/к «Polarstern» в 1993 г. // Научные результаты экспедиции ЛАПЭКС-93. СПб.: Гидрометеиздат. С. 277–288.
- Чернявский В.И., Жигалов И.А., Матвеев В.И. 1993. Океанологические основы формирования зон высокой биологической продуктивности // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 9. Охотское море. Вып. 2. СПб.: Гидрометеиздат. С. 157–160.
- Conan G., Comeau M. 1986. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 43. P. 1710–1719.
- Conan G.Y., Starr M., Comeau M., Therriault J.-C., Maynou F.X., Hernandez, Robichaud G. 1996. Life history strategies, recruitment fluctuations, and management of the Bonne Bay fiord Atlantic snow crab (*Chionoecetes opilio*) // High latitude crabs: Biology, management, and economics. Univ. of Alaska Sea, Grant AK-SG-96–02, Fairbanks. P. 59–97.
- Comeau M., Conan G.Y., Maynou F., Robichaud G., Therriault J.-C., Starr M. 1998. Growth, spatial distribution, and abundance of benthic stages of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) in Bonne Bay, Newfoundland, Canada // Canadian J. of Fish. and Aquatic Sciences. 55 (1): 262–279. doi: 10.1139/f97–255.
- Comeau M., Conan G., Robichaud G., Jones A. 1991. Life history patterns and population fluctuations of snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the fjord of Bonne Bay on the west coast of Newfoundland, Canada — from 1983 to 1990 // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. No. 1817. 73 pp.
- Fukutaki H. 1969. Occurrence and distribution of planktonic larvae of edible crabs belonging to the genus *Chionoecetes* (Majidae, Brachyura) in the Japan Sea // Bull. Jap. Sea. Reg. Fish. Res. Lab. № 21. P. 35–54.
- Ito K. 1970. Ecological studies on the edible crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius), in the Japan Sea.

- III. Age and growth as estimated on the basis of the seasonal changes in the carapace width frequencies and the carapace hardness // Bull. Jap. Sea. Reg. Fish. Res. Lab. № 22. P. 81–116.
- Kobayashi K.* 1983. On spawning and hatching of water tank bred zuwai crabs and the process of growth of this species from the larval stage to adulthood // Saibaigyogyo Gijutsukaihatsu Kenkyu. Vol. 12(1). P. 35–45.
- Kurata H.* 1963. Larvae of Decapoda Crustacea of Hokkaido. II. Majidae // Bull. Hokk. Reg. Fish. Res. Lab. № 27. P. 25–31.
- Lanteigne M.* 1985. Distribution spatio-temporelle des larves de crabe appartenant aux genres *Chionoecetes* et *Hyas*, dans la baie des Chaleurs, Canada // M. Sc. Thesis, University of Moncton, Moncton. N.-B. 161 pp.
- Lovrich G.A., Sainte-Marie B.* 1997. Cannibalism in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) (Brachyura: Majidae), and its potential importance to recruitment // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 211. P. 225–245.
- Lovrich G.A., Sainte-Marie B., Smith B.D.* 1995. Depth distribution and seasonal movements of *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) in Baie Sainte-Marguerite, Gulf of Saint Lawrence // Can. J. Zool. Vol. 73. P. 1712–1726.
- Motoh H.* 1973. Laboratory-reared zoeae and megalopae of zuwai crab from the Sea of Japan // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. № 39. P. 1223–1230.
- Ogata T.* 1973. Studies on the population biology of the edible crab, *Chionoecetes opilio* O. Fabricius in the Japan Sea region // Kaiyo Kagaku (Mar. Sci. Mon.). V. 5(3). P. 27–33.
- Sainte-Marie B., Carriere C.* 1995. Fertilization of the second clutch of eggs of snow crabs, *Chionoecetes opilio*, from females mated once or twice after their molt to maturity // Fish. Bull. № 93 (4). P. 759–764.
- Sainte-Marie G., Sainte-Marie B.* 1999. Reproductive products in the adult snow crab (*Chionoecetes opilio*). II. Multiple types of sperm cells and of spermatophores in the spermatocae of mated females // Can. J. Zool. Vol. 77. P. 451–462.
- Sainte-Marie B., Raymond S., Brêthes J. — C.* 1995. Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 52. P. 903–924.
- Starr M., Therriault J. — C., Conan G.Y., Comeau M., Robichaud G.* 1994. Larval release in a sub-euphotic zone triggered by sinking phytoplankton particles // J. Plank. Res. V. 16. P. 1137–1147.
- Watson J.* 1970. Maturity, mating, and egg laying in the spider crab, *Chionoecetes opilio* // J. Fish. Res. Board Can. Vol. 27. P. 1607–1616.

