

А.К.Клитин
(СахНИРО, г. Южно-Сахалинск)

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, БИОЛОГИЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА АРЕАЛА КАМЧАТСКОГО КРАБА В ВОДАХ САХАЛИНА И КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

Среди семейства крабоидов (Lithodidae, Anomura) наиболее широко известен камчатский краб (*Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815)). Его запасы в прибрежных водах южного Сахалина интенсивно эксплуатируются с 1909 г., а у южных Курильских островов – с 1905 г. (Клитин, 1996а). По объему вылова среди ракообразных на шельфе Сахалина и Курильских островов этот вид в 1992–1997 гг. уступал только стригунам, составляя 12–15 % общего вылова промысловых крабов и крабоидов в водах Сахалина и 3–4 % общей добычи этого вида в морях Дальнего Востока России.

В прибрежных водах Сахалина исторический максимум вылова камчатского краба (12350 т – у западного Сахалина) отмечен в 1917 г., южных Курильских островов (10810 т) – в 1935 г. Популяции камчатского краба Сахалино-Курильского региона в силу особенностей биологии, условий обитания и относительно невысокой численности чувствительны к переловам. В течение последних тридцати лет вылов этого объекта значительно меньше, чем в годы его максимального вылова. Ограничение и даже полный запрет промысла камчатского краба (в частности, у южных Курильских островов в течение 1975–1987 гг.) не привели к восстановлению его численности. В настоящее время официальный вылов камчатского краба у побережья Сахалина и Курильских островов не превышает 500 т и имеет тенденцию к снижению.

Камчатскому крабу, обитающему на шельфе Сахалина и Курильских островов, посвящены работы В.А.Куличковой (1954, 1955); В.А.Скалкина и А.Е.Семеновой (1957), К.Г.Галимзянова (1981), В.Ф.Иванова (1981), Ю.Р.Кочнева и К.Г.Галимзянова (1986), М.А.Жилиной (1987), А.К.Клитина с соавторами (Клитин, 1989, 1990а, б, 1992а, б, 1993, 1996а–в, 1998а, б, 1999, 2001; Klitin, 2001; Клитин, Печенева, 1991; Клитин, Низяев, 1999; Клитин, Кочнев, 1999; Клитин, Саматов, 1999), А.Н.Горина (1999), М.В.Переладова с соавторами (1999), А.А.Михеева и А.К.Клитина (2000).

В настоящей работе на основе многолетних исследований 1985–2000 гг. обобщены и проанализированы многочисленные данные по распределению личинок и взрослых особей, истории промысла, сезонным особенностям жизненного цикла, репродуктивной биологии, питанию, состоянию запасов эксплуатируемых популяций камчатского краба в пределах шельфовой зоны Сахалина и Курильских островов. Уточнен популяционный состав камчатского краба в пределах указанного региона. Рассмотрены изменения пространственной и функциональной структуры ареала западносахалинской и южнокурильской популяций.

Основой при подготовке этой работы послужили результаты 37 траловых съёмок, проведенных в 1977 и 1985–2000 гг. Общее число выполненных тралений составило 2027, в ходе них биологическому анализу были подвергнуты 12421 самец и 8239 самок камчатского краба (табл. 1). Траловые съёмки выполнялись практически во все сезоны года, когда акватории были свободны ото льда. В качестве орудия лова использовали, как правило, 27,1-метровый донный трал. Продолжительность траления составляла 30 мин, скорость хода – 2,4–3,2 уз. Горизонтальное раскрытие трала принимали за 60 % от длины верхней подборы, справедливость такой оценки подтверждается экспериментальными данными (Тарасюк, 1997). Для оценки коэффициента уловистости трала использовали данные десяти 8-часовых погружений подводного аппарата (ПА) “ТИНРО-26”. Коэффициент уловистости определяли с помощью полигонного метода (Zaferman, 1981), для чего находили отношение средней плотности краба на грунте по данным траления при коэффициенте уловистости, равном единице, к его средней плотности по данным, полученным в ходе погружения на ПА. Помимо этого были использованы данные из промысловых уловов снюрреводов и крабовых ловушек.

Таблица 1

Объём материала по камчатскому крабу, собранного за период исследований в Сахалино-Курильском регионе в 1976, 1977 и 1985–2000 гг.

Table 1

Volume of the data on king crab collected during the research period in the Sakhalin-Kuril area in 1976, 1977 and 1985–2000

Показатель	Западный Сахалин	Зал. Анива	Юго-восточный Сахалин	Южные Курилы	Северные Курилы
Общее кол-во траловых съёмок	12	14	6	4	1
Кол-во траловых станций	828	539	316	310	34
Кол-во ловушечных станций	1595	440	280	380	145
Кол-во планктонных станций	478	91	43	185	–
Биоанализы, экз.	35997	14013	10054	12858	3770
Морфометрический анализ, экз.	235	236	333	100	18
Плодовитость, экз.	724	224	92	129	–
Питание, экз.	441	104	–	–	–

Для выяснения оптимальных условий обитания и влияния факторов среды на пространственное распределение камчатского краба у западного побережья Сахалина использовали метод количественно-экологических ареалов (Zenkevitch and Brotsky, 1939). Для построения рисунков пространственного распределения, определения численности камчатского краба и реализации метода количественно-экологических ареалов применяли компьютерную программу Surfer for Windows. В рамках этой программы для интерполяции данных был применен метод “kriging”, использующий геостатистическую методику вычисления автокорреляции между точками данных, удовлетворяющую принципу максимального правдоподобия (Conan, 1985; Wackernagel, 1995). Для достижения единообразия на всех рисунках и в тексте уловы на усилие даны в экземплярах на 30 мин траления стандартным донным тралом с длиной верхней подборы 27,1 м.

Во избежание путаницы при описании распределения камчатского краба автор использует календарные, а не океанологические границы

времен года. Коэффициенты агрегированности скоплений определены по формуле, предложенной Ю.Э.Романовским и А.В.Смуровым (1975).

В работе обобщены результаты 12 планктонных съёмок, выполненных у побережья Сахалина и южных Курильских островов в 1976 и 1991–1999 гг. (табл. 1), общее число станций составило 797. Сбор зоопланктона осуществлен постанционно большой сетью Джеди (БСД) (диаметр 0,37 м, площадь 0,1 м², газ № 49, размер ячеек 0,168 мм) и икорной сетью ИКС-80 (диаметр 0,8 м, площадь 0,5 м², газ № 14).

Индекс зрелости личинок рассчитывали как средневзвешенную величину всех личиночных стадий, выловленных за определенный промежуток времени (за период планктонной съёмки) (Макаров, 1966). Расчетные значения индекса зрелости изменялись от 1 (присутствие в планктоне только зоэа I) до 5,0 (соответственно глаукотэ). Пограничную ситуацию, когда в планктон вышла только часть зоэа I, обозначали индексом зрелости 0,5.

Сбор и обработку материалов проводили по стандартным методикам (Аксютин, 1968; Лакин, 1976; Руководство ..., 1979; Зайцев, 1991; Левин, 1994). Для расчетов размера половой зрелости при выполнении биоанализов измеряли высоту правой клешни крабов. По аналогии с индексом зрелости личинок Decapoda определяли межличиночный индекс для самцов камчатского краба, равный среднему значению межличиночных категорий всех самцов, выловленных за этот период.

Материалом для определения плодовитости послужили сборы наружной оплодотворенной икры у 1169 самок камчатского краба, выловленных в 1986–2000 гг. в шельфовых водах Сахалина и южных Курильских островов. Размеры определяли штангенциркулем с точностью до 1 мм, массу икры – с точностью до 0,01 г. Расчет индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) и индивидуальной относительной плодовитости (ИОП) производили по общепринятой методике (Спановская, Григораш, 1976; Агафонкин, 1982). Величина навески икры для определения ИАП составляла 400–500 мг. Расчет средних значений плодовитости проводился по методике, предложенной В.Н.Иванковым (1974). Термин популяционная плодовитость (ПП) применялся для обозначения общего количества эмбрионов, продуцируемых популяцией за один нерестовый сезон (Анохина, 1969; Беренбойм, Шевелева, 1988). Под термином репродуктивный потенциал понимали количество эмбрионов на 1000 особей популяции, который определяли согласно В.В.Кузнецову (1964). Статистическую обработку данных осуществляли по стандартной методике (Лакин, 1980). Для сравнения двух эмпирических рядов разного объема использовали критерий хи-квадрат (Зайцев, 1991).

Материал по питанию промысловых самцов камчатского краба был собран из траловых уловов в 1987–1991 гг. Обработку материала (545 желудков) проводили количественно-весовым методом Л.А.Зенкевича (Боруцкий и др., 1974). Ввиду сильного измельчения пищевых организмов челюстным аппаратом и хитиновыми зубами желудочной мельницы их определяли, как правило, до семейства или рода, реже – до вида. Частоту встречаемости рассчитывали как отношение числа желудков, где встречен данный компонент, к общему числу желудков с пищей (Григораш, Спановская, 1976), частоту доминирования – как отношение числа желудков с преобладанием данного компонента к общему числу желудков, содержащих пищу (Тарвердиева, 1976). Общие индексы наполнения желудков рассчитывали с учетом особей, имеющих пустые желудки. Индексы сходства пищи (СП-коэффициенты) определяли по А.А.Шорыгину (1952). В качестве основного критерия при построении

полей питания камчатского краба использовали произведение общих индексов наполнения желудков на улов промысловых самцов (в килограммах) (Боруцкий и др., 1974).

Размер наступления половой зрелости камчатского краба устанавливали по вторичным половым признакам (т.е. определяли функциональную половую зрелость), для чего рассчитывали длину карапакса, при которой происходит переход на более высокий (у самцов) или более низкий (у самок) уровень аллометрии при росте клешни в высоту относительно длины карапакса. Для этого использовали формулу простой аллометрии: $y = Vx^a$ (Hartnoll, 1974, 1978; Мина, Клевезаль, 1976). Общий объём выборки составил для самцов западного Сахалина 1809 экз., самок – 557 экз., зал. Анива – соответственно 266 и 188 экз. Для самок камчатского краба дополнительно определяли размер функциональной половой зрелости, или L_{50} , – длину карапакса, при которой 50 % самок имело на плеоподах оплодотворенную икру. Величину L_{50} определяли из уравнения логистической кривой, коэффициенты которого находили по алгоритму, предложенному Г.Н.Зайцевым (1991). Для этих целей регистрировали наличие наружной икры у самок с шириной карапакса 80–150 мм. Объём выборки для составления уравнения логистической кривой: для западного Сахалина – 3340 экз., зал. Анива – 1392 экз., зал. Терпения – 1609 экз.

Распределение, миграции камчатского краба

Общая характеристика распространения

Камчатский краб широко распространен в Охотском, Беринговом и Японском морях. Вдоль азиатского материкового побережья этот вид встречен от Гижигинской губы в Охотском море и о. Карагинского у восточного побережья Камчатки до зал. Гейдзицу (п-ов Корея) (Marukawa, 1933; Виноградов, 1946; Родин, 1985; Abe, 1992), а вдоль Сахалина и Японских островов – от Александровского залива (Клитин, 1992а, б) до п-ова Симане (о. Хонсю) (Abe, 1992). Крайней северной точкой его ареала у материкового побережья Японского моря считается бухта Мосолова (51°14' с.ш.) (Новомодный, 2001), а на тихоокеанском побережье Хоккайдо – мыс Эримо. У побережья Северной Америки камчатский краб встречен от мыса Барроу на севере (59° с.ш.) до о. Королевы Шарлотты в водах Британской Колумбии на юге.

Как и большинство других крабоидов (Lithodidae), камчатский краб до недавнего времени был эндемиком северной части Тихого океана. Однако в 1960–1969 гг. этот вид был успешно интродуцирован в Баренцево море, в результате чего у берегов Норвегии и Кольского полуострова появилась жизнеспособная популяция камчатского краба (Орлов, 1994; Кузьмин, 1996; Kuzmin et al., 1996). Наиболее многочисленными считаются популяции камчатского краба, обитающие у западной Камчатки, в районе Шантарских островов и в Бристольском заливе. Ранее он был весьма многочисленным в зал. Аляска, особенно у о. Кадьяк. Меньшую численность имеют популяции, обитающие в Татарском проливе, зал. Анива, у юго-восточного Сахалина, а также у северных (Парамушир, Шумшу) и южных (Кунашир, Итуруп, Малая Курильская гряда) Курильских островов и о. Рисири (Япония).

В Охотском море камчатский краб встречен в широком диапазоне глубин (4–250 м), в Японском нижняя граница его вертикального распространения достигает 270–300 м (Закс, 1936; Виноградов, 1945; Родин, 1969). Марукава (Marukawa, 1933) сообщил о поимке этого вида в Та-

тарском проливе на глубине 360 м. По нашим данным, отдельные промысловые самцы камчатского краба в Татарском проливе встречены в уловах донного трала на глубине 500 м, с охотоморской стороны о. Итуруп – 430–450 м, а непромысловые особи у о. Итуруп – на глубинах до 510 м в скоплениях более глубоководного равношипного краба (*Lithodes aequispinus*). В ноябре 1997 г. в ходе ловушечного промысла японского стригуна (*Chionoecetes japonicus*) у западного побережья Сахалина единственный самец камчатского краба был выловлен в районе 47°10' с.ш. на глубине 1160 м (устное сообщение А.Я.Великанова).

В местах распространения камчатского краба температура придонного слоя воды варьирует от минус 1,7 до плюс 12,0 °С, хотя Л.Г.Виноградов (1941) сообщал, что в зал. Петра Великого "самки и отдельные самцы крабов" встречались при температуре плюс 18 °С. Механизм негативного воздействия низких и высоких температур на камчатского краба в настоящее время недостаточно изучен. По мнению В.Я.Федосеева (1994), пересечение самками камчатского краба линз воды с отрицательной температурой может привести к нарушению биохимических процессов и в дальнейшем – к их яловости. В естественных условиях крабы выдерживают колебания солености от 28 до 35 ‰, в аквариуме самки крабов более месяца содержались в воде с пониженной соленостью (20 ‰), что привело к абортивному вылуплению личинок (Закс, 1936; Виноградов, 1941).

Имеющиеся данные по пространственному, вертикальному распределению и границам температурного оптимума позволяют отнести камчатского краба к тихоокеанско-бореальным видам (Виноградов, 1946), а с учетом биогеографической классификации, предложенной А.Н.Голиковым (1982), – к тихоокеанским широко распространенным бореальным видам. Согласно биогеографической номенклатуре, предложенной О.Г.Кусакиным с соавторами (1975), камчатский краб является эвритермным мезо-эпиолиготермным сублитерально-верхнебатиальным видом.

Западный Сахалин

У западного побережья Сахалина камчатский краб встречается повсеместно от 46°05' (траверз мыса Кузнецова) до 48°40' с.ш. (траверз мыса Ламанон), а также в Александровском заливе. Верхние и нижние границы температурного и глубинного диапазона (минус 1,6–плюс 18,2 °С; 7–500 м), при которых камчатский краб встречается в Татарском проливе (табл. 2, рис. 1), близки к предельным для данного вида значениям толерантности (Виноградов, 1941).

Обширные, покрытые илистыми грунтами акватории Татарского пролива, расположенные к северу от мыса Ламанон, за исключением узкой прибрежной полосы, до 1993 г. считались не пригодными для обитания этого вида.

Сезонные особенности распределения

В июне–августе крабы держатся в интервале глубин 20–204 м при положительных значениях температуры (рис. 1, д, е; 2, а, б), а их наиболее плотные скопления расположены в районе Ильинского мелководья (47°25'–48°25' с.ш.), на глубинах 20–60 м. Уловы самцов донными тралами на этих глубинах достигали 221 экз. в июне 1988 г. и 919 экз. – в июле 1991 г., самок – соответственно 534 и 941 экз. На указанный интервал глубин в 1988 г. приходилось 79 % площади распределения и 88 % численности самцов, а в 1991 г. – соответственно 50 и 69 % (рис. 3). По мере прогрева придонного слоя воды от июня к сентябрю температура в местах наибольших концентраций самцов камчатского краба увеличива-

лась от 0,6 до 7,2 °С, самок – от 0,8 до 10,4 °С у юго-западного Сахалина и до 11,7 °С – для самцов и 13,9 °С – для самок в Александровском заливе (северо-западный Сахалин). Таким образом, летом самки образовывали повышенные концентрации при более высоких температурах придонного слоя воды, чем самцы. Более высокая летняя температура воды в районах максимальных уловов крабов у северо-западного побережья Сахалина (июль 1995 г.) объясняется меньшей толщиной слоя летнего прогрева воды в этом районе и расположенным на глубине 30 м слоем температурного скачка, ниже которого температура понижалась до 0,9 °С. Уловы камчатского краба ниже термоклина уменьшались в 10–15 раз.

Таблица 2
Условия обитания и максимальные уловы камчатского краба за 30 мин траления на шельфе западного Сахалина по данным траловых съёмов 1977 и 1987–1997 гг.

Table 2
Inhabitation conditions and maximum catches of king crab per the 30-minutes' trawling on the shelf of the western Sakhalin according to the data of the trawl surveys in 1977 and 1987–1997

Показатель	Зима	Весна	Лето	Осень	Весь период
	132	194	Кол-во станций		
<i>Самцы</i>					
Глубина распространения, м	30–500	19–500	14–309	28–222	14–500
Глубина макс. улова, м	150	22	47	59	47
T, °С	–1,6–5,1	–0,3–3,3	0,3–17,9	1,8–6,3	–1,6–17,9
T, °С в районе макс. улова	2,1	2,4	3,5	5,4	3,5
Максимальный улов, экз.	356	181	919	52	919
Коэф. агрегированности	0,84–0,97	0,83–0,94	0,85–0,93	0,68–0,88	0,68–0,97
<i>Промысловые самцы</i>					
Глубина распространения, м	30–500	19–500	14–309	28–222	14–500
Глубина макс. улова, м	150	49	38	59	150
T, °С	–1,6–5,1	–0,3–3,3	0,3–17,9	1,8–4,6	–1,6–17,9
T, °С в районе макс. улова	2,1	2,6	3,3	3,4	2,1
Максимальный улов, экз.	350	173	342	35	350
Коэф. агрегированности	0,85–0,97	0,78–0,94	0,76–0,93	0,69–0,85	0,69–0,97
<i>Самки</i>					
Глубина распространения, м	30–310	19–500	13–150	36–179	13–500
Глубина макс. улова, м	150	58	38	36	38
T, °С	–1,4–5,1	–0,3–3,3	0,4–18,2	1,8–6,3	–1,4–18,2
T, °С в районе макс. улова	2,1	2,4	10,4		10,4
Максимальный улов, экз.	304	200	1446	38	1446
Коэф. агрегированности	0,84–0,98	0,86–0,92	0,74–0,97	0,74–0,75	0,74–0,98

Двухслойная структура вод делает возможным летнее рассредоточение крабов в широком диапазоне глубин, однако непромысловые самцы и самки предпочитают более узкий интервал (30–80 м). Определяющим в образовании летних высоких концентраций крабов является трофический фактор. На илисто-песчаных грунтах с высокой биомассой кормовых организмов плотность распределения крабов составляет один экземпляр на 200–225 м².

В октябре–ноябре в связи с интенсивным охлаждением прибрежных вод крабы мигрируют на участки шельфа с глубинами 150–220 м, при этом их наиболее плотные скопления смещаются на 40–60 миль в южном направлении. В отдельные годы (1997 г.) миграция крабов на

большие глубины продолжалась до первой декады января. К декабрю значительно расширились площади распределения камчатского краба (до 140 % от площади летнего распределения самцов). Крабы встречались в уловах тралов на глубинах от 55 до 300 м при температуре воды у дна от минус 1,6 до плюс 3,2 °С. В зимний период отмечена значительная неравномерность в распределении плотности этого промыслового объекта. Так, на 93 % всей площади распределения средний улов самцов составил 3,5 экз., в то же время севернее мыса Слепиковского (47°25' с.ш.) на глубине 150 м на очень ограниченной акватории уловы самцов достигали 356 экз., а самок – 304 экз. В прибрежной зоне с отрицательной температурой воды уловы крабов не превышали 5 экз. за траление (см. рис. 1, а, б).

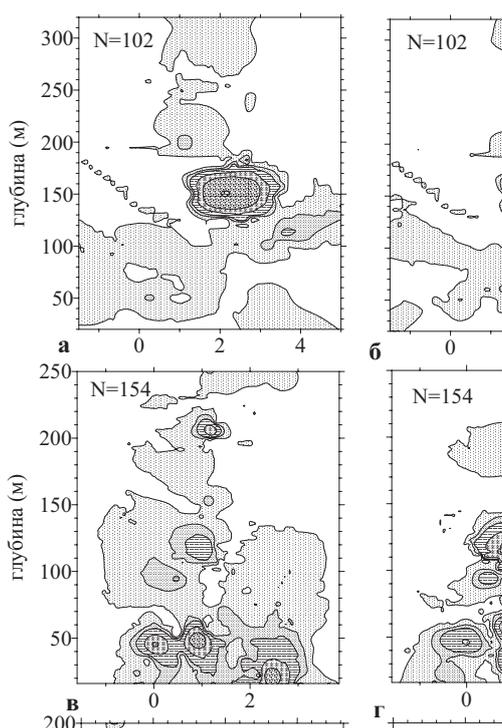


Рис. 1. Распределение камчатского краба у западного Сахалина в зависимости от температуры и глубины (осредненные данные по траловым съёмкам 1987–1995 гг.): а, б – зима; в, г – весна; д, е – лето; а, в, д – самцы; б, г, е – самки; N – число наблюдений

Fig. 1. King crab distribution near western Sakhalin depending on temperature and depth (average data of the trawl surveys of 1987–1995): а, б – winter; в, г – spring; д, е – summer; а, в, д – males; б, г, е – females; N – number of observations

Подавляющее большинство самцов (76 %), выловленных в районе их зимней концентрации, имели мягкие покровы, что свидетельствовало о линьке крабов. Траловые съёмки, проведенные в этом районе в декабре–марте, показали, что зимняя линька происходит преимущественно в январе – первой декаде февраля на глубинах 150–220 м, в основном в южной части Ильинского мелководья (47°20'–47°30' с.ш.). С уменьшением глубины доля перелинявших самцов в уловах равномерно снижалась.