Поступила в редакцию 07.10.2018 г.  
Принята после рецензии 10.10.2018 г.

## Commercial species and their biology

**Spatial distribution and functional structure of the snow crab area in the Northern part of the Okhotsk Sea**A.N. Karasev<sup>1</sup>, M.G. Karpinsky<sup>2</sup><sup>1</sup> Branch of T.F. Gorbachev Kuzbass State Technical University. (Branch of FSBSI «KuzSTU»), Novokuznetsk<sup>2</sup> Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBI «VNIRO»), Moscow

Based on the materials of two trawl surveys (1997 and 2000), two trap surveys (1992 and 2001) and 153 fishing trips (1992–2007), the distribution of snow crab *Chionoecetes opilio* in the northern part of the Okhotsk Sea was analyzed. A functional structure of the snow crab area was compiled on materials of distribution of size and gender groups supplemented by literature data. The center of the structure is reproduction zone — dense accumulations of females with eggs deposited on pleopods or already released larvae, located near the edge of the shelf. The pelagic larvae settled down in the upper part of the shelf, the zone at depths of up to 100 m, where the fry grows up to 2 years, after which they descend deeper into the zone of non-migrating juveniles. In this zone the crabs become mature and start ontogenetic migration towards the reproductive zone. During the migration the females pass terminal molt, mate and come in the reproductive zone with laying on pleopods eggs. Females live up to 6 years after terminal molt. Terminal molt of males occurs gradually, in small portions of total males. Over molted males slow down and stop migration. During the period from maturity to terminal molt, several molts of growth can pass. As a result, some males after the terminal molt remain in the zone of migration, part in the reproductive zone, part follow the feeding zone of commercial males, where the terminal molt occurs. This zone is the main fishing area. These males return to the reproductive zone shortly before death, 3–4 years after the terminal molting. This structure reduces the negative role of cannibalism in the early stages of development.

## REFERENCES

- Bakanev S.V. 2015. Rasselenie i otsenka vozmoznogo areala kraba-striguna (*Chionoecetes opilio*) v Barentsevom more [Dispersion and assessment of possible distribution of snow crab *opilio* (*Chionoecetes opilio*) in the Barents Sea] // Printsipy ehkologii. № 3. S. 27–39.
- Vinogradov L.G. 1947. Desyatinogie rakoobraznye Okhotskogo morya [Decapoda of the Sea of Okhotsk] // Izvestiya TINRO. T. 25. S. 67–124.
- Zimina O.L. 2014. Nakhodka kraba-striguna *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788) (Decapoda: Majidae) v Karskom more [Finding of the snow crab *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788) (Decapoda: Majidae) in the Kara Sea] // Biologiya morya. T. 40. № 6. S. 497–499.
- Ivanov B.G., Sokolov V.I. 1997. Krab-strigun *Chionoecetes opilio* (Crustacea Decapoda, Brachyura Majidae) v Okhotskom i Beringovom moryakh [Snow crab *Chionoecetes opilio* (Crustacea Decapoda, Brachyura Majidae) in the Okhotsk and Bering seas] // Arthropoda Selecta. T. 6, vyp. 3–4. S. 63–86.
- Karasev A.N. 2009. Lovushechnaya s'emka [Trap survey] // Informatsionnyy otchet o predvaritel'nykh re-zul'tatakh nauchno-issledovatel'skikh rabot po kompleksnomu izucheniyu biologicheskikh resursov

- Taujskoj guby v iyune 2009 g. Magadan: Arkhiv MagadanNIRO. S. 19–33.
- Karasev A.N. 2014. Krab-strigun opilio severnoj chasti Okhotskogo morya (osobennosti biologii, zapasy, promysel) [Snow crab from the Northern part of the Okhotsk Sea (biology, stocks, fishery)]. FGUP «MagadanNIRO». Magadan: Novaya poligrafiya. 194 s.
- Klaudslit-Tompson D. 1982. Migratsii zhivotnykh [Migrations of animals]. M.: Mir. 135 s.
- Kraby-striguny 2018 (putinnyj prognoz) [Snow crab 2018 (the forecast for fishing season)] 2018. Vladivostok: TINRO-TSentr. 141 s.
- Mikhajlov V.I., Bandurin K.V., Gornichnykh A.V., Karasev A.N. 2003. Promyslovye bespozvochnnye shel'fa i materikovogo sklona severnoj chasti Okhotskogo moray [Commercial invertebrates of shelf and continental slope of the Northern part of the Okhotsk Sea]. Magadan: MagadanNIRO. 284 s.
- Moiseev S.I., Buyanovskij A.I., Moiseeva S.A. 2018. Opreделение shirokopalosti u krabov-strigunov roda *Chionoecetes* v polevykh usloviyakh [Determination of the terminal molt of the snow and tanner crabs in the field] // Trudy VNIRO. T. 172. S. 6–26.
- Otchet o reyse na NIS «TINRO» v Okhotskom more po otsenke biologicheskikh resursov v fevrale iyune 1998 g. [Report on the survey at the R/V “TINRO” in the Okhotsk Sea on the assessment of biological resources in February-June 1998.] 1998. Vladivostok: Arkhiv TINRO-Tsentra. 534 s.
- Petryashov V.V., Sirenko B.I., Rakhor A., Khints K. 1993. Raspreделение makrobentosa v more Laptevyykh po materialam ehkspeditsij na g/s “Ivan Kireev” i l/k “Polarstern” v 1993 g. [The distribution of the macrobenthos in the Laptev Sea based on expeditions to «Ivan Kireev» and «Polarstern» in 1993.] // Nauchnye rezul'taty ehkspeditsii LAPEHKS-93. SPb: Gidrometeoizdat. S. 277–288.
- Chernyavskij V.I., Zhigalov I.A., Matveev V.I. 1993. Okeanologicheskie osnovy formirovaniya zon vysokoj biologicheskoy produktivnosti [Okeanologic factors for the formation of high biological productivity zones] // Gidrometeorologiya i gidrokimiya morej. T. 9. Okhotskoe more. Vyp. 2. SPb.: Gidrometeoizdat. S. 157–160.
- Conan G., Comeau M. 1986. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 43. P. 1710–1719.
- Conan G.Y., Starr M., Comeau M., Therriault J. — C., Maynou F.X., Hernandez, Robichaud G. 1996. Life history strategies, recruitment fluctuations, and management of the Bonne Bay fiord Atlantic snow crab (*Chionoecetes opilio*) // High latitude crabs: Biology, management, and economics. Univ. of Alaska Sea, Grant AK-SG-96–02, Fairbanks. P. 59–97.
- Comeau M., Conan G.Y., Maynou F., Robichaud G., Therriault J. — C., Starr M. 1998. Growth, spatial distribution, and abundance of benthic stages of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) in Bonne Bay, Newfoundland, Canada // Canadian J. of Fish. and Aquatic Sciences. 55 (1): 262–279. doi:10.1139/f97–255.
- Comeau M., Conan G., Robichaud G., Jones A. 1991. Life history patterns and population fluctuations of snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the fjord of Bonne Bay on the west coast of Newfoundland, Canada — from 1983 to 1990 // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. No. 1817. 73 pp.
- Fukataki H. 1969. Occurrence and distribution of planktonic larvae of edible crabs belonging to the genus *Chionoecetes* (Majidae, Brachyura) in the Japan Sea // Bull. Jap. Sea. Reg. Fish. Res. Lab. № 21. P. 35–54.
- Ito K. 1970. Ecological studies on the edible crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius), in the Japan Sea. III. Age and growth as estimated on the basis of the seasonal changes in the carapace width frequencies and the carapace hardness // Bull. Jap. Sea. Reg. Fish. Res. Lab. № 22. P. 81–116.
- Kobayashi K. 1983. On spawning and hatching of water tank bred zuwai crabs and the process of growth of this species from the larval stage to adulthood // Saibaigyogyo Gijutsukaihatsu Kenkyu. Vol. 12(1). P. 35–45.
- Kurata H. 1963. Larvae of Decapoda Crustacea of Hokkaido. II. Majidae // Bull. Hokk. Reg. Fish. Res. Lab. № 27. P. 25–31.
- Lanteigne M. 1985. Distribution spatio-temporelle des larves de crabe appartenant aux genres *Chionoecetes* et *Hyas*, dans la baie des Chaleurs, Canada // M. Sc. Thesis, University of Moncton, Moncton. N.-B. 161 pp.
- Lovrich G.A., Sainte-Marie B. 1997. Cannibalism in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) (Brachyura: Majidae), and its potential importance to recruitment // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 211. P. 225–245.
- Lovrich G.A., Sainte-Marie B., Smith B.D. 1995. Depth distribution and seasonal movements of *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) in Baie Sainte-Marguerite, Gulf of Saint Lawrence // Can. J. Zool. Vol. 73. P. 1712–1726.
- Motoh H. 1973. Laboratory-reared zoeae and megalopae of zuwai crab from the Sea of Japan // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. № 39. P. 1223–1230.
- Ogata T. 1973. Studies on the population biology of the edible crab, *Chionoecetes opilio* O. Fabricius in the