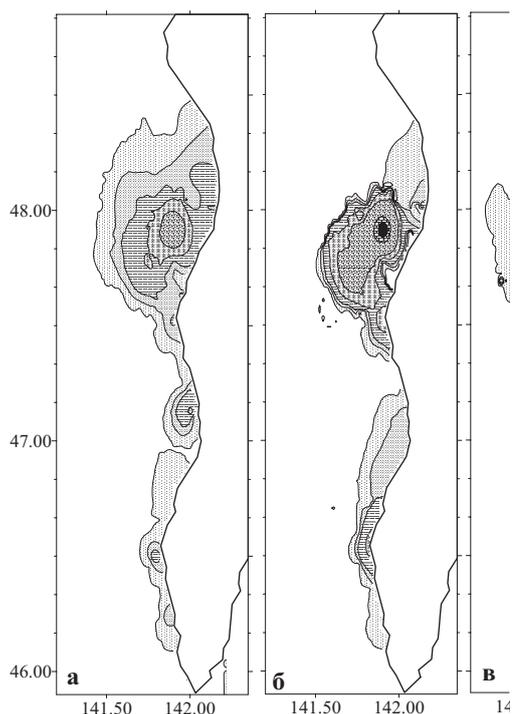


Рис. 2. Распределение камчатского краба у западного побережья Сахалина: **а, б** – в июне 1988 г.; **в, г** – в марте 1989 г.; **а, в** – самцы; **б, г** – самки

Fig. 2. King crab distribution near western Sakhalin: **а, б** – June, 1988; **в, г** – March, 1989; **а, в** – males; **б, г** – females

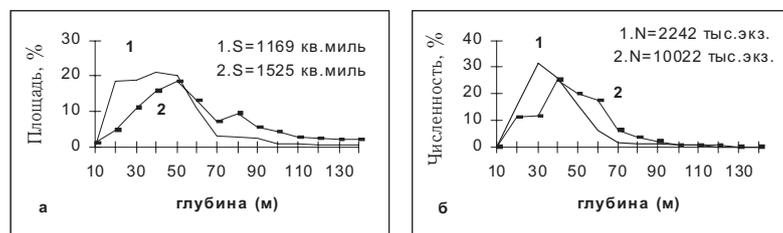


Рис. 3.

Площадь распределения (**а**) и численность (**б**) самцов камчатского краба (с шириной карапакса более 8 см) у западного побережья Сахалина: 1 – июнь 1988 г., 2 – июль 1991 г. (S – площадь распределения, N – общая численность)

Fig. 3. Distribution area (**а**) and abundance (**б**) of the king crab males (with the shell width over 8 cm) near the southwestern coast of Sakhalin: 1 – June, 1988, 2 – July, 1991 (S – distribution area, N – total abundance)

В марте происходит некоторое сокращение площади распределения камчатского краба (80,3 % от площади зимнего распределения для самцов и 61,7 % – для самок) и возрастание величины их средневзвешенного улова при почти двукратном снижении величины максимального улова. Таким образом, сосредоточение крабов на меньшей площади в марте сопровождается уменьшением агрегированности их скоплений. При этом в южной части Ильинского мелководья (47°24–47°28' с.ш.) по-прежнему наблюдали высокую концентрацию перелинявших зимой самцов (рис. 2, в, г). Максимальные их уловы по сравнению с январскими несколько снизились (113 экз. за траление). Наибольшие скопления самок в этом районе (183 экз. за траление) были приурочены к меньшим глубинам (115–120 м) (см. рис. 1, г, 2, г). Второе преднерестовое совместное скопление самцов и самок отмечено южнее, в районе 46°55'–

47°03' с.ш., на глубинах 20–60 м. Максимальные уловы самцов и самок достигали здесь соответственно 117–173 и 200 экз. Соотношение самцов и самок в уловах составило 1,0: 0,48 (Клитин, 1992а). Формирование преднерестовых скоплений происходит, как правило, на глубинах 100–120 м. В их составе преобладают самцы III и IV межлиночных категорий, доля самок колеблется от 30 до 80 %. Таким образом, в марте к северу и югу от мыса Слепиковского прослеживаются разные тенденции в изменении плотности уловов: на севере она возрастает с увеличением глубины, а на юге – уменьшается (рис. 4).

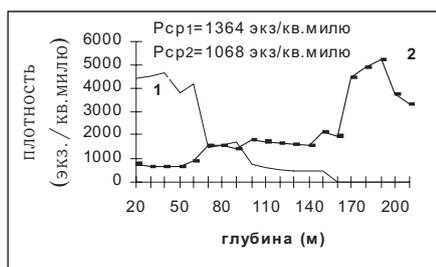


Рис. 4. Изменение плотности скоплений камчатского краба у западного побережья Сахалина в марте 1989 г. в зависимости от глубины (P_{cp} – средняя плотность): 1 – южный район (46°30'–47°15' с.ш.), 2 – северный район (47°15'–48°40' с.ш.)

Fig. 4. Density variation of king crab near the western coast of Sakhalin in March, 1989 depending on the depth (P_{cp} – average density): 1 – southern part (46°30'–47°15' N), 2 – northern part (47°15'–48°40' N)

Подобное специфическое для весеннего периода распределение плотности оказалось возможным благодаря неучастию перелинявших зимой самцов в нерестовых миграциях к берегу. Повышенные концентрации камчатского краба в марте относятся к разным пространственно-функциональным группировкам: в прибрежье встречены преднерестовые скопления самцов и самок, на больших глубинах – скопления зимующих самцов.

Выпуск личинок самками и откладка новой оплодотворенной икры на плеоподы происходит, как правило, в последних числах марта – первой декаде апреля, в отдельные годы (1994) – в первой половине марта. Несколько позднее, во второй половине апреля – начале мая, начинается весенняя линька самцов, в 1994 г. самцы начали линять в первых числах апреля. Продолжительность весенней линьки составляет около месяца, в ней участвует до 60 % половозрелых самцов. В результате последующих кормовых миграций основные скопления крабов смещаются на расстояние до 60 миль к северу – в район Ильинского мелководья. На устойчивость сезонных миграций камчатского краба у юго-западного побережья Сахалина (протяженность 3–79 миль) и невысокую скорость перемещения крабов (0,04–0,19 миль в сутки) указывали японские исследователи (Есикура, 1936).

Самки камчатского краба в большинстве случаев встречены в более узком по сравнению с самцами диапазоне глубин, а в летний период образуют максимальные концентрации при более высоких, чем самцы, температурах. Во всех случаях для самок отмечена меньшая площадь пространственного распределения (35,3–86,1 % от площади распределения самцов), а в 7 из 11 случаев – более высокая плотность распределения. Более высокая агрегированность скоплений самок по сравнению с самцами наблюдалась только в 3 случаях. Наибольшая разобщенность скоплений самцов и самок отмечена в весенний период, что является следствием зимней линьки части самцов и их неучастия в нерестовых миграциях к берегу.

Основная репродуктивная зона (зона размножения и выпуска личинок) камчатского краба в период исследований 1987–1991 гг. располагалась в пределах координат 46°30'–47°15' с.ш. (Клитин, 1992а). Однако в марте 1996 г. плотные преднерестовые скопления самок были встре-

чены в районе 47°38' с.ш., а отдельные особи попадались в уловах ловушек до 48°00' с.ш. Указанное расширение и отчасти смещение репродуктивной зоны в северном направлении согласуется с общей перестройкой функциональной структуры ареала западносахалинской популяции камчатского краба, происходившей начиная с 1993 г., о чем будет сказано ниже. При наличии температурных барьеров выпуск личинок самками происходит не в прибрежье на глубинах 20–50 м, а на больших глубинах, что может повлечь их последующий снос и оседание в неблагоприятных для развития молоди районах.

Сезонная динамика пространственного распределения камчатского краба в общих чертах вписывается в классическую схему, разработанную для западного побережья Камчатки (Виноградов, 1969; Родин, 1985), хотя имеет и свои региональные особенности. Как и у побережья Камчатки, крабы совершают нерестовые миграции в прибрежные районы на глубины 20–60 м, перелинявшие зимой самцы не принимают участия в нерестовых миграциях. Основным отличием от западнокамчатской популяции является смещение посленерестовых скоплений камчатского краба у западного Сахалина к местам нагула в северном направлении.

Распределение личинок

Личиночная стадия – наиболее уязвимый период в развитии камчатского краба: от успешного оседания личинок в благоприятные для развития молоди участки шельфа зависит численность будущих поколений (Родин 1985; Федосеев, Родин, 1986; Федосеев и др., 1988; Низяев, Федосеев, 1994). Величина и преобладающее направление дрейфа зоэа с учетом существующих схем поверхностных течений и расположения районов нереста самок являются важными элементами функциональной структуры популяционных ареалов камчатского краба.

В первой декаде мая 1991 г. в южной части Татарского пролива зоэа IV камчатского краба были встречены над глубинами 33 м (47°59' с.ш) и 52 м (46°17' с.ш) (рис. 5, а). Наибольшая концентрация личинок последней пелагической стадии (40 экз./м²) отмечена в центральной части Ильинского мелководья – традиционном районе обитания молоди этого вида (Клитин, 1990а).

В первой декаде июня 1994 г. глаукотэз камчатского краба были встречены у западного побережья Сахалина на траверзе пос. Перепутье (46°17' с.ш.), мыса Ламанон (48°48' с.ш.) и мыса Корсакова (50°02' с.ш.) над глубинами 29–114 м при температуре поверхностного слоя 4,89–7,67 °С (рис. 5, б).

Во второй половине апреля 1998 г. в уловах ИКС-80 на 9 станциях обнаружены только зоэа II камчатского краба. Они были распространены у западного побережья Сахалина (46°20'–49°15' с.ш.) над глубинами 27–78 м. Средняя температура поверхностного слоя воды (0–30 м) в местах распространения личинок была равна 1,85 °С. Как и в предыдущие годы, личинки камчатского краба были сконцентрированы в двух основных районах (рис. 5, в). Меньшая концентрация личинок (до 10 экз./м²) отмечена в южном районе (46°20'–46°30' с.ш.), большая (до 78 экз./м²) – в северном (48°15'–49°15' с.ш.). Максимальной плотность личинок камчатского краба была в 27 милях севернее мыса Ламанон (49°00' с.ш.) над глубиной 56 м при поверхностной температуре воды 3,76 °С (Клитин, Саматов, 1999).

В 1994 г. выпуск личинок самками полностью завершился к 22 марта. Таким образом, фактическая продолжительность жизни пелагических личинок камчатского краба в 1994 г. составила 79±2 сут, для их развития потребовалось 357±16 градусо-дней. Это почти совпадает с

данными, полученными в ходе аквариальных наблюдений (Kurata, 1961; Weber, 1967; Nakanishi, 1985).

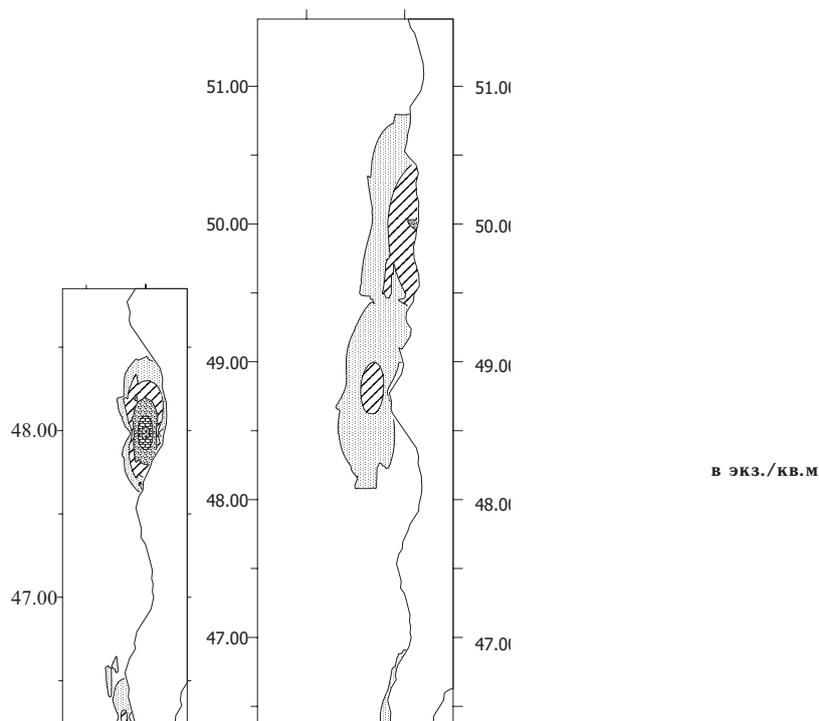


Рис. 5. Распределение личинок камчатского краба у западного побережья Сахалина: **а** – зоеа IV (4–12.05.1991 г.), **б** – глаукотоэ (4–12.06.1994 г.), **в** – зоеа II (16–26.04.1998 г.)

Fig. 5. Distribution of the king crab larvae near the western coast of Sakhalin: **a** – zoea IV (4–12.05.1991), **б** – glaucothoe (4–12.06.1994), **в** – zoea II (16–26.04.1998)

У западного побережья Татарского пролива развитие пелагических личинок происходит в более поздние, чем у восточного берега, сроки. В июне 1994 г. средневзвешенная величина индекса зрелости личинок у побережья Хабаровского края составила 2,96, у сахалинского берега – 5,0 (стадия глаукотоэ). Ориентировочный срок запаздывания – 29 сут, что хорошо согласуется с более низкими температурами поверхностного слоя воды у западного берега Татарского пролива (различие равно 2,32 °С) и обусловлено действием холодных течений Приморского и Шренка (Будаева и др., 1981; Яричин, 1982; Юрасов, Яричин, 1991). В то же время у сахалинского берега в 1994 г. развитие пелагических личинок на 15–18 дней запаздывало по сравнению с 1991 г., когда в первой декаде мая в планктоне были отмечены зоеа IV.

Распределение молоди камчатского краба

Специальных мальковых съёмок камчатского краба не проводили, тем не менее в результате траловых и ловушечных съёмок, наблюдений из подводного аппарата, несмотря на высокую селективность данных орудий лова и наблюдений, определенная информация по пространственному распределению немигрирующей молоди этого объекта (с шириной карапакса 1–7 см) была получена (рис. 6).

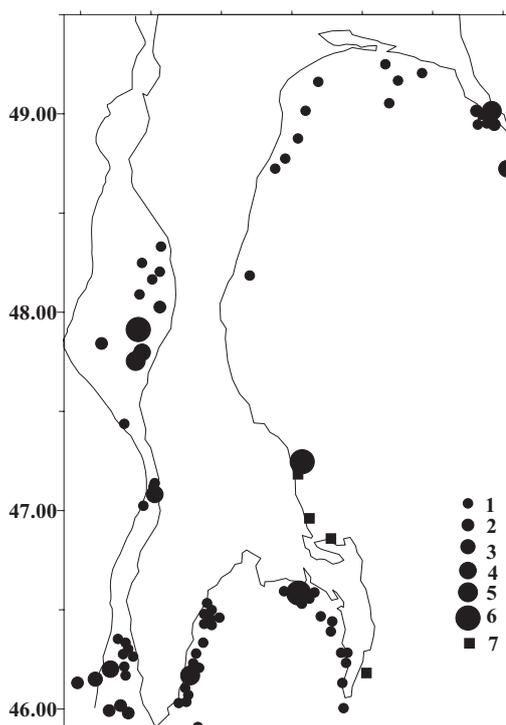


Рис. 6. Места поимки молоди камчатского краба (менее 8 см по ширине карапакса) у побережья Сахалина в 1986–1998 гг.: 1–6 – траловые станции с уловами молоди камчатского краба (плотность улова: 1 – 1–10, 2 – 11–20, 3 – 21–30, 4 – 31–40, 5 – 51 и 87, 6 – 293–476 экз. за 30-минутное траление), 7 – ловушечные станции с уловами молоди камчатского краба

Fig. 6. Catch areas of the king crab juveniles (with the shell width less than 8 cm) near the coasts of Sakhalin in 1986–1998: 1–6 – trawl stations with the catches of the king crab juveniles (catch density, pieces per 30-minutes' trawling: 1 – 1–10, 2 – 11–20, 3 – 21–30, 4 – 31–40, 5 – 51 and 87, 6 – 293–476); 7 – trap stations with the catches of the king crab juveniles

У юго-западного Сахалина 46,6 % станций с уловами молоди были расположены на глубинах свыше 50 м, в том числе две станции (6,6 %) в районе 46°13'–46°17' с.ш. на глубинах 111 и 143 м. В этом районе можно выделить два основных места концентрации молоди: Ильинское мелководье (47°30'–48°40' с.ш.) и район в пределах 46°00'–46°17' с.ш. Впервые молодь камчатского краба с шириной карапакса 23–55 мм (ориентировочный возраст 2+) обнаружена Н.К.Галимзяновым 11.03.1986 г. в южной части Ильинского мелководья. Её улов составил 87 экз. за траление. Наибольший улов молоди (до 283 экз. на траление) с шириной карапакса 45–64 мм (возраст 4+) отмечен в южной части Ильинского мелководья 5.06.1988 г. на глубине 40 м. За два года перемещение молоди составило всего 10 миль. Этот район обитания немигрирующей молоди камчатского краба в Татарском проливе был замечен ещё японскими исследователями (Ishii, 1933), исследования 1986–1991 гг. показали, что в эти годы он играл основную роль в воспроизводстве этого объекта промысла у западного Сахалина.

Другой район обитания молоди расположен в южной части Татарского пролива. В этом районе мальки крабов с размерами 20–50 мм были рассеяны на глубинах от 42 до 143 м, их максимальный улов (44 экз. за траление) обнаружен в районе 46°20' с.ш. на глубине 61 м. Данный участок шельфа отнесен к районам с активной гидродинамикой (Фадеев, 1988), в составе его донной фауны преобладают неподвижные сестонофаги. Как известно, именно наличие развитой эпифауны и элементов сессильного бентоса является основным фактором, способствующим распространению молоди (Родин, 1985). У северо-западного побережья Сахалина отдельные экземпляры молоди камчатского краба были обнаружены только в Александровском заливе.

Функциональная структура ареала популяции и ее изменения

Распределение личинок камчатского краба у западного побережья Сахалина свидетельствует об их преимущественном переносе из реп-

родуктивной зоны ($46^{\circ}40' - 47^{\circ}30'$ с.ш.) в северном направлении. Это хорошо согласуется с плотными скоплениями молоди, обнаруженными в 1986–1991 гг. в северной части Ильинского мелководья и ее отсутствием в более северных районах (Ishii, 1933; Клитин, 1990б), а также со схемой неперIODических течений в этом районе.

На рис. 5 показаны два принципиально различных варианта переноса и оседания личинок камчатского краба у западного побережья Сахалина. В 1991 г. большая часть пелагических личинок последнего возраста встречена в центральной части Ильинского мелководья, что предполагает их успешное оседание в район, благоприятный для роста и развития молоди. В 1994 г. глаукотэ камчатского краба обнаружены за пределами Ильинского мелководья, преимущественно у северо-западного побережья Сахалина.

Проникновение зоэа камчатского краба в июне 1994 г. в район $50^{\circ}02'$ с.ш., расположенный в 90–140 милях севернее основных районов размножения этого вида, свидетельствует о значительной величине радиуса репродуктивной активности данной популяции. С другой стороны, отсутствие благоприятных условий для оседания личинок и развития молоди в северной части западносахалинского шельфа ($48^{\circ}40' - 50^{\circ}40'$), в связи с преобладанием на дне жидких илов с низкими биомассами бентоса (Фадеев, 1988), вероятно, приводит к гибели личинок во время их оседания. Об этом свидетельствует, в частности, отсутствие молоди камчатского краба в этом районе. Исключение составляет Александровский залив, где имеются благоприятные условия для оседания личинок и развития молоди, а обитающая там зависимая группировка камчатского краба существует преимущественно за счёт “импорта” личинок из более южных районов. Указанная группировка камчатского краба – наиболее северная из известных в Японском море.

Вынос личинок за пределы Ильинского мелководья или их оседание на глубинах более 80 м, что, по-видимому, происходит при выпуске личинок самками за пределами прибрежной зоны, скорее всего приводят к формированию малочисленных поколений камчатского краба.

В ходе личиночных съёмок небольшое скопление личинок у сахалинского берега отмечали на юге Татарского пролива (в районе $46^{\circ}10' - 46^{\circ}30'$ с.ш.). Как известно (Виноградов, 1969; Родин, 1985), места оседания глаукотэ совпадают с районами обитания немигрирующей молоди камчатского краба в течение первых лет его жизни. Район обитания молоди у западного побережья п-ова Крильон (юго-западный Сахалин) хорошо известен и почти совпадает с местом, где были обнаружены личинки. Ранее, учитывая направленность течений у юго-западного побережья Сахалина в весенне-летний период (Леонов, 1960; Шелегова, 1960), высказывалось предположение о проникновении личинок камчатского краба в южную часть Татарского пролива из зал. Анива с охотоморскими водами (Клитин, 1990а). Однако анализ схемы геострофических течений в рассматриваемом районе в весенний период показал, что со второй половины апреля вследствие более высокого уровня Японского моря течение направлено из южной части Татарского пролива в прол. Лаперуза. В это время выход зоэа I в планктон в зал. Анива только начинается (выклев личинок там происходит почти на месяц позже, чем у юго-западного Сахалина). Таким образом, вынос зоэа из зал. Анива в Татарский пролив во второй половине апреля – мае и достижение ими в начале июня стадии глаукотэ практически невозможны. Наиболее вероятен вынос личинок на траверз пос. Перепутье в результате их переноса с севера на юг Западно-Сахалинским течением.

У западного Сахалина мальки крабов с шириной карапакса 11–28 мм не образуют скоплений (их плотность не превышает 1 экз. на 2000 м²) и равномерно распределены на обширных прибрежных акваториях в интервале глубин 15–20 м. Молодь крабов с шириной карапакса 43–69 мм образует локальные агрегации со значительной плотностью (до 5 экз./м²). Наши данные о пространственном распределении молоди камчатского краба согласуются с результатами подводных исследований агрегаций ювенильного камчатского краба в зал. Воумен на Аляске (Dew, 1990), которые показали, что краб собирается в агрегации при ширине карапакса более 20 мм. Почти все крабы в возрасте 0–1 год с шириной карапакса около 20 мм были распространены поодиночке и неподвижны в пределах убежищ, образованных лучами морских звезд (*Evasterias troschellii* и *Asterias amurensis*), и реже среди щупалец актинии *Metridium senile*. Указанные особенности распределения молоди свидетельствуют, с одной стороны, о значительном рассеянии личинок камчатского краба при их оседании, с другой – о переходе мальков к агрегированному образу жизни в возрасте 3–5 лет.

До достижения половозрелости (10–12 см по ширине карапакса) молодь крабов не участвует в сезонных миграциях со взрослыми особями, незначительно передвигаясь по акватории мелководья в поисках пищи. В последующие годы генеральный курс передвижения крабов направлен против преобладающего течения. По мере роста и развития половозрелые крабы совершают онтогенетическую миграцию в южном направлении. Наиболее крупные особи камчатского краба встречены в южной части Татарского пролива (рис. 7). Главную роль в образовании нагульных скоплений камчатского краба у юго-западного Сахалина играет район Ильинского мелководья. Здесь же расположен основной центр воспроизводства самой многочисленной в Сахалино-Курильском регионе популяции этого объекта промысла (Клитин, 1990а).

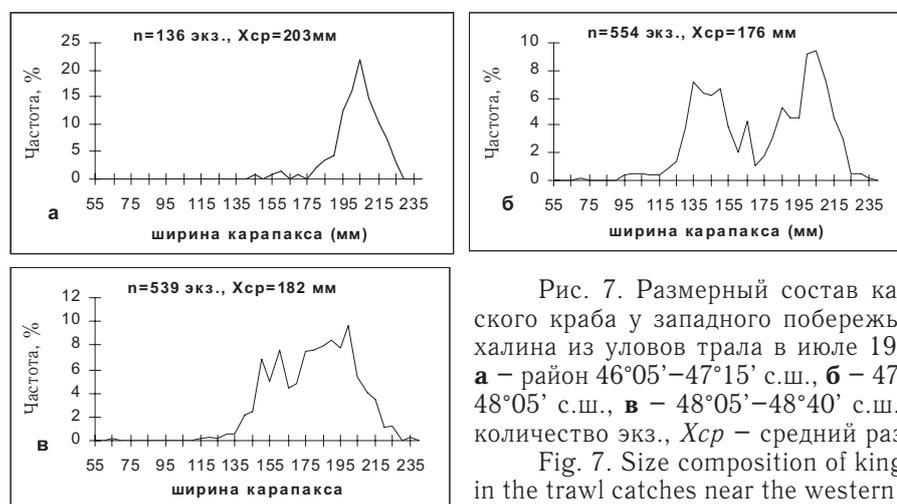


Рис. 7. Размерный состав камчатского краба у западного побережья Сахалина из уловов трала в июле 1995 г.: **а** – район 46°05'–47°15' с.ш., **б** – 47°15'–48°05' с.ш., **в** – 48°05'–48°40' с.ш.; *n* – количество экз., *X_{ср}* – средний размер

Fig. 7. Size composition of king crab in the trawl catches near the western coast of Sakhalin in July, 1995: **a** – area of

46°05'–47°15' N, **б** – area of 47°15'–48°05' N, **в** – area of 48°05'–48°40' N; *n* – number individuals, *X_{ср}* – average size

Полученные данные позволили выделить в ареале популяции камчатского краба у западного Сахалина зимовально-репродуктивную, нагульную зону и зону обитания молоди (Клитин, 1992а). Обширные, с илистыми грунтами акватории Татарского пролива, расположенные к северу от мыса Ламанон, исключая узкую прибрежную полосу, ранее считались не пригодными для обитания этого вида. Действительно, трало-

вые съемки, проведенные в этом районе в 1986–1991 гг., отмечали многочисленную самовоспроизводящуюся группировку камчатского краба в южной части района, северный предел распространения которой находился в районе $48^{\circ}40'$ с.ш. (траверз мыса Ламанон). Севернее малочисленную зависимую (по терминологии В.Н.Беклемишева, 1960) группировку этого объекта промысла отмечали только в Александровском заливе. Ее численность целиком зависела от переноса личинок Западно-Сахалинским течением из южной части Татарского пролива (рис. 8, а).

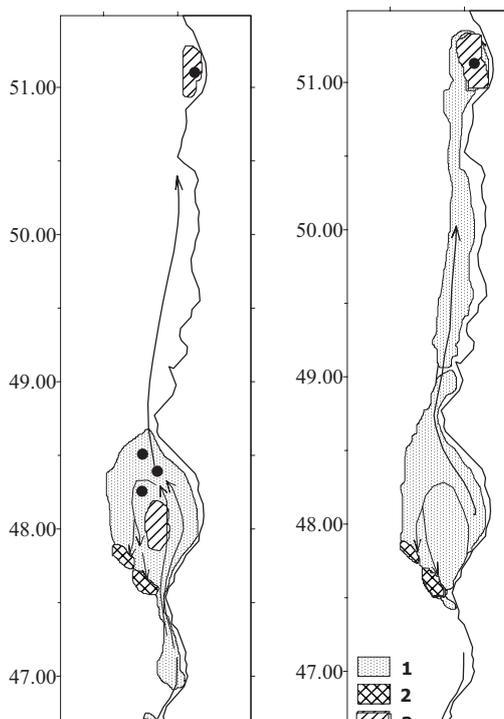


Рис. 8. Функциональная структура ареала западносахалинской популяции камчатского краба: **а** – в 1986–1992 гг., **б** – в 1993–1997 гг.; 1 – летние (нагульные) скопления промысловых особей, 2 – районы зимних скоплений крабов, 3 – летнее распределение непромысловых особей (8–13 см), 4 – перенос пелагических личинок, 5 – весенне-летние и осенние миграции, 6 – основные районы обитания немигрирующей молодежи

Fig. 8. Functional structure of the western Sakhalin population of the king crab: **a** – in 1986–1992, **b** – in 1993–1997; 1 – summer (feeding) aggregations of the commercial species, 2 – areas of the winter crab aggregations, 3 – summer distribution of the noncommercial species (8–13 cm), 4 – pelagic larvae drift, 5 – spring-summer and autumn migrations, 6 – main inhabitation areas of the nonmigrating juveniles

Траловые съёмки, выполненные в 1993–1995 гг., показали, что пространственная, и отчасти функциональная, структура западносахалинской популяции в значительной мере зависит от ее численности (рис. 9). Так, вопреки данным предыдущих исследований в августе–сентябре 1993 г. камчатский краб был отмечен севернее мыса Ламанон в районе $49^{\circ}09'–50^{\circ}30'$ с.ш. на глубинах 30–153 м. Уловы самцов достигали здесь 12 экз. за 30-минутное траление, самок – 33 экз. (рис. 9, б). В июле 1995 г. было зафиксировано дальнейшее увеличение численности группировки камчатского краба северо-западного Сахалина и его непрерывное распределение от зал. Делангля до Александровского залива (рис. 9, в). Площадь распределения самцов по сравнению с 1988 г. возросла в 3,3 раза, самок – в 1,4 раза. Впервые относительно значительные уловы камчатского краба (до 54 экз. за траление) были получены на не свойственных для этого вида биотопах – илистых грунтах севернее мыса Ламанон (глубины 78–186 м). В Александровском заливе на глубине 13–20 м уловы самцов достигали 78 экз., а самок – 109 экз. за траление. Наличие в уловах икротосных самок с шириной карапакса 10–15 см свидетельствовало об активном воспроизводстве камчатского краба

на северном Сахалине. Немигрирующей молодежи камчатского краба в традиционном районе обитания (район зал. Делангля) (Клитин, 1990а) в 1993–1995 гг. обнаружено не было. Одновременно южная граница летнего распределения камчатского краба в 1995 г. по сравнению с 1988 г. сместилась на 60 миль к северу. Проведение траловых съемок в одно и то же время года практически исключило влияние на общую картину пространственного распределения сезонного перераспределения особей под действием нерестовых и кормовых миграций. Приведенные данные свидетельствуют, с одной стороны, об освоении камчатским крабом новых акваторий, с другой – об ослаблении южного и усилении северного центров воспроизводства камчатского краба в Татарском проливе (см. рис. 8, б) (Клитин, 1998а).

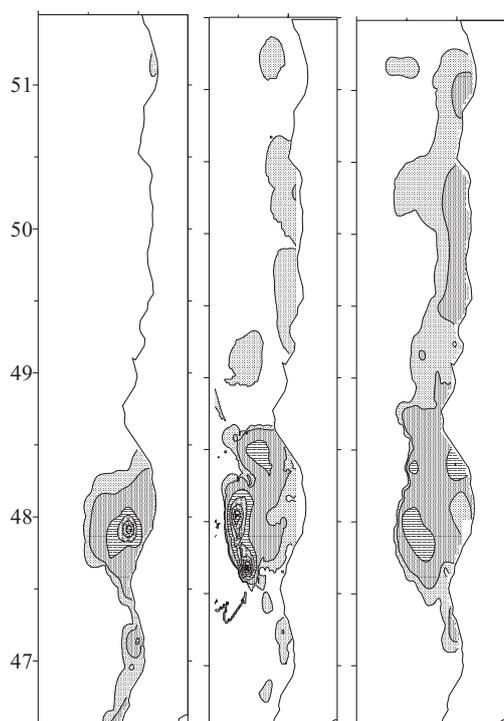


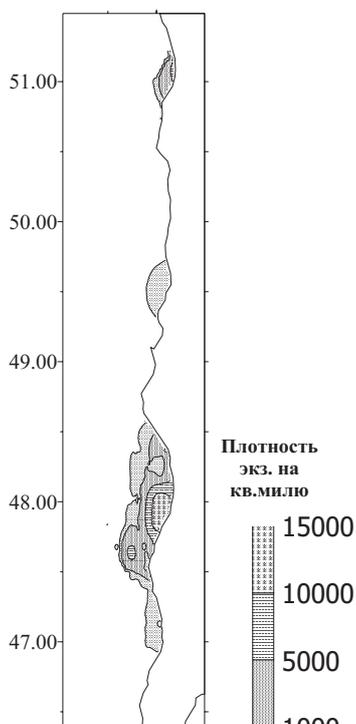
Рис. 9. Распределение самцов камчатского краба у западного побережья Сахалина в 1988–2000 гг.: **а** – в июне 1988 г., **б** – в августе 1993 г., **в** – в июле 1995 г., **г** – в сентябре 1997 г., **д** – в июне 2000 г.

Fig. 9. Distribution of the king crab males near the western coast of Sakhalin in 1988–2000: **а** – June, 1988, **б** – August, 1993, **в** – July, 1995, **г** – September, 1997, **д** – June, 2000

В сентябре–октябре 1997 г. камчатский краб был распространен у западного побережья Сахалина от 47°01' до 50°29' с.ш на глубинах 36–222 м. По сравнению с июлем 1995 г. уловы сократились в 3,1–4,5 раза, площадь распределения – в 1,35 раза. Наиболее сильно уменьшилась плотность камчатского краба (до уровня малочисленных популяций заливов Анива и Терпения) у юго-западного побережья Сахалина. В северной части Татарского пролива относительно высокие уловы самцов (50 и 52 экз. за 30 мин траления) были получены в прибрежье

мыса Ламанон (48°48' с.ш.) и на траверзе мыса Тихоновича (49°17' с.ш.) на глубине 51 м (рис. 9, г). По сравнению с 1995 г. камчатский краб не был обнаружен в Александровском заливе и севернее 50°29' с.ш.

Пространственное распределение самок камчатского краба у западного Сахалина по сравнению с распределением самцов на протяжении последних 10 лет трансформировалось в значительно меньшей мере



(рис. 10). Тем не менее основной репродуктивный район (зона размножения и выпуска личинок) по сравнению с 1988–1991 гг. сместился на 40–60 миль в северном направлении. Так, северная граница преднерестовых скоплений самок в марте 1989 г. проходила по 47°28' с.ш., в марте 1996 г. – 48°10' с.ш., а согласно М.В.Переладову с соавторами (1999), одно из нерестовых скоплений находилось в 1996 г. в районе 48°00'–48°20' с.ш. Указанное обстоятельство, являющееся результатом изменения пространственной структуры камчатского краба при прочих равных условиях, увеличивает вероятность переноса личинок в более северные районы Татарского пролива и их оседания в не благоприятных для развития молоди районах и тем самым уменьшает вероятность появления урожайных поколений камчатского краба.

Рис. 10. Распределение самок камчатского краба у западного Сахалина в августе 1995 г.

Fig. 10. Distribution of the king crab females near the western coast of Sakhalin in August, 1995

Освоение камчатским крабом новых участков шельфа Татарского пролива, произошедшее в 1993–1995 гг., совпало и, вероятно, связано с достижением промысловых размеров новым урожайным поколением и переходом от агрегированного к более разреженному типу пространственного распределения.

Длительное время (1958–1985 гг.) вылов камчатского краба у западного побережья Сахалина из-за низкой численности популяции не превышал 200 т. В 1991 г. было отмечено значительное увеличение общей и промысловой численности камчатского краба, и его вылов у западного побережья Сахалина был увеличен до 624 т, а в 1995 г. – до 840 т. Это произошло в результате достижения промысловых размеров новым урожайным поколением камчатского краба. Таким образом, кардинальные изменения пространственно-функциональной структуры западносахалинской популяции камчатского краба совпали с увеличением ее численности и началом промысловой эксплуатации урожайного поколения в юго-восточной части Татарского пролива. Можно предположить, что рост численности промысловой части популяции начиная с 1993 г. повлиял на освоение этим видом новых акваторий Татарского пролива. Расселение камчатского краба в районе с илистыми грунтами, ранее считавшимся не пригодным для его обитания, показывают высокую экологическую пластичность этого вида. С другой стороны, приведенные

данные свидетельствуют об ослаблении южного (Ильинское мелководье) и усилении северного (Александровский залив) центров воспроизводства камчатского краба в Татарском проливе. Северный центр воспроизводства камчатского краба, несмотря на свое усиление, не сможет поддерживать численность западносахалинской популяции на существующем уровне.

Однако браконьерский промысел камчатского краба в течение 1993–1997 гг., величина которого предположительно в 3–5 раз превышала ОДУ, привел к резкому снижению численности популяции. В 1997 г. по сравнению с июлем 1995 г. траловые уловы камчатского краба уменьшились в 3,1–4,5 раза, площадь распределения сократилась в 1,35 раза, численность – в 2,6 раза (при отсутствии перелова ее снижение ожидалось в 2001–2003 гг.). В 2000 г. с дальнейшим уменьшением численности (в 4,7 раза по сравнению с 1995 г.) пространственная и функциональная структура популяции фактически вернулась к уровню 1988 г. (см. рис. 9, д).

В то же время, несмотря на существенное сокращение численности, признаков деградации популяции у западного побережья Сахалина в настоящее время не наблюдается. Численность самок здесь по-прежнему довольно высока и в 2,5–3,0 раза превышает численность самцов. Правда, яловость половозрелых самок возросла от 1,7 % в 1998 г. до 7,1 % в 2000 г., но почти все яловые самки были встречены в крайней южной части района (южнее 46°56' с.ш.), где ощущался недостаток самцов. В настоящее время пополнение популяции невелико, большие скопления молоди в традиционном районе ее развития – Ильинском мелководье – отсутствуют. Сложная пространственно-функциональная структура популяции, зависимость прибрежных течений от расположения атмосферных фронтов и наличие на севере обширной зоны “стерильного выселения личинок” обусловили исключительно редкое появление здесь урожайных поколений по сравнению с побережьем западной Камчатки, где они наблюдаются с периодичностью один раз в шесть лет (Долженков и др., 2000).

Аналогичные изменения пространственно-функциональной структуры популяций камчатского краба отмечены и в других районах Дальнего Востока России. Помимо естественных колебаний численности поколений и изменения условий среды наиболее распространенная причина таких перестроек, на наш взгляд, заключается в нерациональном ведении промысла. Так, озерновская субпопуляция камчатского краба в 20-е гг. была одной из самых многочисленных у побережья западной Камчатки. Однако в дальнейшем, в результате интенсивного промысла преимущественно только в этом районе (Румянцев, 1945), численность ее резко сократилась. К 1983 г. численность самцов озерновской группировки уменьшилась до 0,05 % от их общей численности на западнокамчатском шельфе и до начала 90-х гг. полностью зависела от пополнения из северных районов (Родин, 1985). Во второй половине 90-х гг. вновь произошло значительное увеличение численности озерновской псевдопопуляции, на которую в 1998 г. приходилось уже 30 % всей численности камчатского краба у западного побережья Камчатки (Долженков и др., 2000). Однако в результате перелова ее численность уже в 1999 г. существенно сократилась.

Зал. Анива

Сезонные особенности распределения

В июне 1991 г. самцы камчатского краба были встречены на всей акватории залива за исключением его центральной и юго-восточной ча-

стей (рис. 11). Самки занимали несколько меньшую акваторию с глубинами 21–78 м. Максимальные уловы самцов и самок наблюдали у западного побережья залива (46°12' с.ш.). Около 80 % численности самцов и 91 % численности самок было сосредоточено на глубинах менее 50 м. Интенсивное питание крабов отмечено только в северо-западной и юго-восточной частях залива. Наиболее плотные скопления камчатского краба в летний период были приурочены к глубинам 21–24 м и температуре 2,0 °С (рис. 12, табл. 3).

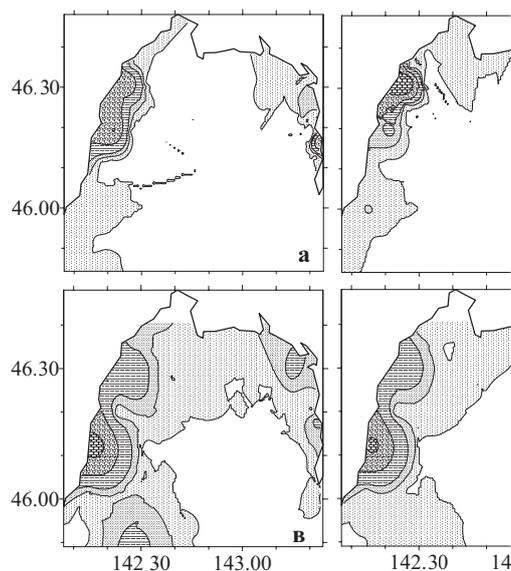


Рис. 11. Распределение камчатского краба в зал. Анива в летний период: **а, б** – июнь–июль 1988 г.; **в, г** – июне 1991 г.; **а, в** – самцы; **б, г** – самки

Fig. 11. King crab distribution in the Aniva Bay in the summer time: **а, б** – June–July, 1988; **в, г** – June, 1991; **а, в** – males; **б, г** – females

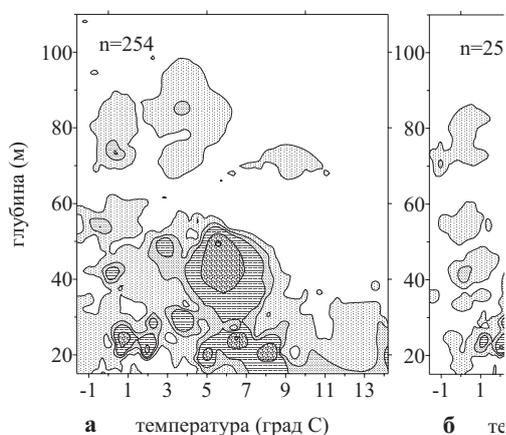


Рис. 12. Распределение камчатского краба в зал. Анива в летний период в зависимости от температуры и глубины (осредненные данные по траловым съёмкам 1987, 1988, 1991 и 1993 гг.): **а** – самцы, **б** – самки, n – число наблюдений

Fig. 12. Density distribution of the king crab catches in the Aniva Bay in the summer time depending on temperature and depth (average data of the trawl surveys in 1987, 1988, 1991 and 1993): **а** – males, **б** – females; n – number observations

К концу июня часть крабов мигрировала на восточное побережье залива, где севернее траверза пос. Новиково (46°17' с.ш.) на глубине 25 м уловы самцов достигали 108 экз. за траление. Увеличение уловов крабов на восточном побережье залива во второй половине лета (до 78–119 экз. за траление) отмечалось ранее М.А.Жилиной (1987). Характерно, что в этом районе практически отсутствовали самки, т.е. к середине нагуль-

ного периода произошло разделение крабов на разные половые группы. Анализ летнего распределения крабов в зал. Анива за ряд лет свидетельствует о его зависимости от сложившихся температурных условий.