- Japan Sea region // *Kaiyo Kagaku (Mar. Sci. Mon.)*. V. 5(3). P. 27–33.
- Sainte-Marie B., Carriere C.* 1995. Fertilization of the second clutch of eggs of snow crabs, *Chionoecetes opilio*, from females mated once or twice after their molt to maturity // *Fish. Bull.* № 93 (4). P. 759–764.
- Sainte-Marie G., Sainte-Marie B.* 1999. Reproductive products in the adult snow crab (*Chionoecetes opilio*). II. Multiple types of sperm cells and of spermatophores in the spermatocae of mated females // *Can. J. Zool.* Vol. 77. P. 451–462.
- Sainte-Marie B., Raymond S., Brêthes J.-C.* 1995. Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* Vol. 52. P. 903–924.
- Starr M., Therriault J.-C., Conan G.Y., Comeau M., Robichaud G.* 1994. Larval release in a sub-euphotic zone triggered by sinking phytoplankton particles // *J. Plank. Res.* V. 16. P. 1137–1147.
- Watson J.* 1970. Maturity, mating, and egg laying in the spider crab, *Chionoecetes opilio* // *J. Fish. Res. Board Can.* Vol. 27. P. 1607–1616.

## TABLE CAPTIONS

**Table 1.** Quantity of material collected during trawl surveys

## FIGURE CAPTIONS

**Fig. 1.** Scheme of bottom trawl survey stations in 2000**Fig. 2.** Stations of crab pots surveys and commercial fishing 1992–2007**Fig. 3.** Distribution of males size groups of *C. opilio* (sp./km<sup>2</sup>), in trawl survey 1997:

a — 21–24 mm, б — 25–49 mm, в — 50–74 mm, г — 75–99 mm, д — 100–124 mm, е — 125–150 mm. Isobaths 100, 200, 300 and 500 m

**Fig. 4.** Distribution of males size groups of *C. opilio* (sp./km<sup>2</sup>), in trawl survey 2000:

a — 10–24 mm, б — 25–49 mm, в — 50–74 mm, г — 75–99 mm, д — 100–124 mm, е — 125–133 mm. Isobaths 100, 200, 300 and 500 m

**Fig. 5.** Distribution of female *C. opilio* (sp./km<sup>2</sup>) in trawl survey 1997 (a, б) and 2000 (в, г):

a, в — immature; б, г — mature. Isobaths 100, 200, 300 and 500 m

**Fig. 6.** Distribution of males *C. opilio* (sp./catch) by data of 1992–2007 (number of stations is 12130). Isobaths 100, 200, 300 and 500 m**Fig. 7.** Distribution of modal groups values (a) and average sizes of *C. opilio* males (б) in mm, from catches of traps (by averaged squares). Isobaths 100, 200, 300 and 500 m**Fig. 8.** Number of peaks in the curve of the size composition of *C. opilio* males in trap catches, depending on collection place. Isobaths 100, 200, 300 and 500 m**Fig. 9.** Distribution of mature females *C. opilio* (sp./catch) by data 1992–2007. Isobaths 100, 200, 300 and 500 m**Fig. 10.** Distribution of newly caught crabs depending on remoteness from the tagging sites:

a — in the year of tagging; б — after 1 year; в — after 2 years; г — after 3 years

**Fig. 11.** Migrations of *C. opilio* males according to the results of secondary fatalities:

a — during 4.5 months; б — next year; в — for the second year after tagging

**Fig. 12.** Distribution of mature females *C. opilio* (sp./catch) and males capture position in the second and third years after tagging (triangles). Isobaths 200, 300 and 500 m**Fig. 13.** Distribution of crab pelagic larva *C. opilio* (sp./m<sup>2</sup>) in the Northern part of the Okhotsk Sea in May-June 1998. Isobaths 200, 500 m [Survey report ..., 1998]**Fig. 14.** Spatio-functional structure of the snow crab *C. opilio* in the Northern part of the Okhotsk Sea:

1 — zone of fry habitat; 2 — zone of non-migrating young habitat; 3 — zone of ontogenetic migration; 4 — breeding zone; 5 — feeding zone of commercial males, 6 — major surface currents [according to Chernyavskiy et al., 1993]. Isobaths 100, 200, 300 and 500 m