Таблица 3

Условия обитания и максимальные уловы камчатского краба
за 30 мин траления в зал. Анива по данным траловых съёмок 1987–1994 гг.
Table 3
Inhabitation conditions and maximum catches of king crab
per 30-minutes' trawling in the Aniva Bay according to the data
of the trawl surveys in 1987–1994

Показатель	Зима	Весна	Лето	Осень	Весь период
	36	64	Кол-во станций 225	32	357
<i>Самцы</i>					
Глубина распространения, м	12–90	20–108	13–108	21–77	12–108
Глубина макс. улова, м	40	60	21	22	22
T, °C	–	–1,8–4,0	–1,4–13,1	0,2–10,9	–1,8–13,1
T, °C в районе макс. улова	–	2,0	2,0	10,9	10,9
Максимальный улов, экз.	20	28	131	195	195
Коэф. агрегированности	0,72	0,54–0,87	0,70–0,93	0,95	0,54–0,95
<i>Промысловые самцы</i>					
Глубина распространения, м	12–90	20–108	17–96	21–51	12–108
Глубина макс. улова, м	40	26	24	51	24
T, °C	–	–1,3–4,0	–1,4–13,1	0,2–10,8	–1,4–13,1
T, °C в районе макс. улова	–	–0,8	0,8	6,3	0,8
Максимальный улов, экз.	4	4	97	3	97
Коэф. агрегированности	0,42	0,50–0,52	0,66–0,93	0,39	0,39–0,93
<i>Самки</i>					
Глубина распространения, м	12–90	20–105	13–87	22–51	12–105
Глубина макс. улова, м	40	60	21	22	22
T, °C	–	–1,8–4,0	–1,3–14,6	0,2–10,9	–1,8–13,1
T, °C в районе макс. улова	–	2,0	8,5	10,9	10,9
Максимальный улов, экз.	25	30	201	205	205
Коэф. агрегированности	0,84	0,50–0,82	0,33–0,94	0,92	0,33–0,94

В годы с относительно холодной зимой (1987 г.), когда охлажденная ниже 0 °C водная масса соприкасалась с дном более чем на 70 % площади залива, отмечалась значительная концентрация крабов в узкой прибрежной полосе. В годы с относительно мягкой зимой (1991 г.) наблюдали широкое рассредоточение крабов в зоне с положительными придонными температурами, площадь их распределения по сравнению с июнем 1987 г. возросла в 9 раз, июнем 1988 г. – 5 раз (рис. 12).

В октябре небольшие по площади скопления крабов были отмечены в западной части залива на глубинах 30–60 м. Максимальные уловы самцов достигали здесь 109 экз., самок – 90 экз. В ноябре и декабре промысловые самцы и половозрелые самки мигрировали в центральную часть залива и в район о. Камень Опасности.

В феврале максимальные уловы самцов были встречены вблизи западного побережья залива в районе 46°14'–46°21' на глубинах 41–50 м, самок – на 12–60 м и у о. Камень Опасности (55–62 м). Более половины общей численности самцов и самок было сосредоточено на глубинах менее 50 м. В целом для февраля–марта (1989 и 1991 гг.) характерны равно-

мерное распределение и невысокая численность особей старших возрастных групп. Признаки зимней линьки отмечены у 14,7 % промысловых (на западном Сахалине – 33,2 %) и 25,2 % непромысловых самцов. В мае средние значения уловов на усилие возросли в 1,2–1,5 раза, агрегированность – в 1,6 раза (рис. 13). Наибольшие уловы самцов и самок были отмечены в прол. Лаперуза на входе в зал. Анива на глубине 60 м при положительных значениях температуры воды (рис. 14).

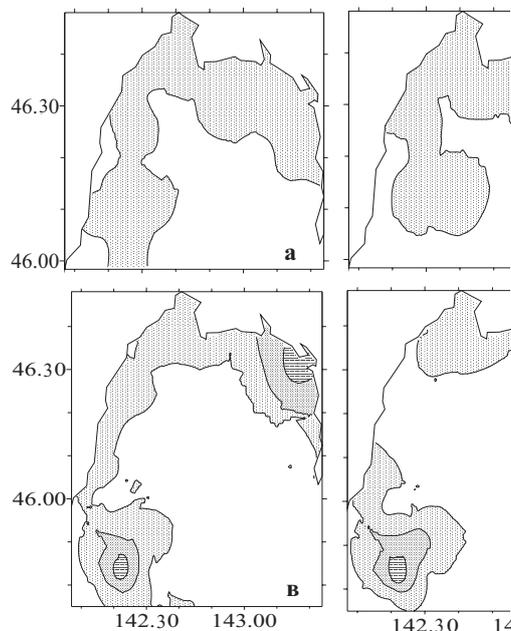


Рис. 13. Распределение камчатского краба в зал. Анива в весенний период: **а, б** – в марте; **в, г** – в мае; **а, в** – самцы; **б, г** – самки

Fig. 13. King crab distribution in the Aniva Bay in the spring time: **а, б** – in March; **в, г** – in May; **а, в** – males, **б, г** – females

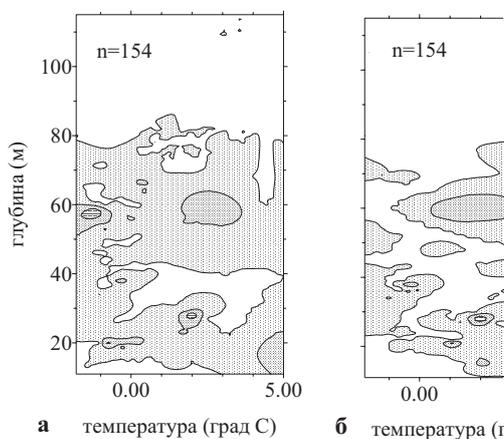


Рис. 14. Распределение камчатского краба в зал. Анива в весенний период в зависимости от температуры и глубины (осредненные данные по траловым съёмкам 1985, 1989, 1990 гг.): **а** – самцы, **б** – самки; n – число наблюдений

Fig. 14. King crab distribution in the Aniva Bay in the spring time depending on temperature and depth (average data of the trawl surveys in 1985, 1989, 1990): **а** – males, **б** – females; n – number observations

Весенние нерестовые миграции крабов завершились выходом самцов и самок в прибрежье северо-западной части залива и образованием здесь совместных скоплений. Выпуск личинок самками на мелководье заливов происходит в зал. Анива в апреле–мае. В отдельные годы (1989) выпуск личинок частью самок наблюдался в районе о. Камень Опасности (45°43' с.ш. 142°22' в.д.) на глубине 60 м. Сразу после линьки самок на их плеоподах появляется новая оплодотворенная икра фиолетового цвета. Первые особи с фиолетовой икрой наблюдаются на

мелководье в северо-западной части залива в первой–второй декадах апреля. Таким образом, выпуск личинок самками, линька и откладка новой икры происходят здесь на 15–20 дней позже, чем в Татарском проливе. Весенняя линька самцов растянута: она начинается в первых числах апреля и завершается в последних числах июня.

Распределение личинок и молоди

В конце апреля 1976 г. в планктоне встречались только зоэа I камчатского краба (10–20 экз./м²). Их основные концентрации были обнаружены в северо-западной части залива (в том числе в бухте Лососей) в непосредственной близости от основного района выпуска личинок самками (прибрежье северо-западной части залива в районе 46°27'–46°41' с.ш.) (рис. 15).

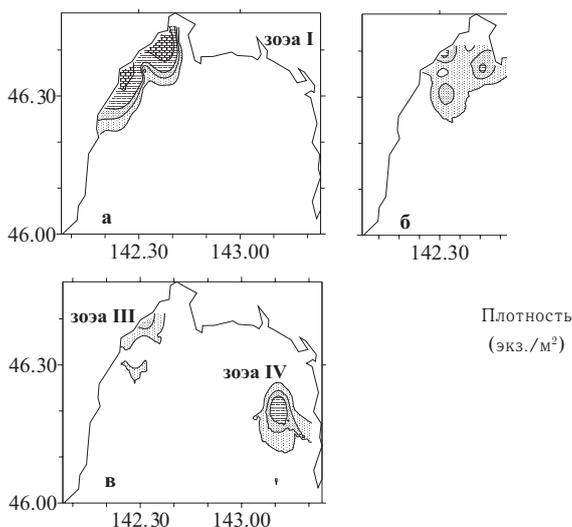


Рис. 15. Распределение личинок камчатского краба в зал. Анива весной 1976 г.: **а** – 22–23 апреля; **б, в** – 26 мая – 1 июня

Fig. 15. Distribution of the king crab larvae in the Aniva Bay in the spring, 1976: **а** – 22–23, April, **б, в** – 26, May – 1, June

В конце мая – начале июня зоэа II и III были встречены в более широком районе, но также преимущественно в северной части залива. Зоэа IV отмечены только на одной станции у восточного побережья залива (46°21' с.ш., над глубиной 65 м). Их уловы не превышали 20 экз. под 1 м², индекс зрелости личинок был равен 2,44 (Клитин, Кочнев, 1999). В начале мая 1991 г. зоэа II камчатского краба были достоверно встречены только на одной станции на траверзе мыса Мраморного (46°10' с.ш., над глубиной 80 м). 17 июня 1973 г. единственная глаукотэа камчатского краба была выловлена в северной части зал. Анива над глубиной 30 м.

Таким образом, выпуск личинок самками в северо-западной части зал. Анива завершается их оседанием в его пределах. В отдельные годы отмечен выпуск личинок частью самок вблизи о. Камень Опасности в прол. Лаперуза, что, по-видимому, приводит к их выносу и оседанию за пределами зал. Анива.

В зал. Анива небольшие уловы молоди с шириной карапакса 1–6 см были встречены практически вдоль всей береговой линии (см. рис. 6), исключая бухту Лососей, на глубинах 20–50 м. Относительно крупное скопление молоди камчатского краба в заливе (54 экз. за пятиминутное драгирование) обнаружено 6 апреля 1991 г. у западного побережья в районе 46°10' с.ш. на глубине 29–31 м, наиболее крупное (400 экз. за 30 мин траления) – 29 октября 1998 г. у северного побережья (143°03' в.д.) на глубине 22 м.

Интересная информация была получена в результате погружения на ПА “ТИНРО-26” в зал. Анива в 15 милях к северу от о. Камень

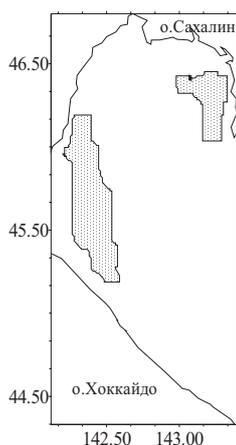
Опасности. На глубине 43 м ПА пересек каменистую грядку высотой до 2 м с общим простиранием 260° , представляющую собой нагромождение валунов и глыб различной степени эрозионной расчлененности, покрытых известковыми водорослями рода *Lithotamnion*, губками, гидроидами и актиниями. Богатый разнообразными видами сессильного бентоса район служил убежищем для молоди камчатского краба.

Наши данные хорошо согласуются с результатами работ Сандберга и Клаузена (Sundberg and Clausen, 1977), изучавшими районы предполагаемого обитания мальков камчатского краба в бухте Кагемак (прол. Кука, Аляска). На песчаном или илистом грунте мальки крабов не попадались, однако они встречались вдоль скалистой перемычки, проходящей через бухту на глубине менее 27 м. Наибольшая плотность мальков (1,3–1,5 экз./м²) была отмечена при наличии мощной эпифауны из красных водорослей, губок и мшанок (*Flustrella sp.* и *Dendrobeatia spp.*). Анализ содержимого желудков мальков показал, что они не питались указанными видами, т.е. сессильный бентос являлся необходимым компонентом их среды обитания (Feder et al., 1980). К аналогичному выводу пришли Л.Г.Виноградов (1969) и В.Е.Родин (1985), исследуя условия обитания молоди камчатского краба в северной части западнокамчатского шельфа.

Функциональная структура ареала

В зал. Анива распределение зоэа I в апреле 1976 г. практически совпадает с районом основных концентраций самок. В конце мая, согласно рис. 15 (в), происходит снос личинок камчатского краба в юго-восточном направлении, что не соответствует циклонической схеме течений для этого района (Истошин, 1952; Леонов, 1960). Однако диагностическая модель циркуляции вод, вычисленная на основе многолетних данных (Будаева и др., 1980; Budaeva, Makarov, 1996), показала, что в зал. Анива и прол. Лаперуза поля течений в существенной мере динамичны и демонстрируют строгую зависимость от типа региональной барической ситуации. Основным фактором сезонной изменчивости циркуляции вод в этом районе является сезонное поле ветра: весной преобладающее направление вектора скоростей течения – против часовой стрелки (циклонический круговорот), летом – по часовой стрелке, при сохранении микроциклонического круговорота в юго-западной части залива ($45^\circ 35' - 46^\circ 25'$ с.ш.), севернее о. Камень Опасности. В работе В.М.Пищальника (1997) также указывается на существование у побережья зал. Анива антициклонического круговорота вод, при этом скорости течения в его северо-западной мелководной части, где происходит выход личинок камчатского краба в планктон, минимальны. Таким образом, дрейф личинок камчатского краба в юго-восточном направлении вполне вероятен. При этом оседание личинок камчатского краба у восточного побережья залива происходит ориентировочно в 3 раза менее интенсивно, чем у западного и северного, что демонстрирует обобщенная схема распределения немигрирующей молоди (рис. 6).

Данные траловых съемок 1985–1991 гг. свидетельствуют о значительных сезонных колебаниях численности камчатского краба в заливе, являющихся, по-видимому, следствием зимовки большей части популяции за его пределами в зоне отепляющего воздействия течения Соя и последующих нерестовых миграций на мелководье к западному побережью залива. Так, в июне 1991 г. по сравнению с февралем произошло увеличение численности самцов в 2,9 раза, самок – в 2,1 раза. Десятикратное увеличение средних и максимальных уловов крабов и их средних размеров в заливе в июле 1985 г. по сравнению с апрелем отмеча-



ла М.А.Жилина (1987). На это также указывает непрерывное распределение камчатского краба в зал. Анива и у северного побережья Хоккайдо, построенное на основе данных траловых съёмок, выполненных в этом районе в середине 70-х гг. (до введения 12-мильных зон территориальных вод) (рис. 16).

Рис. 16. Распределение камчатского краба в зал. Анива и у северо-восточного побережья о. Хоккайдо по данным траловой съёмки в декабре 1976 г.

Fig. 16. King crab distribution in the Aniva Bay and near the northeastern coast of Hokkaido according to the data of the trawl survey in December, 1976

М.Есикура (1936) отмечал в зал. Анива большое количество особей с разной формой карапакса, что, по его мнению, свидетельствовало о нерестовых миграциях крабов из других географических районов. Представленные тем же автором данные по мечению крабов, проводившемуся в 1923–1925 гг., не зарегистрировали обмен взрослыми особями между юго-западным Сахалином и зал. Анива. В пользу отсутствия такого обмена свидетельствует отсутствие скоплений камчатского краба у западного побережья Сахалина южнее мыса Лопатина. В другом японском источнике (Морской промысел крабов, 1953) отмечается, что часть крабов устремляется после спаривания из зал. Анива в район прол. Рисири. Весьма вероятно предположение о существовании одной независимой популяции крабов в зал. Анива, прол. Лаперуза и вблизи западного побережья о. Хоккайдо. При этом основное репродуктивное ядро популяции и район обитания молоди расположены в зал. Анива. Однако окончательно этот вопрос еще предстоит выяснить.

Анивская популяция крабов малочисленна. Основными причинами этого являются: наличие в центральной части залива вод с отрицательными температурами, японский промысел крабов анивской популяции за его пределами, а также возможно частичный вынос пелагических личинок за пределы зал. Анива

Юго-восточный Сахалин

Сезонные особенности распределения

Северная граница распространения камчатского краба у восточного Сахалина ограничена побережьем зал. Терпения, южная – траверзом мыса Павловича. Наибольшая глубина, на которой были встречены самцы камчатского краба, составила 180 м, самки – 202 м.

В конце апреля – первой половине мая в северо-западной части зал. Терпения формируются плотные нерестовые скопления крабов. В это время пространственное распределение крабов гетерогенно, максимальные уловы самцов на участке от траверза пос. Новое до мыса Горянского (глубина 17–19 м) достигали 63 экз. на траление, самок на траверзе г. Поронайск (глубины 8–10 м) – 45 экз. После выпуска личинок во второй половине мая крабы равномерно распределялись по всей площади зал. Терпения на глубинах менее 50 м. В это время (1990 г.) уловы самцов и самок не превышали 19 экз., максимальные уловы половозрелых особей по-прежнему наблюдались на траверзе г. Поронайск. Неполовозрелые особи образовывали скопления в северо-восточной части залива. На остальной акватории залива уловы не превышали 10 экз. для самцов и 8 экз. для самок (рис. 17, табл. 4).

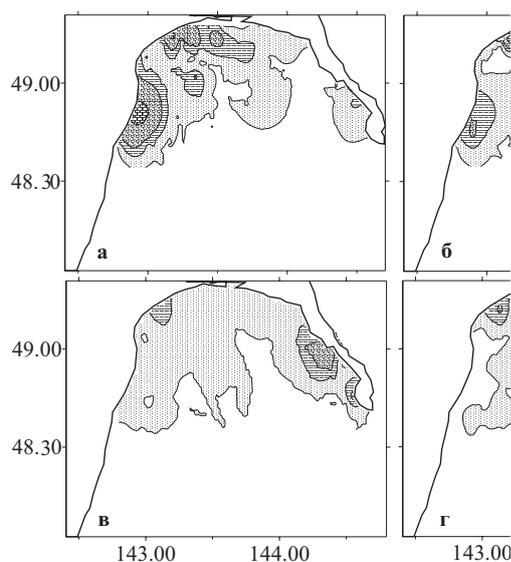


Рис. 17. Распределение камчатского краба в зал. Терпениа: **а, б** – май 1990 г.; **в, г** – июнь 1985 г.; **а, в** – самцы; **б, г** – самки

Fig. 17. King crab distribution in the Terpeniya Bay: **а, б** – May, 1990; **в, г** – June, 1985; **а, в** – males; **б, г** – females

Таблица 4

Условия обитания и максимальные уловы камчатского краба за 30 мин траления у юго-восточного Сахалина по данным траловых съёмок 1985–1994 гг.

Table 4

Inhabitation conditions and maximum catches of king crab per 30-minutes' trawling near the southeastern coast of Sakhalin according to the data of the trawl surveys in 1985–1994

Показатель	Весна	Лето	Осень	Весь период
	42	164	58	
		<i>Самцы</i>		
Глубина распространения, м	9–48	12–85	19–50	9–85
Глубина макс. улова, м	29	20	50	50
T, °C	–	–1,5–12,1	1,5–10,3	–1,5–12,1
T, °C в районе макс. улова	–	2,1	9,8	9,8
Максимальный улов, экз.	30	86	261	261
Коэф. агрегированности	0,85	0,71–0,90		0,71–0,90
		<i>Промысловые самцы</i>		
Глубина распространения, м	9–48	12–85	19–50	9–85
Глубина макс. улова, м	25,45	20	22	20
T, °C	–	–1,5–7,3	1,5–9,8	–1,5–9,8
T, °C в районе макс. улова	–	2,1	1,5	2,1
Максимальный улов, экз.	6	78	7	78
Коэф. агрегированности	0,54	0,66–0,90		0,66–0,90
		<i>Самки</i>		
Глубина распространения, м	8–48	12–54	50	9–54
Глубина макс. улова, м	29	18	50	50
T, °C	–	–1,3–12,2	9,8	–1,3–12,2
T, °C в районе макс. улова	–	0,1	9,8	9,8
Максимальный улов, экз.	32	26	216	216
Коэф. агрегированности	0,88	0,34–0,81		0,34–0,88

Во второй половине июня на шельфе восточного Сахалина формируются нагульные скопления камчатского краба (рис. 18, 19). В июне

1985 г. нагульные скопления самцов и самок располагались в пределах зал. Терпения в районе координат 48°50'–49°00' с.ш. В июле 1991 г. самцы камчатского краба были встречены в пределах узкой полосы вдоль восточного побережья Сахалина на глубинах 18–55 м. Максимальные уловы самцов отмечали на траверзах поселков Заозерная (21 м) и Арсентьевка (23 м), самок – в районе 47°49' с.ш. на глубине 18 м. В июле 1987 г. локальное нагульное скопление самцов (86 экз. за траление) было зарегистрировано в прибрежье мыса Сенявина (47°20' с.ш.) на глубине 18 м, что на 35 миль южнее, чем в 1991 г. Скопление на 87,5 % состояло из промысловых самцов. Судя по наполнению желудков (средний индекс наполнения 6,14 ‰), крабы активно питались.

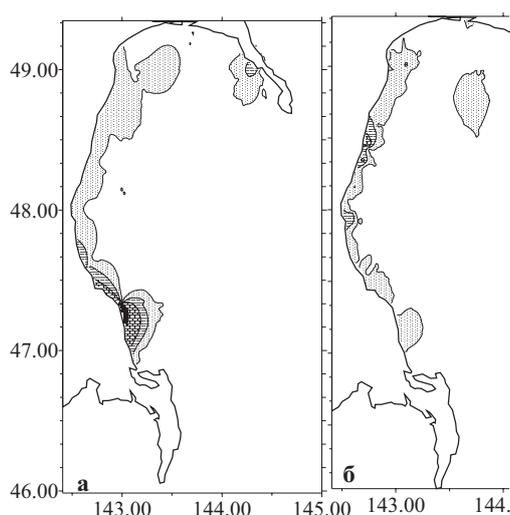


Рис. 18. Распределение камчатского краба у юго-восточного побережья Сахалина в летний период: **а** – в июле 1987 г.; **б, в** – в июле–августе 1988 г.; **а, б** – самцы; **в** – самки

Fig. 18. King crab distribution near the southeastern coast of Sakhalin in the summer time: **а** – in July, 1987; **б, в** – in July–August, 1988; **а, б** – males; **в** – females

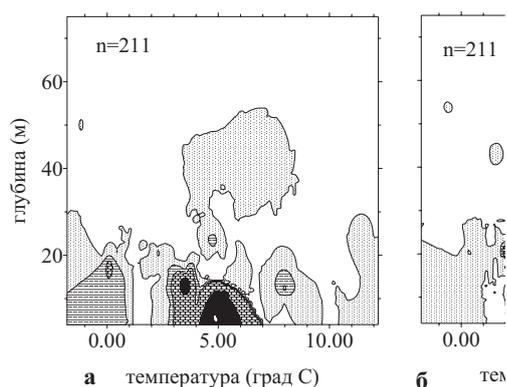


Рис. 19. Распределение камчатского краба у юго-восточного Сахалина летом в зависимости от температуры и глубины (осредненные данные по траловым съёмкам 1987–1995 гг.): **а** – самцы, **б** – самки; n – число наблюдений

Fig. 19. King crab distribution near the southeastern coast of Sakhalin in summer depending on temperature and depth (average data of the trawl surveys in 1987–1995): **а** – males, **б** – females; n – number of observations

В декабре наблюдалось широкое рассредоточение крабов на глубинах от 18 до 180 м при температуре придонного слоя воды от минус 0,9 до плюс 3,1 °С. Уловы самцов не превышали 18 экз. за траление, максимальные уловы по-прежнему наблюдали в прибрежной зоне (рис. 20). По-видимому, большая часть популяции оказалась не способна преодолеть холодный подповерхностный слой и местом их обитания, как и в летний период, оставалась верхняя зона сублиторали с глубинами 6–55 м. Косвенным подтверждением сказанному является прилов камчатского краба при любительском подледном лове колючего в январе–феврале на глубинах 5–10 м (вблизи поселков Заозерная, Гребенская, Стародубское). Следует отметить, что отсутствие четко выраженных сезонных миграций камчатского краба характерно для всей северо-западной части Охотского моря, где нижняя граница залегания холодного промежуточного слоя достигает глубины 400 м (Родин, Мясоедов, 1982).

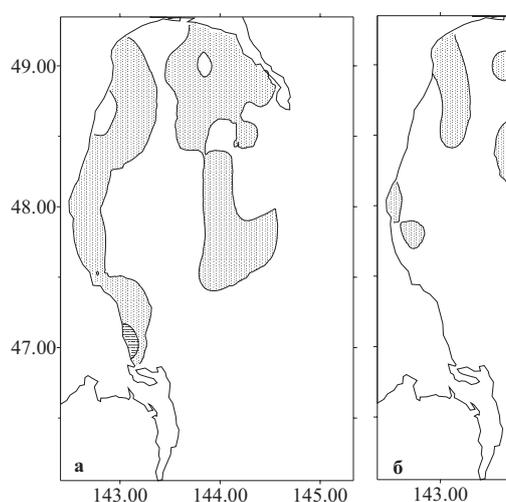


Рис. 20. Распределение камчатского краба у юго-восточного Сахалина в декабре 1986 г.: **а** – самцы, **б** – самки

Fig. 20. King crab distribution near the southeastern coast of Sakhalin in December, 1986: **a** – males, **b** – females

Распределение личинок и молоди

Планктонная съёмка, выполненная у юго-восточного побережья Сахалина в середине июня 1976 г., показала наличие здесь личинок камчатского краба, находящихся на разных стадиях развития (зоа II, зоа IV, глаукотоз). Индекс зрелости пелагических стадий был равен 3,29. Зоа II встречены вблизи мыса Терпения и в зал. Мордвинова, зоа IV – на акватории зал. Терпения, но наибольшая концентрация последних отмечена в районе 48°38' с.ш. (траверз г. Макаров) над глубинами 32 м. В этом же районе на глубинах 18 и 32 м происходило оседание глаукотоз. Во второй декаде мая 1991 г. в планктоне были отмечены только зоа I камчатского краба, они встречены на траверзе пос. Охотского (46°52' с.ш.) над глубинами 43 м.

В 80-х и начале 90-х гг. основной центр воспроизводства камчатского краба у юго-восточного Сахалина был расположен в зал. Терпения. Относительно большие уловы молоди камчатского краба (до 62 экз. за траление) получены в его восточном секторе на траверзе мыса Пята (48°59' с.ш.) на глубине 29 м и на траверзе мыса Обширного (48°45' с.ш.) на глубине 28–30 м. Интересно, что в этом районе молодь камчатского и синего крабов образовывала совместные скопления. Невысокие уловы молоди были получены вдоль западного побережья залива. В этом же районе, по данным 1976 г., происходили накопление личинок на последних стадиях развития и их последующее оседание. В сентябре 1998 г. наибольшее скопление немигрирующей молоди (476 экз. за 30

мин траления) было найдено на траверзе мыса Острого (47°15' с.ш.) на глубине 50 м (см. рис. 6). Данными об оседании личинок в этом районе мы не располагаем. Ранее в ходе ловушечных съёмок молодь камчатского краба была также встречена здесь на глубинах менее 25 м совместно с более крупными особями (устное сообщение Э.Р.Аюпова, 1996 г.).

Функциональная структура ареала популяции

Согласно приведённым данным, основные районы обитания молоди у юго-восточного Сахалина расположены на траверзе мыса Острого (47°15' с.ш.) и у южной оконечности п-ова Терпения, менее многочисленные — на траверзе г. Макаров (48°38' с.ш.) и в зал. Мордвинова. Основная репродуктивная зона популяции расположена у северо-западного побережья зал. Терпения, хотя, возможно, выход личинок в планктон происходит также и в более южных районах шельфа юго-восточного Сахалина. Предполагается, что вынос личинок к южной оконечности п-ова Терпения связан с наблюдающимся в этом районе циклоническим круговоротом вод. Не вызывает сомнения, что оседание личинок на траверзе г. Макаров и в южной части района происходило в результате их дрейфа из основной репродуктивной зоны вдоль восточного побережья Сахалина в южном направлении под действием Восточно-Сахалинского течения. У юго-восточного побережья Сахалина пространственное распределение краба мало изменяется на протяжении года. Наличие слоя остаточного зимнего охлаждения обуславливает преимущественно ленточное распределение нагульных скоплений крабов в верхней зоне сублиторали (10–55 м) с положительными значениями придонной температуры. При этом в зону нагула не попадают плотные поселения мелких двустворчатых моллюсков (йолдии, нукуляны и др.), что сказывается на питании крабов наиболее массовыми и менее калорийными объектами бентоса (преимущественно иглокожими). Осенью большая часть популяции неспособна преодолеть холодный подповерхностный слой и местом их зимовки остается верхняя часть шельфа с глубинами 6–75 м.

Южные Курильские острова

У южных Курильских островов камчатский краб распространен с океанской и охотоморской стороны о. Итуруп, в Южно-Курильском проливе и с тихоокеанской стороны Малой Курильской гряды. Согласно данным траловых съёмок за последние 10 лет (табл. 5), камчатский краб в районе южных Курильских островов был встречен в интервале глубин 20–215 м, при положительных значениях придонной температуры.

Однако при промысле глубоководного равношипного краба в октябре–ноябре 1991 г. с охотоморской стороны о. Итуруп промысловые самцы камчатского краба изредка встречались на глубинах до 450 м, непромысловые — до 510 м, самки — до 380 м. Неопубликованные данные В.Ф.Иванова (MS 1982) показывают, что в апреле–мае камчатский краб был встречен в Южно-Курильском проливе при температуре придонного слоя воды минус 0,6 °С, в Кунаширском проливе — при минус 0,6 °С, зал. Простор — минус 0,2 °С.

Краткий обзор исследований 1930–1982 гг.

Согласно японским источникам (История развития ..., 1944; Морской промысел крабов, 1953; Sato, 1958), в 1909–1940 гг. в Южно-Курильском проливе (в то время море Немуро) нагуливались две группировки камчатского краба. Одна из них, зимующая с океанской стороны о. Итуруп и в северо-восточной части Южно-Курильского пролива, весной совершала отчетливые нерестовые миграции на Южно-Курильское

мелководье. В течение марта–мая происходила последовательная миграция крабов с глубины 150–200 м в юго-западную часть Южно-Курильского пролива на глубины 20–30 м. Максимальную плотность крабов отмечали в этом районе в третьей декаде марта – первой декаде апреля. В июле на Южно-Курильском мелководье происходил прогрев придонного слоя воды до 12–15 °С, что вызывало обратную миграцию крабовых косяков к о. Итуруп, где они продолжали активно нагуливаться. Самки и маломерные самцы (менее 13 см по ширине карапакса) не принимали участия в миграциях, продолжая встречаться по всей акватории Южно-Курильского пролива.

Таблица 5

Условия обитания и максимальные уловы камчатского краба за 30 мин траления в районе южных Курильских островов по данным траловых съёмок 1986–1995 гг.

Table 5

Inhabitation conditions and maximum catches of king crab per 30-minutes' trawling near the South Kuril Islands according to the data of the trawl surveys in 1986–1995

Показатель	Лето	Осень	Весь период		Лето	Осень	Весь период	
	Океанская сторона	сторона о. Итуруп	Кол-во станций		Южно-Курильский пролив			
	75	79	154	108	108	216		
<i>Самцы</i>								
Глубина распространения, м	20–215	23–200	20–215	20–100	30–145	20–145		
Глубина макс. улова, м	100	142	142	46	69	69		
T, °С	1,1–6,5	1,5–9,9	1,1–9,9	1,6–10,4	3,9–14,4	1,6–14,4		
T, °С в районе макс. улова	1,5	3,3	3,3	8,3	10,6	10,6		
Максимальный улов, экз.	48	119	119	21	332	332		
Коэф. агрегированности	0,69–0,83	0,76–0,88	0,69–0,88	0,5–0,73	0,57–0,83	0,5–0,83		
<i>Промысловые самцы</i>								
Глубина распространения, м	20–215	23–200	20–215	22–100	41–145	22–145		
Глубина макс. улова, м	100	100	100	69	82	82		
T, °С	1,1–6,5	1,5–9,8	1,1–9,8	1,6–10,4	3,9–10,1	1,6–10,4		
T, °С в районе макс. улова	1,5	2,3	2,3	5,2	10,1	10,1		
Максимальный улов, экз.	48	52	52	7	11	11		
Коэф. агрегированности	0,69–0,79	0,75–0,87	0,69–0,87	0,45–0,47	0,49–0,77	0,45–0,77		
<i>Самки</i>								
Глубина распространения, м	20–160	39–150	20–160	22–73	30–108	22–108		
Глубина макс. улова, м	100	101	100	37	69	69		
T, °С	1,5–6,5	2,5–8,9	1,5–8,9	1,6–10,4	4,3–13,0	1,6–13,0		
T, °С в районе макс. улова	2,5	4,1	2,5	1,6	10,6	10,6		
Максимальный улов, экз.	104	13	104	13	526	526		
Коэф. агрегированности	0,66–0,81	0,38–0,58	0,38–0,81	0,58–0,77	0,86–0,90	0,58–0,90		

Другая группировка камчатского краба в сентябре также покидала Южно-Курильский пролив и уходила на тихоокеанскую сторону Малой Курильской гряды через проливы Шпанберга и Полонского в район о-вов Лисьих и Шишки на глубины 50–120 м. Промысел краба в этом районе проводился японским флотом в осенние месяцы только после окончания промысла в Южно-Курильском проливе. В сентябре–октябре эта группировка смещалась на тихоокеанскую сторону о. Хоккайдо в район городов Кусиро–Аккэси.

Нерестовые миграции в район Южно-Курильского пролива двух стад камчатского краба признавал Л.Г.Виноградов (1955). Одно из них, согласно Л.Г.Виноградову, впоследствии нагуливается в районе о. Итуруп на глубинах около 100 м, а зимует в прол. Екатерины. Другое – нагуливается с тихоокеанской стороны Малой Курильской гряды. О весенней миграции камчатского краба на Южно-Курильское мелководье со стороны прол. Екатерины и его массовой откочевке в обратном направлении в июне в рукописной работе сообщал Ю.И.Галкин (1954).

Третья небольшая группировка камчатского краба обитала в Кунаширском проливе. Меченые крабы из этого района мигрировали впоследствии в район г. Абасири и далее на север – к г. Момбецу. Миграций в обратном направлении в этом районе отмечено не было. Наличие небольшого нерестового участка и обитание молоди свидетельствуют о воспроизводстве крабов в этом районе. По мнению Сато (Sato, 1958), континентальный шельф между п-овом Сиретоко (о. Хоккайдо) и о. Кунашир узок, этот район тесен для обитания большой группировки, поэтому избыток крабов мигрирует из Кунаширского пролива в район г. Абасири.

Достаточно плотные преднерестовые скопления камчатского краба в Южно-Курильском проливе были отмечены И.С.Покровской (1959) в апреле 1959 г. Уловы самцов в этом районе на глубинах 23–56 м за получасовое траление достигали 40 экз., самок – 300 экз. Однако уже в это время была хорошо заметна диспропорция в соотношении полов: соотношение самцов и самок в преднерестовый период составило 1,0 к 4,37.

Предложенную японскими исследователями, Л.Г.Виноградовым и Ю.И.Галкиным схему миграций камчатского краба разделял В.А.Скалкин (1972, 1973). В своих рукописных работах он указывал, что в конце мая – июне 1971 г. посленерестовые скопления самцов и самок (до 300 экз. на траление) были отмечены в юго-западной части Южно-Курильского мелководья на глубинах менее 50 м, все самки имели вновь отложенную фиолетовую икру, яловых самок не обнаружено. В сентябре 1971 г. камчатский краб был встречен в северо-восточной части Южно-Курильского пролива на глубине 100 м, в прол. Шпанберга и с тихоокеанской стороны Малой Курильской гряды. Однако с тихоокеанской стороны Малой Курильской гряды уловы камчатского краба не превышали 10 экз. за траление, его промысловых скоплений в этом районе не отмечено. В.А.Скалкин признавал существование единого южнокурильского стада, объединяющего камчатского краба Южно-Курильского пролива и океанского побережья о. Итуруп, но указывал, что численность особей, совершающих миграции из первого района во второй, существенно колеблется по годам.

Общие сведения о распределении камчатского краба в районе южных Курильских островов по данным траловых съёмок 1976–1979 гг. содержатся в отчетах В.Ф.Иванова (1978, 1982). Согласно его данным, в период съёмок камчатского краба ловили в Южно-Курильском проливе,

с океанской стороны о. Итуруп, заливах Доброе Начало, Одесском, Простор, Касатка. Молодь крабов размерами менее 5 см встречалась в Южно-Курильском, Кунаширском проливах и Одесском заливе. Летом распространение крабов в Южно-Курильском проливе ограничивалось глубинами менее 50 м. К осени крабы перемещались в более глубоководную северо-восточную часть пролива, в уловах существенно возрастала доля самок, единичные экземпляры самцов встречались в прол. Екатерины. В этих же районах крабы наблюдались и в начале зимы. Уловы камчатского краба в Южно-Курильском проливе в летний и осенний периоды значительно превосходили уловы у океанского побережья о. Итуруп. В.Ф.Иванов отмечал сокращение площади распределения камчатского краба у южных Курильских островов в 1977 и 1978 гг. по сравнению с 1971–1972 гг. и незначительные уловы крабов с океанской стороны о. Итуруп. Им же был сделан вывод о подрыве запасов камчатского краба в районе южных Курильских островов в результате японского промысла и о необходимости введения временного запрета на него.

Сезонные особенности распределения

Наши данные лишь частично подтверждают и уточняют данные японских биологов (Морской промысел крабов, 1953; Sato, 1958). В сентябре 1991 г. в северо-восточной части Южно-Курильского пролива на глубинах 69–82 м образовывали плотные скопления непромысловые

самцы (до 332 экз. за траление) и самки (до 526 экз.) камчатского краба, а уловы промысловых самцов не превышали 11 экз. (табл. 5, рис. 21).

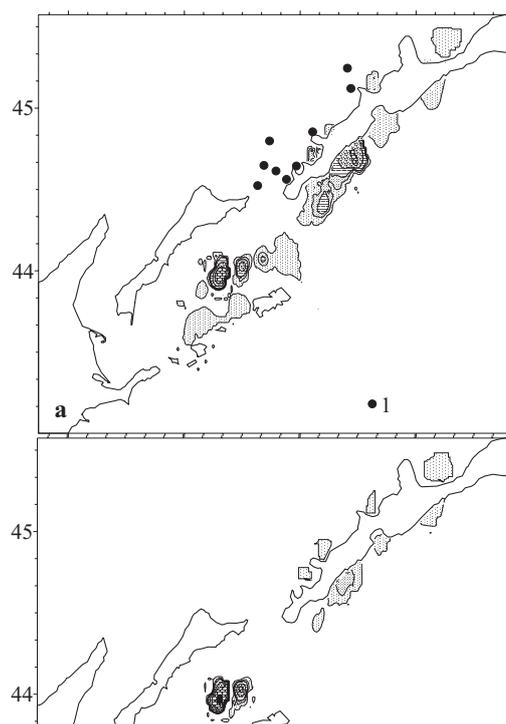


Рис. 21. Распределение камчатского краба в районе южных Курильских островов по результатам траловой съёмки в сентябре–октябре 1991 г. и промысла ловушками: **а** – самцы, **б** – самки; **1** – единичные уловы камчатского краба американскими ловушками на промысле *Lithodes aequispinus*

Fig. 21. King crab distribution near the South Kuril Islands according to the results of the trawl surveys in September–October, 1991 and the trap fishing: **a** – males, **b** – females; **1** – single catches of king crab while fishing *Lithodes aequispinus* by American traps

Промысловые самцы образовывали скопления (до 48 экз. за траление) с океанской стороны о. Итуруп. Соотношение самцов и самок в этом районе составило 1,0: 0,097. В местах скопления самок и непро-

мысловых самцов в Южно-Курильском проливе температура воды была равна 10,6 °С, промысловых самцов с океанской стороны о. Итуруп – 3,3 °С (рис. 22).

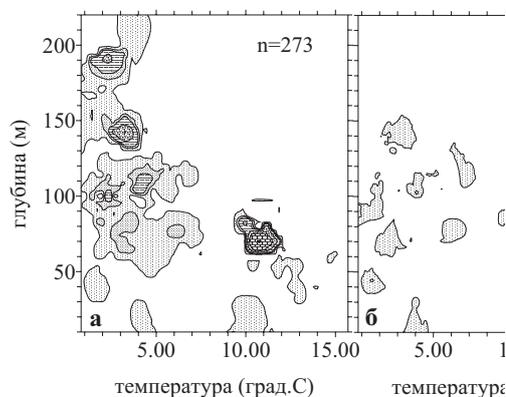


Рис. 22. Распределение камчатского краба у южных Курильских островов в июне–сентябре в зависимости от температуры и глубины (осредненные данные по траловым съёмкам 1986, 1987, 1988 и 1991 гг.): **а** – самцы, **б** – самки

Fig. 22. King crab distribution

near the South Kuril Islands in June–September depending on temperature and depth (average data of the trawl surveys in 1986, 1987, 1988 and 1991): **а** – males, **б** – females

У океанского побережья о. Итуруп уловы самцов достигали 119 экз. Самки встречаются в этом районе значительно реже самцов, а соотношение полов составило в период съёмки 1,0: 0,11. В Южно-Курильском проливе в уловах трала, напротив, преобладали самки (соотношение самцов и самок 1,0: 1,45). Существенное преобладание самцов над самками с океанской стороны о. Итуруп было отмечено и в предыдущие годы: в 1986 г. соотношение полов составило 1,0: 0,25, 1987 г. – 1,0: 0,07, в 1988 г. – 1,0: 0,025. Таким образом, закономерно было бы предположить отсутствие с океанской стороны о. Итуруп самостоятельной репродуктивной зоны и нерестовых миграциях большей части промысловых самцов в репродуктивную зону Южно-Курильского пролива.

Однако уже в августе 1992 г. соотношение самцов и самок с океанской стороны о. Итуруп было равно 1,0: 1,46. Уловы самок достигли 104 экз. за траление (район 147°26' с.ш., глубина 99 м), 77 % из них имели на плеоподах фиолетовую икру, что позволяет судить о существовании здесь самостоятельной репродуктивной зоны. В последние годы (1993–1998) весенняя нерестовая миграция половозрелых самцов камчатского краба с океанской стороны о. Итуруп в район Южно-Курильского пролива выражена не так отчетливо, что, на наш взгляд, связано с незначительной численностью южнокурильской популяции. Низкая плотность распределения крабов в преднерестовый период в Южно-Курильском проливе приводит, по терминологии С.А.Низяева и В.Я.Федосеева (1994), к значительной псевдояловости самок, которая составляет в этом районе 38 % от числа половозрелых.

Л.Г.Виноградов (1955) сделал предположение о зимовке южнокурильской группировки камчатского краба в прол. Екатерины. Наши данные, полученные в ходе зимнего промысла камчатского краба ловушками, показывают, что наиболее плотные скопления зимующих промысловых самцов камчатского краба располагались с океанской стороны о. Итуруп на глубине 100–220 м. Поскольку этот район находится в зоне влияния тихоокеанского течения Ойясио, гидрологические характеристики которого достаточно устойчивы (температура 2,0–2,5 °С, соленость 33,15–33,25 ‰) (Бобков, 1992), в зимний период крабы продолжали концентрироваться практически в том же районе, что и осенью. Непромысловые

самцы и большая часть самок оставались зимовать в более глубоководной (100–200 м) северо-восточной части Южно-Курильского пролива.

Камчатский краб, обитающий с охотоморской стороны о. Итуруп, по-видимому, не совершает значительных сезонных горизонтальных миграций. Соотношение полов в этом районе близко к 1,0: 0,5. Выпуск личинок самками происходит на мелководье многочисленных заливов этой части острова, здесь же на глубинах 20–120 м обитает молодь. В летний период скопления самцов и самок, как правило, пространственно разобщены, самки распределены на меньшей площади, но их скопления менее агрегированны. Обращает на себя внимание факт проникновения камчатского краба в этом районе в ходе вертикальных миграций на достаточно большие глубины (до 510 м). Этому способствует осенняя гомотермия вод и зимнее понижение температуры в мелководной части шельфа до отрицательных значений.

Распределение личинок и молоди

Данные по распределению личинок камчатского краба в Южно-Курильском проливе в третьей декаде мая 1932 г. приведены в монографии Марукавы (1933). Личинки были встречены вдоль всего восточного побережья о. Кунашир (на расстоянии до 5–10 миль от него), от мыса Мечникова до зал. Спокойного, на 34,4 % выполненных станций (рис. 23).

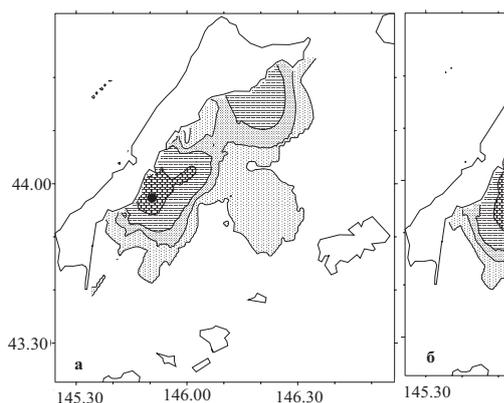


Рис. 23. Распределение зоэа камчатского краба в Южно-Курильском проливе 19–25.05.1932 г. (схема построена по данным Марукавы (1933)): **а** – зоэа I (I), зоэа II (штриховка), **б** – зоэа III

Fig. 23. Distribution of the king crab zoea in the Yuzhno-Kurilskiy Strait in 19–25.05.1932 (the scheme was drawn by the data of Marukawa (1933)): **a** – zoea I (I), zoea II (shading), **b** – zoea III

Средняя плотность распределения личинок камчатского краба в пределах Южно-Курильского пролива, по данным Марукавы, равна 86,4 экз. под м², максимальные значения плотности (150 и 180 экз. под м²) получены в районе 43°57' с.ш. (траверз мыса Голая Вершина) над глубинами 28 и 37 м.

Общая площадь распределения зоэа в 1932 г. составила 890 миль², доля личинок камчатского краба среди личинок других видов *Decapoda* равнялась 5,6 %, индекс зрелости личинок – 2,59. По мнению Марукавы, этот район является основным районом развития личинок камчатского краба у южных Курильских островов, а его гидрографические условия препятствуют их сносу за его пределы.

В мае–июне 1998 и во второй половине мая 1999 гг. зоэа камчатского краба были встречены в Южно-Курильском проливе, с тихоокеан-

ской стороны о. Шикотан и с океанской стороны о. Итуруп над глубинами 19–99 м при температуре воды 0,9–6,5 °С (рис. 24). Их плотность повсеместно не превышала 10 экз./м², составив в среднем 3,0 экз./м² в 1998 г. и 1,6 экз./м² в 1999 г. Доля зоэа камчатского краба среди всех личинок промысловых крабов равнялась 1,2 % в 1998 г. и 0,54 % в 1999 г. Индекс зрелости личинок в 1998 г. составил 3,30, в 1999 г. – 2,0, средняя температура воды в местах распространения личинок – соответственно 4,83 и 1,76 °С.

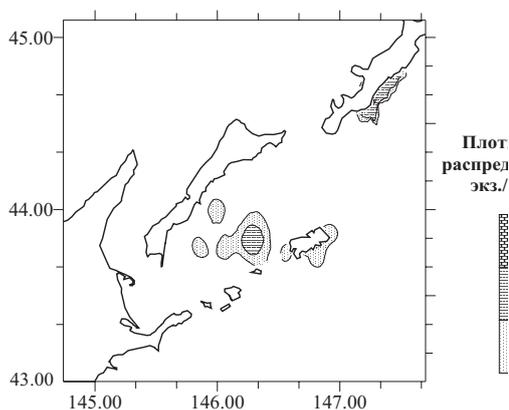


Рис. 24. Распределение зоэа II камчатского краба у южных Курильских островов 16–30.05.1999 г.

Fig. 24. Distribution of the king crab zoea II near the South Kuril Islands in 16–30.05.1999

Сравнение полученных данных с результатами исследований Марукавы (1933) свидетельствует о значительном сокращении численности личинок камчатского краба в Южно-Курильском проливе и изменении их пространственного распределения в пределах этого района. По сравнению с 1932 г. в 1999 г. средняя плотность личинок камчатского краба в пределах пролива снизилась в 76 раз, площадь распределения – в два раза (с 890 до 437 миль²).

Очень низкая плотность и численность личинок камчатского краба в районе южных Курильских островов согласуется с низкой численностью взрослых особей и высокой яловостью самок. Так, до середины 60-х гг. Южно-Курильский пролив играл роль основной репродуктивной зоны данного вида в пределах южных Курильских островов. Здесь же происходило развитие и рост немигрирующей молоди камчатского краба. В настоящее время уловы камчатского краба в пределах пролива редко превышают 0,3 экз. на ловушку. В последние годы в этом районе в весенние месяцы практически не происходит образования преднерестовых скоплений самцов и самок, существенно возросла яловость самок. Все это в конечном итоге привело к закономерному снижению популяционной плодовитости камчатского краба и численности его личинок.

Значительные изменения произошли и в пространственном распределении личинок. Если в 1932 г. их повышенные концентрации были отмечены вблизи о. Кунашир, то в 1998 и 1999 гг. зоэа камчатского краба концентрировалась в направлении к северу и северо-западу от прол. Шпанберга (между о-вами Шикотан и Полонского), а также с океанской стороны о. Итуруп. Указанный факт согласуется с появлением в бухтах Шикотана молоди камчатского краба и, вероятно, является следствием общего снижения роли Южно-Курильского пролива как репродуктивной зоны (зоны размножения) этого вида. С другой стороны, в последние годы небольшая репродуктивная зона возникла с океанской стороны о. Итуруп.

Наши исследования показали, что молодь камчатского краба обитает преимущественно в мелководной юго-западной части Южно-Куриль-

ского пролива на глубинах 25–65 м (рис. 25) в широком диапазоне температуры воды (1,7–13,3 °С). Достаточно неожиданным было обнаружение молоди крабов с охотоморской стороны о. Кунашир (траверз пос. Третьяково) на глубине 108 м и с тихоокеанской стороны о. Шикотан (район мыса Ушакова). Весьма многочисленны бывают уловы молоди и непромысловых особей при ловушечном промысле камчатского краба в заливах с охотоморской стороны о. Итуруп. Так, при погружении на ПА “ТИНРО-26” в зал. Доброе Начало 23 сентября 1989 г. на глубине 89 м было зарегистрировано скопление из 300–400 особей камчатского краба на площади 200 м². Скопление на 90 % состояло из непромысловых особей размерами 7–10 см.

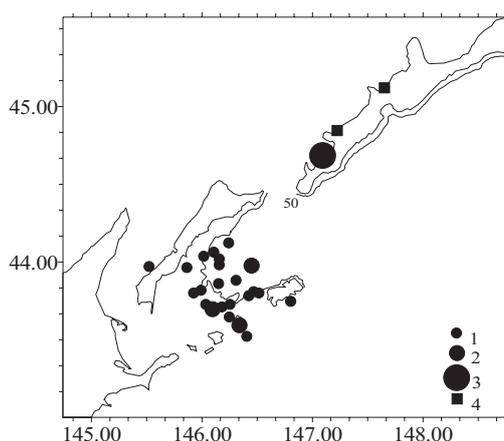


Рис. 25. Распределение молоди камчатского краба (19–72 мм) в районе южных Курильских островов (обобщенные данные за 1987–1992 гг.). Уловы за 30 минут траления: 1 – 1–5 экз.; 2 – 6–9 экз.; 3 – 255 экз.; 4 – по данным ловушечных съёмов

Fig. 25. Distribution of the king crab juveniles (19–72 cm) near the South Kuril Islands (generalized data of 1987–1992). Catches per 30-minutes' trawling: 1 – 1–5 individuals; 2 – 6–9 ind.; 3 – 255 ind.; 4 – by the data of the trap surveys

Функциональная структура ареала

Функциональная структура ареала камчатского краба предполагает его подразделение на составные части: районы нагула, зимовки, репродукции (размножения), развития личинок и обитания немигрирующей молоди (Родин, 1985). В ряде случаев (Беклемишев и др., 1973) ее отдельные составные части могут перекрываться и даже совпадать. При этом их взаимное расположение определяется главным образом географическими особенностями района (шириной шельфа, направлением и скоростью течений, наличием препятствий в виде холодного промежуточного слоя или разломов земной коры и др.).

В районе южных Курильских островов существуют две независимые популяции камчатского краба, что будет рассмотрено ниже. Популяционный ареал одной из них (южнокурильской) включает Южно-Курильский пролив и океанскую сторону о. Итуруп, другой (курило-охотоморской) – охотоморскую сторону о. Итуруп.

Рассмотрим более подробно функциональную структуру южнокурильской популяции в относительно благополучный для ее численности период – 1986–1991 гг. Приведенные выше сведения по распределению половозрелых самок позволяют считать Южно-Курильский пролив основной репродуктивной зоной южнокурильской популяции камчатского краба. Аналогичное мнение высказано и в более ранних работах (Магикава, 1933). В начале 30-х гг. здесь же наблюдались основные концентрации личинок камчатского краба. В 1986–1991 гг. изучение распределения личинок в этом районе не проводили, однако широкое распределение молоди камчатского краба в центральной части пролива предполагает их оседание именно в этом районе. Таким образом, в обозначенный период основная репродуктивная зона, зона развития личинок и обитания молоди располагались в одном районе и частично перекрыва-

лись. По-видимому, этому способствовало образование в мелководной юго-западной части Южно-Курильского пролива циклонического круговорота вод, на периферии которого концентрировались личинки камчатского краба. При таком варианте взаимодействия течений Соя и Ойясио (Бобков, 1989, 1992) наиболее высокая вероятность оседания личинок в пределах Южно-Курильского пролива может быть получена, вероятно, только в случае нереста самок в его центральной части. В противном случае неизбежен их дрейф к о. Шикотан, на тихоокеанскую сторону Малой Курильской гряды и к п-ову Немуро.

Сезонные миграции камчатского краба в данном районе можно достаточно условно подразделить на нерестовые (от мест зимовки в район нереста, линьки и спаривания, которым является центральная часть Южно-Курильского пролива), к местам зимовки и нагульные. При этом промысловые самцы камчатского краба зимуют с океанской стороны о. Итуруп, непромысловые самцы и самки – в северо-восточной части Южно-Курильского пролива (рис. 26). В ходе нерестовых миграций их скопления смещаются на 34–70 миль в западном и юго-западном направлении. На нерестовые миграции самцов и самок в район Южно-Курильского пролива в марте могут оказывать влияние линзы воды с отрицательной температурой, в этом случае выпуск личинок самками может произойти на больших, чем обычно, глубинах. В ходе последующих кормовых миграций происходит традиционное для камчатского краба разделение скоплений самцов и самок. Самки предпочитают более мелкие глубины и высокую температуру воды и нагуливаются в пределах Южно-Курильского пролива, половозрелые самцы в августе смещаются к океанскому побережью о. Итуруп, уменьшение их численности в проливе прослежено в осенние месяцы 1986–1991 гг. Таким образом, у промысловых самцов нагульные миграции частично совпадают с миграциями в район зимовки.

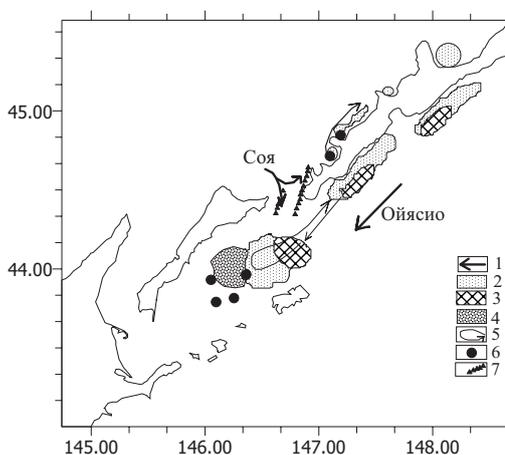


Рис. 26. Функциональная структура ареала камчатского краба в районе южных Курильских островов в 1986–1991 гг.: 1 – течения; 2 – районы летних (нагульных) скоплений крабов; 3 – основные районы зимних скоплений крабов; 4 – предполагаемый район развития пелагических личинок; 5 – весенне-летние и осенние миграции; 6 – основные районы обитания молоди (менее 7 см); 7 – тектонические разломы

Fig. 26. Functional structure of the king crab area near the South Kuril Islands in 1986–1991: 1 – currents; 2 – areas of the summer (feeding) crab aggregations; 3 – main areas of the winter crab aggregations; 4 – supposed development area of pelagic larvae; 5 – spring-summer and autumn migrations; 6 – main inhabitation areas of juveniles (less than 7 cm); 7 – tectonic cracks

По мере удаления от центра воспроизводства размерно-массовые показатели самцов увеличиваются. На периферии ареала, которой является океанская сторона о. Итуруп, обитают наиболее крупные самцы. Не все самцы принимают участие в нерестовых миграциях на Южно-Курильское мелководье, что, по-видимому, связано с их зимней линькой. Поскольку исследований в зимний период в районе о. Итуруп проведе-

но немного, более конкретно на этот вопрос ответить пока нельзя. Концентрация крупных самцов камчатского краба на периферии ареала является результатом увеличения их сезонных миграций в процессе онтогенеза. Аналогичные тенденции отмечены для западнокамчатской, аяношантарской и западносахалинской популяций камчатского краба (Родин, Мясоедов, 1982; Родин, 1985; Клитин, 1992а), их можно рассматривать как своеобразную онтогенетическую миграцию.

Согласно японским источникам (Морской промысел крабов, 1953; Sato, 1958), в 30-х гг. в Южно-Курильский пролив совершали отчетливые нерестовые миграции две группировки камчатского краба, одна из которых продолжала нагуливаться и зимовала с океанской стороны Малой Курильской гряды и п-ова Немуро, другая – в северо-восточной части Южно-Курильского пролива и у о. Итуруп. Выпуск и дальнейшее расселение личинок приводило к их оседанию в юго-западной части Южно-Курильского пролива преимущественно у побережья о. Кунашир. Этому способствовала теплая ветвь течения Соя, проникающая в Южно-Курильский пролив через прол. Екатерины. Поскольку данных о размерной и половой структуре мигрирующих в район Южно-Курильского пролива группировок камчатского краба японские исследователи в указанных работах не приводят, трудно судить об их популяционном статусе. Наблюдения за миграциями камчатского краба в 1920–1940 гг. относятся к периоду высокой численности этих группировок, поэтому можно предположить, что они составляли единую южнокурильскую популяцию камчатского краба, при этом ее репродуктивная зона и зона обитания молодежи совпадали и занимали всю площадь Южно-Курильского мелководья. Высокая численность популяции приводила в ходе неизбежного рассредоточения крабов при нагульных миграциях к расширению района их обитания и вовлечению в популяционный ареал новых участков шельфа (рис. 27, а). При этом промысловые самцы камчатского краба мигрировали в двух противоположных направлениях: к о. Итуруп и на тихоокеанскую сторону Малой Курильской гряды. Аналогичный процесс расширения ареала наблюдался в годы высокой численности и у западного побережья о.Сахалин (Клитин, 1998а).

Данные траловых съёмок, выполненных в районе южных Курильских островов в осенние периоды 1986–1991 гг., показывают отсутствие каких-либо скоплений взрослых особей камчатского краба с тихоокеанской стороны Малой Курильской гряды, что свидетельствует об отсутствии осенних миграций камчатского краба через проливы Шпанберга и Полонского (Клитин, 1999). На отсутствие промысловых скоплений камчатского краба в этом районе в начале 70-х гг. указывал В.А.Скалкин (1972, 1973). Таким образом, по крайней мере с начала 70-х гг. район, занимаемый южнокурильской популяцией, значительно сократился и функциональная структура ареала камчатского краба у южных Курильских островов трансформировалась до приведенной на рис. 26.

Однако в начале 90-х гг. Южно-Курильский пролив утратил свое прежнее значение основного района размножения камчатского краба в пределах южных Курильских островов, а функциональная структура его ареала претерпела дальнейшую трансформацию. Сокращение численности южнокурильской популяции привело к нарушению нерестовых миграций половозрелых самцов в район Южно-Курильского мелководья (см. рис. 27, б), многократному сокращению плотности преднерестовых скоплений (по сравнению с 1959 г.) и яловости самок камчатского краба, составляющей в среднем 38 %. Следствием этого стало закономерное уменьшение репродуктивного потенциала, популяционной плодови-

тости камчатского краба и численности его личинок. В настоящее время плотность распределения личинок (по сравнению с 1932 г.) уменьшилась почти в 20 раз, площадь их распределения – в 3 раза, плотность распределения молоди камчатского краба (по сравнению с 1959 г.) – в 10 раз (Клитин, 1999).

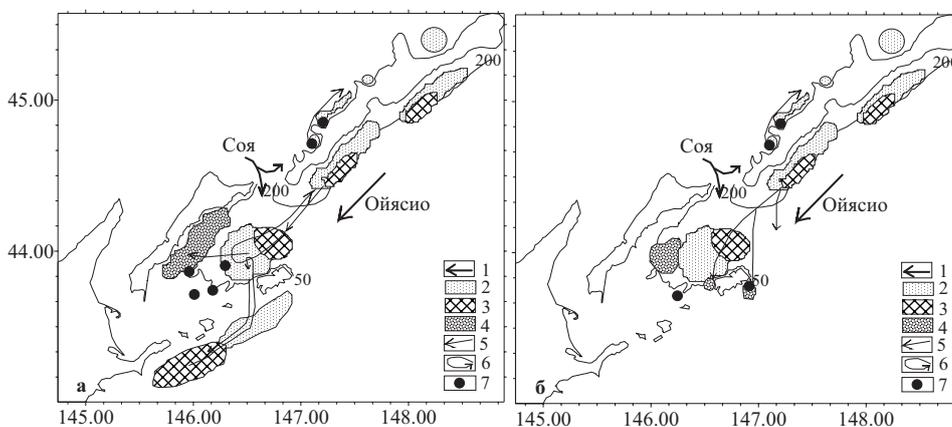


Рис. 27. Функциональная структура ареала камчатского краба в районе южных Курильских островов: **а** – в 1930–1936 гг., **б** – в 1992–1999 гг.; 1 – течения; 2 – районы летних (нагульных) скоплений крабов; 3 – основные районы зимних скоплений крабов; 4 – предполагаемый район развития пелагических личинок; 5 – предполагаемый перенос пелагических личинок; 6 – весенне-летние и осенние миграции; 7 – основные районы обитания молоди (менее 7 см)

Fig. 27. Functional structure of the king crab area near the South Kuril Islands: **а** – in 1930–1936, **б** – in 1992–1998; 1 – currents; 2 – areas of the summer (feeding) crab aggregations; 3 – main areas of the winter crab aggregations; 4 – supposed development area of the pelagic larvae; 5 – supposed drift of pelagic larvae; 6 – spring-summer and autumn migrations; 7 – main inhabitation area of juveniles (less than 7 cm)

Одновременно малочисленная репродуктивная зона камчатского краба появилась у океанского побережья о. Итуруп. На это указывает присутствие здесь половозрелых самок, которые во время последних траловых съёмок 1992 и 1995 гг. в 1,5–3,0 раза преобладали над самцами, а также зоза камчатского краба. Однако полное отсутствие в этом районе молоди и маломерных особей свидетельствует не только о его регулярном пополнении взрослыми особями извне, но и о практически полном выносе личинок за пределы района. Проходящее в непосредственной близости от океанского побережья о. Итуруп течение Ойясио может способствовать переносу личинок камчатского краба в юго-западном направлении и их последующему оседанию у берегов о. Шикотан, однако это предположение нуждается в дополнительной проверке. Более вероятна ситуация, когда выпуск личинок камчатского краба с океанской стороны о. Итуруп будет приводить к их оседанию в неподходящих для обитания молоди районах и последующей гибели. Дрейфу личинок в район Южно-Курильского пролива будет препятствовать фронтальная зона между водами течения Ойясио и поступающими из прол. Екатерины водами течения Соя. Механизм появления репродуктивной зоны с океанской стороны о. Итуруп в настоящее время не вполне ясен. В любом случае ее появление привело к ухудшению положения с воспроизводством камчатского краба у южных Курильских островов, поскольку размножение в этом районе заканчивается гибелью потомства.

В отличие от предыдущего района с охотоморской стороны о. Итуруп молодь и взрослые особи камчатского краба в летний период обитают совместно в одних и тех же местах на глубинах 30–100 м. Этому способствует изрезанность береговой линии и подразделение шельфовой зоны на ряд локальных заливов. Репродуктивная зона расположена на мелководье заливов Доброе Начало, Одесского, Куйбышевского. В этом районе хорошо выражены вертикальные сезонные миграции камчатского краба, половозрелые особи зимуют на глубине 180–400 м.

Таким образом, в районе южных Курильских островов, как и у западного побережья Сахалина, отмечена перестройка функциональной структуры ареала камчатского краба (Клитин, 1999). При этом, как было показано выше, в последние годы с океанской стороны о. Итуруп и в Южно-Курильском проливе происходит нарастание негативных тенденций, способствующих длительному депрессивному состоянию южнокурильской популяции. Считаю, что основной причиной этого является существенное снижение ее численности.

Северные Курильские острова

У северных Курильских островов камчатский краб распространен преимущественно с охотоморской стороны о-вов Шумшу и Парамушир в пределах координат 50°22'–50°53' с.ш. на глубинах 46–200 м. Единственный самец был пойман при контрольном лове равношипого краба на глубине 410 м в мае 1994 г. Отдельные особи встречаются и с тихоокеанской стороны (75–100 м) этих островов, однако промыслового значения эта сторона северных Курильских островов не имеет. Средний улов самцов в этом районе не превышает 0,18 экз. на ловушку (1997 г.). Единичные находки неполовозрелого камчатского краба отмечены в улове драги с охотоморской стороны о. Онекотан на глубине 150 м, но самовоспроизводящаяся группировка здесь отсутствует, а немногочисленная молодь является следствием случайного заноса личинок.

Данный район находится в зоне действия Курило-Камчатского течения, поступление относительно теплых океанических вод способствует поддержанию положительной температуры в водах холодного промежуточного слоя (выше 0,3 °С). В августе в районе обитания камчатского краба температура воды повышается до 2–6 °С. Охлаждение придонного слоя воды происходит здесь в более поздние сроки, чем у побережья южных Курильских островов. Так, в середине ноября 1988 г. температура воды в районе обитания камчатского краба (50–105 м) составляла 3,7–5,3 °С. Благодаря этому в течение всего года крабов отмечали в прибрежной части района (табл. 6).

Промысловые уловы камчатского краба в январе были известны на глубинах 70–98 м. Однако в апреле 1996 г. плотное скопление перелинявших промысловых самцов (286 экз. за траление) на фоне низкой плотности улова (1–11 экз. за траление) было обнаружено на глубине 150 м (рис. 28, 29), что свидетельствует о существовании в данном районе зимних сезонных миграций камчатского краба на большие глубины.

Другой отличительной особенностью местной группировки является 11–100-кратное преобладание самцов над самками и полное отсутствие ювенильных особей, т.е. в данном районе отсутствуют репродуктивная зона, зона выселения личинок и центр воспроизводства.

В настоящее время не вызывает сомнений существование обмена взрослыми особями между северокурильской группировкой и озерновской псевдопопуляцией камчатского краба (западная Камчатка). На это, в частности, указывают непрерывность пространственного распределения

камчатского краба с охотоморской стороны о-вов Шумшу, Парамушир и юго-западного побережья Камчатки, а также значительное преобладание самцов над самками и отсутствие молоди. Согласно ловушечной съёмке, выполненной в мае–июле 1993 г., наибольшие уловы камчатского краба были встречены на границе западнокамчатского и северокурильского шельфа.

Таблица 6

Уловы и глубины обитания камчатского краба на охотоморском шельфе о-вов Шумшу и Парамушир и у юго-западного побережья Камчатки в 1977 и 1989–1997 гг.

Table 6

Catches and inhabitation depths of king crab in the Okhotsk Sea shelf of the Shumshu and Paramushir Islands and near the southwestern coast of Kamchatka in 1977 and 1989–1997

Период	Глубины распределения, м	Глубина макс. улова, м	Макс. улов самцов, экз./ловушку (экз./трал.)	Сред. улов самцов, экз./ловушку (экз./трал.)	Соотношение полов
Траловые съёмки, северные Курильские острова					
VIII, 1977	20–100	45–50	(44)	(3,6)	1: 0,04
XI, 1988	50–107	68	(34)	(14,0)	1: 0,09
V, 1989	50–198	56–75	(24)	(5,93)	1: 0,045
IV, 1996	48–213	150	(286)	(11,25)	1: 0,006
Ловушечные съёмки, северные Курильские острова					
V–VI, 1992	55–83	55–63	0,9	0,2	1: 0
V–VII, 1993	64–125	72–78	3,67	0,87	1: 0,18
V, 1994*	38–115, 410	80–110	1,64	0,43	1: 0,08
IV–VI, 1994	72–113	73–98	2,61	0,33	1: 0,007
IV–VI, 1996	70–150	70–80	6,0	1,40	1: 0,09
IV–VI, 1997	40–252	102–111; 252	7,8; 8,41	1,83	1: 0,003
Ловушечная съёмка, юго-запад Камчатки					
X–XI, 1997	90–180	85	17,0	4,05	1: 0,066

* Контрольный лов проводили американскими крабовыми ловушками.

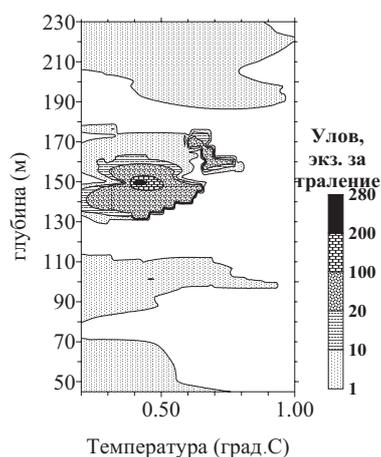


Рис. 28. Распределение камчатского краба у северных Курильских островов в весенний период в зависимости от температуры и глубины в апреле 1996 г.

Fig. 28. King crab distribution near the North Kuril Islands in the spring time depending on temperature and depth in April, 1996

Анализ размерного состава камчатского краба у юго-западного побережья Камчатки и в шельфовой зоне о-вов Шумшу и Парамушир показывает, что в направлении с севера на юг в выборках происходит плавное уменьшение доли младших размерно-возрастных групп и увеличение средних размеров самцов.

Таким образом, охотоморский шельф северных Курильских островов, являясь естественным продолжением западнокамчатского, служит зоной расселения самцов старших размерно-возрастных групп западнокамчатской популяции, которые способны мигрировать в процессе онтогенеза на значительно большие расстояния, чем самки.

В районе северных Курильских островов самцы камчатского краба достигают наибольших размеров, что согласуется с общей схемой фун-

кциональной структуры ареала западнокамчатской популяции камчатского краба (Родин, 1985) и указывает на проникновение к его крайней южной области, которой является шельф северных Курильских островов, преимущественно наиболее крупных особей. Численность камчатского краба, обитающего в этом районе, подвержена существенным колебаниям. В последние годы отмечено увеличение численности северокурильской группировки, которое совпало по времени с увеличением численности соседней озерновской группировки западнокамчатской популяции. Следовательно, северокурильская группировка функционально является крайней южной составной частью западнокамчатской суперпопуляции и служит зоной расселения наиболее крупных особей. Отсутствие здесь собственного центра воспроизводства и репродуктивной зоны указывает на то, что ее численность полностью зависит от миграции особей из озерновской группировки. Аналогичная зона накопления крупных промысловых самцов существует в южной части ареала западносахалинской популяции.

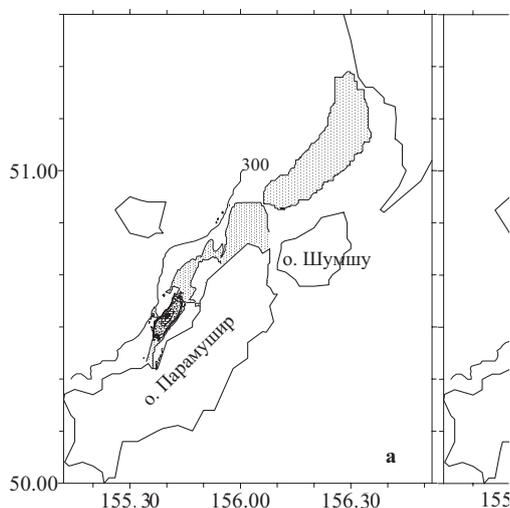


Рис. 29. Распределение камчатского краба в районе северных Курильских островов по результатам траловой съёмки в апреле 1996 г.: **а** – самцы, **б** – самки
 Fig. 29. King crab distribution near the North Kuril Islands according to the results of the trawl survey in April, 1996: **a** – males, **b** – females

Внутривидовая дифференциация камчатского краба в пределах Сахалино-Курильского региона

Изучение популяционного состава (число популяционных группировок, их границы и численность) и популяционной структуры (устойчивые связи и взаимодействия между популяциями одного вида) промысловых видов – важная задача гидробиологии и ихтиологии, поскольку без их познания невозможна рациональная промысловая эксплуатация этих объектов (Глубоковский, 1995).

В Сахалино-Курильском регионе известны пять крупных, относительно пространственно изолированных группировок камчатского краба (Клитин, 1993, 1996б). Популяционный статус каждой из них уточнен с помощью многомерного морфометрического анализа (Клитин, 1998б). При этом в качестве многомерного показателя различий между отдельными группировками использовали расстояние Махалонобиса (D_{ij}^2) между центрами выборок (рис. 30), достоверность обнаруженных различий определяли по F-критерию.

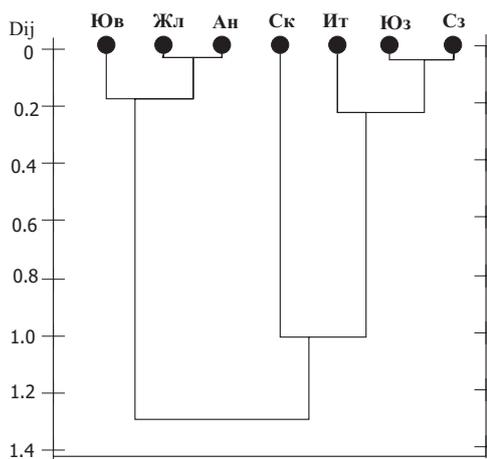


Рис. 30. Дендрограмма различий семи группировок камчатского краба Сахалина и Курильских островов: Юв – юго-восточный Сахалин (зал. Терпения), Ан – зал. Анива, Жл – мыс Железный, Ит – о. Итуруп, Юз – юго-западный Сахалин, Сз – северо-западный Сахалин, Ск – северные Курильские острова (о. Парамушир)

Fig. 30. Difference dendrogram of 7 king crab groups of Sakhalin and the Kuril Islands: Юв – south-east Sakhalin (Terpeniya bay), Ан – Aniva bay, Жл – Zheleznyj cape, Ит – Iturup Island, Юз – south-west Sakhalin, Сз – north-west Sakhalin, Ск – North Kuril Islands (Paramushir Island)

Наименьшие различия отмечены между выборками, собранными вблизи мыса Железного ($47^{\circ}45'$ с.ш. у юго-восточного побережья Сахалина) и в зал. Анива, максимальные – между выборками из зал. Терпения (район $49^{\circ}00'–49^{\circ}15'$ с.ш. у юго-восточного побережья Сахалина) и юго-западного Сахалина. Отсутствие достоверных морфологических различий установлено в 7 из 21 варианта пар сравнений: между группировками камчатского краба зал. Анива и зал. Терпения ($F = 1,171$, $F_{\text{табл}} = 2,64$), юго-западного Сахалина и о. Итуруп ($F = 1,317$, $F_{\text{табл}} = 2,46$), северо-западного и юго-западного Сахалина ($F = 0,097$, $F_{\text{табл}} = 2,50$), мыса Железного и о. Итуруп ($F = 0,215$, $F_{\text{табл}} = 2,46$), мыса Железного и зал. Анива ($F = 0,303$, $F_{\text{табл}} = 2,43$), северо-западного Сахалина и о. Итуруп ($F = 1,054$, $F_{\text{табл}} = 2,54$), северо-западного Сахалина и северных Курильских островов ($F = 0,384$, $F_{\text{табл}} = 2,85$).

Наиболее существенные различия отмечены между всеми выборками западного и восточного Сахалина ($D_{ij}^2 = 0,683–3,019$, $F = 3,65–24,77$, $F_{\text{табл}} = 2,42–3,62$, $p = 0,01$), что, по-видимому, является следствием контрастных условий обитания этих группировок (Клитин, 1992а, б, 1993). У самцов камчатского краба западного Сахалина установлены более крупные размеры мероподита (длина и ширина), а карапакс более вытянут в длину, чем в заливах Анива и Терпения. Однако небольшая величина этих различий (в пределах 1δ) и значительная трансгрессия индексов не позволяют использовать эти признаки для идентификации популяционной принадлежности камчатского краба из пограничных районов. Отсутствие морфологических различий по всей совокупности признаков между самцами камчатского краба из заливов Анива и Терпения можно объяснить сходными гидрологическими условиями существования (наличие холодного подповерхностного слоя). Отсутствие достоверных различий между крабами о. Итуруп и юго-западного Сахалина и северо-западного Сахалина и северных Курильских островов, по нашему мнению, также является следствием сходных адаптаций к более мягким условиям обитания по сравнению с охотоморскими группировками, поскольку пространственная изоляция между этими популяциями очевидна. Отсутствие различий между группировками из северной и южной части Татарского пролива указывает на то, что у западного побережья Сахалина обитает единая популяция камчатского краба, в пределах которой могут быть выделены только группировки субпопуляционного уровня.

Минимальная величина морфологических различий между самцами камчатского краба мыса Железного и зал. Анива и значимые различия

между выборками мыса Железного и зал. Терпения, по-видимому, указывают на миграцию камчатского краба из зал. Анива в сопредельный подрайон юго-восточного Сахалина. Отсутствие в районе мыса Железного самовоспроизводящейся группировки подтверждается существенным сезонным и межгодовым варьированием плотности камчатского краба, многократным преобладанием самцов над самками (1,0: 0,042) и отсутствием немигрирующей молодежи (с шириной карапакса меньше 9 см), что, как правило, характерно для пограничных районов популяционных ареалов. Указанное обстоятельство свидетельствует о том, что граница между популяциями камчатского краба зал. Анива и юго-восточного Сахалина проходит не по мысу Анива, а значительно севернее, – вероятно, в районе мыса Свободного (46°40' с.ш.), что необходимо учитывать при прогнозировании возможного вылова этого объекта (рис. 31). Максимально морфологически обособлена от большинства популяций группировка камчатского краба северных Курильских островов. Выше указывалось на зависимость северокурильской группировки от западнокамчатской популяции камчатского краба.

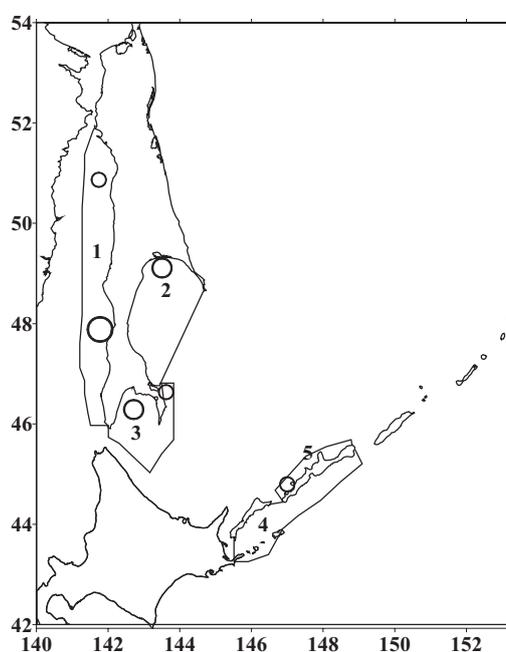


Рис. 31. Внутривидовая дифференциация камчатского краба в пределах Сахалино-Курильского региона. Ареалы популяций: 1 – западносахалинской, 2 – юго-восточного Сахалина, 3 – зал. Анива, 4 – южнокурильской, 5 – охотоморского побережья о. Итуруп, 6 – северокурильской. Кружками обозначены места отбора проб на морфометрический анализ. Размер кружка соответствует объёму выборки

Fig. 31. Interspecies differentiation of king crab in the Sakhalin-Kuril area. Population areas: 1 – western Sakhalin, 2 – the southeastern coast of Sakhalin, 3 – the Aniva Bay, 4 – the south Kuril Islands, 5 – the Okhotsk Sea coast of the Iturup Island, 6 – the North Kuril Islands. The areas of sampling for morphometric analysis are marked with circles. The size of a circle corresponds to the volume of a sampling

Помимо морфологических различий группировки камчатского краба западного Сахалина, зал. Анива, зал. Терпения, северных и южных Курильских островов различаются по пространственной и функциональной структуре, темпам роста, срокам выпуска личинок, плодовитости и другим характеристикам (Клитин, 1992а, б; 1993, 1996а, б), что позволяет отнести их к разным популяциям, вкладывая в это понятие не традиционный генетический (Яблоков, 1987), а экологический смысл (Беклемишев, 1960; Гиляров, 1990).

В районе южных Курильских островов элементы, свойственные независимым (самовоспроизводящимся) популяциям камчатского краба

ба (наличие репродуктивной зоны, района развития личинок и центра воспроизводства), присутствуют как в Южно-Курильском проливе, так и с охотоморской стороны о. Итуруп.

Учитывая, что прол. Екатерины пересекает серия поперечных тектонических разломов, выраженных в рельефе морского дна абразионными уступами и каньонами (Геология СССР, 1964; Атлас ..., 1967) и являющихся непреодолимым препятствием для камчатского краба, какой-либо контакт между взрослыми особями двух рассматриваемых районов вряд ли возможен. Это не исключает вероятность обмена личинками камчатского краба между указанными районами. Однако более детальный анализ геострофических течений в районе южных Курильских островов в весенний период показал, что заток охотоморских вод в Тихий океан через прол. Екатерины вдоль западного побережья о. Итуруп в мае–июне 1998 г. через 14 миль разворачивается и вновь возвращается в Охотское море. Одновременно через прол. Екатерины вливается одна из ветвей течения Соя, но она проникает на Южно-Курильское мелководье вдоль северо-восточного побережья о. Кунашир и далее по периферии антициклонического круговорота, что исключает дрейф вместе с ней личинок от о. Итуруп.

Таким образом, учитывая наличие в Южно-Курильском проливе и с охотоморской стороны о. Итуруп самостоятельных центров воспроизводства камчатского краба, пространственную изоляцию обитающих там группировок и их достоверные различия в репродуктивных показателях (Клитин, 1996б), данные группировки следует рассматривать как две независимые популяции. Популяционный ареал одной из них (южнокурильской) включает Южно-Курильский пролив и океанскую сторону о. Итуруп, другой – охотоморскую сторону о. Итуруп. Эти популяции обитают в разных географических условиях, неравноценны по численности, функциональной структуре, репродуктивному потенциалу, популяционной плодовитости.

В последнее время неоднократно поднимался вопрос о популяционном статусе камчатского краба, обитающего у западного побережья Сахалина. При этом высказывались точки зрения, отличные от традиционной (Клитин, 1998б) и зачастую взаимно противоположные. Так, А.Н.Горин (1999) объясняет сокращение численности камчатского краба у западного побережья Сахалина не переловом и не естественными колебаниями численности (появлением относительно урожайных поколений), а достаточно логичным, по его мнению, переходом промысловых самцов от сахалинского побережья Татарского пролива к побережью Хабаровского края и, таким образом, фактически объединяет две самостоятельные единицы запаса в единую популяцию. По его мнению, следствием подобного перехода является увеличение численности камчатского краба у западного побережья Татарского пролива.

В.Е.Родин (1985) предполагал возможность обмена личинками между западносахалинской и приморской популяциями камчатского краба, что при достаточно больших масштабах дрейфа также могло подтвердить вышеизложенную точку зрения.

Другой точки зрения придерживаются М.В.Переладов с соавторами (1999). По их мнению, у западного побережья Сахалина обитают, по крайней мере, две группировки камчатского краба, обмен личинками между которыми ограничен. Одна группировка – на Ильинском мелководье, другая – южнее мыса Слепиковского. Здесь же расположены районы обитания молоди.

Возражая М.В.Переладову с соавторами, следует прежде всего отметить, что наличие небольшого скопления молоди на юге района (в

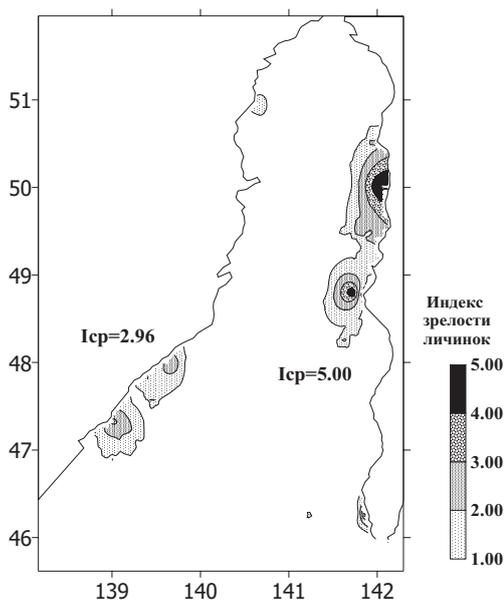
районе мыса Кузнецова) было отмечено нами еще в 1987 г. (Клитин, 1990а, 1992а, 1996а; Клитин, Саматов, 1999). Генезис этого скопления до проведения относительно регулярных планктонных съёмки был неясен. Высказывалось даже предположение о дрейфе в этот район личинок из зал. Анива. Выполнение в 1999 г. трех последовательных планктонных съёмок на протяжении всего периода развития личинок одного поколения камчатского краба наглядно доказывает, что источником возникновения двух обособленных скоплений молоди является единая нерестовая зона у западного побережья Сахалина, из которой личинки дрейфуют в двух взаимно противоположных направлениях. При этом поток личинок в южном направлении в несколько раз слабее, чем в северном, что подтверждают результаты наших исследований.

По этой причине существование на шельфе западного Сахалина нескольких неравнозначных по численности центров воспроизводства камчатского краба ни в коей мере не свидетельствует о существовании в этом районе нескольких изолированных группировок этого вида, хотя некоторые предпосылки для этого имеются. Следует признать, что каждый новый центр воспроизводства может стать центром зависимой группировки крабов. Но это возможно только в условиях ее пространственной или временной изоляции, примером реализации этого условия может быть группировка камчатского краба в Александровском заливе. У юго-западного Сахалина какие-либо преграды, способствующие изоляции зал. Делангля (Ильинское мелководье) или зал. Невельского (район к югу от мыса Слепиковского), отсутствуют. Поэтому можно говорить лишь о некоторой пространственной изоляции камчатского краба на этапах личиночного развития и развития молоди.

Существование у юго-западного побережья Сахалина единой популяции камчатского краба доказывают результаты его внутривидовой дифференциации на основе морфометрических данных (Клитин, 1998а), общность онтогенетических и сезонных миграций, наличие единой и непрерывной нерестовой зоны в пределах западносахалинского шельфа, единые сроки выпуска личинок, достижение половой зрелости при одних и тех же размерах, отсутствие достоверных различий в плодовитости и других характеристиках.

Ранее указывалось (Клитин, 1992а), что по мере роста и развития у юго-западного Сахалина происходит онтогенетическая миграция половозрелых самцов камчатского краба в южном направлении, что подтверждается постепенным увеличением их средних размеров с севера на юг. При этом в краевых южных частях ареала (южнее мыса Слепиковского) размеры самцов (а распределение самок значительно уже) достигают максимальных значений, что признают и М.В.Переладов с соавторами (1999). Не вызывает сомнения, что своим появлением эти самцы обязаны не малочисленному центру воспроизводства на самом юге района, а их постоянной миграции с севера. На активное сезонное перераспределение камчатского краба между двумя обозначенными М.В.Переладовым районами указывают результаты учетных траловых и ловушечных съёмок, а также мечения крабов.

Существенное различие в сроках развития личинок у западного и восточного берегов Татарского пролива (ориентировочно 29 сут) свидетельствует, что их выход в планктон происходил в пределах собственных репродуктивных зон каждой из двух обитающих у этих берегов популяций и обмен личинками между ними минимален (рис. 32). Кроме того, серия последовательных планктонных съёмок в марте–мае 1999 г. показала, что личинки камчатского краба развивались на незначитель-



ном удалении от побережья западного Сахалина и отсутствовали в центральной части Татарского пролива, что, учитывая завершающую стадию развития, указывало на невозможность их переноса к противоположному берегу пролива.

Рис. 32. Распределение значений индекса зрелости личинок камчатского краба в Татарском проливе 4–12 июня 1994 г.

Fig. 32. Larval maturity index distribution of the king crab larvae in the Tatar Strait on 4–12, June, 1994

Что касается точки зрения А.Н.Горина (1999) о “смещении скоплений камчатского краба от Сахалина к материка”, то необходимо прежде всего ответить на вопрос: где подобное может произойти? С учетом орграфии дна (больших глубин южнее 49° с.ш. и наличия нескольких продольных разломов, хорошо выраженных в рельефе дна вплоть до 50° с.ш., некоторые из которых автор лично наблюдал с борта подводного аппарата в 1991 г.) “смещение скоплений” возможно только в районе северного мелководья Татарского пролива. Однако в этом районе никогда не наблюдалось высоких концентраций камчатского краба. Увеличение численности промысловой части популяции камчатского краба в 1993–1995 гг. вызвало расширение ее ареала и некоторую перестройку функциональной структуры при сохранении ядра популяции на юге района.

Мечение камчатского краба в 1997 г. показало, что перемещение части самцов на север действительно происходило (меченых на Ильинском мелководье особей ловили вблизи Углегорска и Александровска-Сахалинского), тем не менее ни один из помеченных крабов не был пойман у побережья Хабаровского края.

Уже в 1997 г. численность камчатского краба у западного побережья Сахалина значительно сократилась и его переход к противоположному побережью не мог, если следовать версии А.Н.Горина, “подпитывать” приморскую популяцию. Тем не менее на численности последней это никак не отразилось.

Присутствие у побережья Хабаровского края (траверз мыса Золотого) плотных скоплений личинок камчатского краба свидетельствует о его активном воспроизводстве. Публикаций по распространению и биологии камчатского краба у побережья Хабаровского края нет, но известно, что самки и молодь образуют там высокие концентрации в прибрежных участках бухт. При контрольном лове, согласно данным Г.М.Новомодного (Камчатский краб – 2002, 2002), молодь нередко полностью заполняет ловушки. В 1995 г. промысловых размеров достигли многочисленные рекруты, в результате чего численность промысловой части популяции существенно возросла. В связи с этим, не отрицая абсолютно возможность миграции небольшой части промысловых самцов к западному побережью Татарского пролива от побережья западного Сахалина, считаю, что причи-

ны увеличения численности приморской популяции заключаются не в этом, а в появлении собственного урожайного поколения.

Биологическая характеристика

Плодовитость

ИАП камчатского краба у побережья Сахалина варьирует в широком диапазоне, предельные значения плодовитости различаются в 25,6 раза, а у побережья Курильских островов – в 7,0 раза. Наибольшей вариабельности подвержена абсолютная плодовитость камчатского краба у западного побережья Сахалина (Татарский пролив), а наименьшей – с охотоморской стороны о. Итуруп (табл. 7). Достоверные различия между средними значениями ИАП отдельных районов получены для семи из десяти сравниваемых пар ($t_d = 3,37-9,34$, $t_{st} = 3,29$, при $p = 0,001$). Не получено достоверных различий при сравнении ИАП камчатского краба западного Сахалина и Южно-Курильского пролива, о. Итуруп и юго-восточного Сахалина ($t_d = 1,23-1,89$, $t_{st} = 1,96$, $p = 0,05$). Средние ИАП самок зал. Анива и юго-восточного Сахалина различались только на 5 %-ном уровне значимости ($t_d = 2,09$, $t_{st} = 1,96$, $p = 0,05$). Последующее сравнение эмпирических рядов распределения ИАП западного Сахалина и Южно-Курильского пролива с помощью критерия Пирсона показало, что они принадлежат к разным генеральным совокупностям ($X^2 = 43,23$; $X^2_{табл} = 18,47$; $p = 0,001$), ИАП о. Итуруп и юго-восточного Сахалина не различаются между собой, а ИАП зал. Анива и юго-восточного Сахалина различаются только на 5 %-ном уровне значимости.

Таблица 7

Абсолютная плодовитость камчатского краба в прибрежных водах Сахалина и южных Курильских островов

Table 7

Absolute fecundity of king crab in the coastal waters of Sakhalin and the South Kuril Islands

Район	Кол-во экз.	Ширина карапакса, мм		Ср. масса самки, г		Масса икры, г		ИАП, тыс. икринок	
		Диапазон	X_{cp}	$X_{cp} \pm m$	$X_{cp} \pm m$	Диапазон	$X_{cp} \pm m$		
Запад. Сах.	724	102–203	148	1948±25	155,4±2,4	32,83–564,20	232,29±3,45		
Зал. Анива	224	111–182	140	1542±28	123,8±3,2	22,06–435,68	189,84±5,10		
Юго-вост. Сах.	92	103–168	137	1535±38	115,0±4,0	52,67–327,98	171,99±6,84		
О. Итуруп	57	120–167	141	1553±40	92,7±4,5	56,89–291,59	159,57±7,39		
Южно-Курил. пролив	72	130–168	149	1908±40	121,4±4,5	96,09–396,50	220,33±7,41		

Абсолютная плодовитость камчатского краба закономерно повышалась с увеличением размеров и массы самок (рис. 33). Наименьшая абсолютная плодовитость отмечена у самки с шириной карапакса 117 мм и массой 600 г (зал. Анива), наибольшая – у самки с шириной карапакса 170 мм и массой 3300 г (юго-западный Сахалин).

Наибольшая величина абсолютных приростов ИАП с увеличением линейных размеров самок отмечена у крабов, выловленных у юго-восточного побережья Сахалина (в среднем 29,75 тыс. икринок на каждый сантиметр ширины карапакса), а массы – в зал. Анива и у о. Итуруп (44,85 тыс. икринок на 500 г массы самок). Существенные различия в плодовитости отмечались у одноразмерных самок камчатского краба, находящихся на разных стадиях зрелости. Средняя величина потерь икры одной самкой камчатского краба к концу эмбриогенеза у западного Сахалина равнялась 25,8 тыс. икринок, или 9,3 % их абсолютной плодовитости.

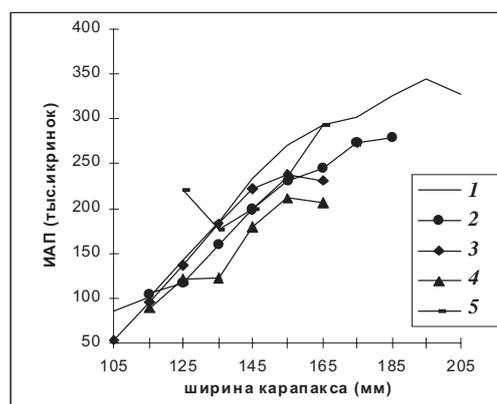


Рис. 33. Эмпирические кривые зависимости ИАП самок камчатского краба от ширины карапакса: 1 – у юго-западного Сахалина, 2 – в зал. Анива, 3 – у юго-восточного Сахалина, 4 – у охотоморского побережья о. Итуруп, 5 – в Южно-Курильском проливе

Fig. 33. Empirical curves of absolute individual fecundity dependence of the king crab females on the shell width: 1 – western Sakhalin, 2 – the Aniva Bay, 3 – southeastern Sakhalin, 4 – the Okhotsk Sea coast of the Iturup Island, 5 – the Yuzhno-Kurilskiy Strait

Коэффициенты корреляции ИАП с шириной карапакса самок по разным районам составили 0,52–0,72, с массой тела – 0,53–0,79, с массой наружной икры – 0,65–0,82. Все коэффициенты достоверны при уровне значимости 0,001 ($t_d = 5,08–29,12$, $t_{st} < 3,48$). Сравнение соответствующих коэффициентов корреляции показывает, что для всех районов, кроме юго-восточного Сахалина, связь плодовитости и массы тела оказывается более тесной, чем связь плодовитости и линейных размеров тела.

Средние значения и размах вариации абсолютной плодовитости у побережья юго-западного Сахалина значительно выше, чем у крабов из других дальневосточных популяций. Среднее значение плодовитости, полученное для крабов Южно-Курильского пролива, близко к аналогичным показателям для Берингова моря (Родин, 1985; Kruse, 1992; Paul, Paul, 1996) и Приморья (Навозов-Лавров, 1927; Микулич, Козак, 1971), а ИАП охотоморской группировки (зал. Анива и юго-восточный Сахалин) и крабов, обитающих с охотоморской стороны о. Итуруп, сравнима с плодовитостью западнокамчатской популяции (Родин, 1985).

Наибольшая вариабельность ИОП отмечена у западного побережья Сахалина, а наименьшая – с охотоморской стороны о. Итуруп (табл. 8). Во всех районах этот показатель наиболее изменчив у крабов с шириной карапакса 140–160 мм. Наиболее высокие средние значения ИОП камчатского краба наблюдались у западного побережья Сахалина, наиболее низкие – с охотоморской стороны о. Итуруп.

Таблица 8
Относительная плодовитость камчатского краба у побережья Сахалина и южных Курильских островов, шт./г
Table 8
Relative fecundity of king crab in the coastal waters of Sakhalin and South Kuril Islands

Район	Диапазон	$\bar{X} \pm m$
Западный Сахалин	23,0–329,0	118,6 ± 2,0
Зал. Анива	26,1–217,7	116,1 ± 2,4
Юго-восточный Сахалин	48,0–210,7	113,8 ± 3,9
О. Итуруп (охотоморская сторона)	40,6–161,0	101,8 ± 3,5
Южно-Курильский пролив	51,3–235,6	116,6 ± 3,4

Корреляционная связь ИОП с линейными размерами и массой самок, как правило, отсутствовала или была слабой ($r = (-0,20)–0,20$, $t_d = 0,59–2,16$, $t_{st} = 2,58–2,65$, $p = 0,01$). Отсутствовали достоверные различия при сравнении средних значений ИОП камчатского краба из большинства районов, за исключением пар с присутствием средней ИОП о. Итуруп, но относительная плодовитость одноразмерных особей из этих районов в большинстве случаев достовер-

но различалась. Средние значения ИОП камчатского краба из разных районов различались не столь сильно по сравнению с ИАП, что связано с уменьшением относительной плодовитости самок из старших размерно-возрастных групп и является следствием более высоких относительных приростов массы тела по сравнению с приростами абсолютной плодовитости. Наибольшие значения ИОП у побережья Сахалина приходятся на крабов с шириной карапакса 140–150 мм. Эта же размерная группа является наиболее многочисленной. Поскольку по величине ИОП можно судить о развитии или затухании воспроизводительных способностей самок разных возрастных и размерных групп (Анохина, 1969), а также о затратах энергии, идущих на пластический (рост) и генеративный (образование половых продуктов) обмен (Спановская, 1976), можно предположить, что у самок, имеющих размеры более 15 см, пластический обмен преобладает над генеративным. Дальнейшее наращивание относительной плодовитости самок, вероятно, может привести к их раннему физиологическому старению.

По материалам 1986–1992 гг. рассчитаны репродуктивный потенциал и популяционная плодовитость камчатского краба (табл. 9, рис. 34). В 1986–1992 гг. наибольший вклад (77,2 %) в общую численность личинок *P. camtschaticus* внесла популяция, обитающая у западного Сахалина. Численность личинок камчатского краба с охотоморской стороны о. Сахалин и в районе южных Курильских островов значительно уступает численности личинок, продуцируемых у западного побережья Сахалина. В этом районе наиболее продуктивны самки с шириной карапакса 14–16 см, дающие ежегодно до 47 % всех личинок. Эта же размерная группа играет наибольшую роль в воспроизводстве камчатского краба в зал. Анива и Южно-Курильском проливе. В конце 90-х гг. сокращение численности и абсолютной плодовитости камчатского краба, а также появление яловых самок у западного Сахалина привели к уменьшению популяционной плодовитости этого вида в 4 раза. В 1998–2000 гг. их доля от общей численности личинок в сахалино-курильском бассейне снизилась до 45,6 %.

Таблица 9

Популяционная плодовитость и репродуктивный потенциал
камчатского краба у побережья Сахалина и южных Курильских островов

Table 9

Population fecundity and reproduction potential of king crab
in the coastal waters of Sakhalin and South Kuril Islands

Район	Численность икронос. самок, тыс. экз.	Икро- носные самки, %	Репродуктив. потенциал, млн эмбрион.	Популяционная плодовитость, млн эмбрион.
Юго-запад Сах.	2675	22,4	56,65	676508
Зал. Анива	140	19,6	34,32	24514
Юго-восток Сах.	570	22,7	41,13	103284
О. Итуруп	30	10,0	13,45	4035
Южно-Курильский пролив	298	14,7	33,30	67497

У побережья Сахалина можно выделить две крупные группировки камчатского краба, имеющие наиболее значительные различия в плодовитости. Это особи из Татарского пролива и района, прилегающего к охотоморскому побережью Сахалина (зал. Анива и юго-восточный Сахалин). Для особей япономорской популяции характерны более высокие значения и вариабельность большинства репродуктивных показателей (ИАП, ИОП, масса наружной икры, репродуктивный потенциал и популя-

ционная плодовитость). Различия в плодовитости у крабов из двух обозначенных районов гораздо выше, чем между особями западносахалинской и южнокурильской популяций. Нетрудно заметить, что у западного побережья Сахалина самки камчатского краба достигают больших предельных размеров и соответственно имеют большую абсолютную плодовитость, чем крабы, обитающие у его восточного побережья. Причиной этого является более быстрый темп роста камчатского краба в относительно тепловодной зоне Татарского пролива (Клитин, 1992а).

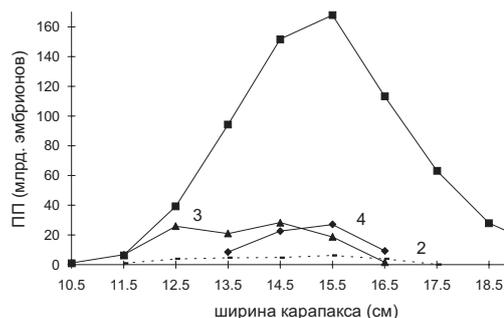


Рис. 34. Популяционная плодовитость самок камчатского краба с разной шириной карапакса: 1 – у западного Сахалина, 2 – в зал. Анива, 3 – у юго-восточного Сахалина, 4 – в Южно-Курильском проливе

Fig. 34. Population fecundity of king crab females with different width of a shell: 1 – western Sakhalin, 2 – the Aniva Bay, 3 – southeastern Sakhalin, 4 – the Yuzhno-Kurilskiy Strait

Построение зависимости ИАП крабов от возраста связано с известными трудностями. Однако косвенно оценить прирост ИАП, обусловленный более быстрым темпом роста крабов в западносахалинской популяции, можно, определив долю популяционной плодовитости самок с шириной карапакса 17–21 см (отсутствующих в силу тугорослости у группировок крабов, обитающих у юго-восточного Сахалина и в районе южных Курильских островов) от ПП всей популяции. Поскольку доля самок старших размерно-возрастных групп в Татарском проливе невелика (10,6 %), а ИАП выше среднего показателя, их вклад в общую плодовитость составляет 14,3 %. Вклад крупных особей, обусловленный более быстрым темпом роста, в различия средних значений ИАП камчатского краба западного Сахалина с о. Итуруп составил 45,7 %, с юго-восточным Сахалином – 55,2 %, с зал. Анива – только 9,1 %.

Значительное различие в ИАП (в 1,4 раза) отмечено для двух популяций камчатского краба в районе южных Курильских островов. Известно, что на стадии гаметогенеза главным фактором, определяющим будущую величину плодовитости дальневосточных крабоидов, является температурный режим вод, в которых происходит созревание половых продуктов (Федосеев и др., 1988). Популяция, обитающая в Южно-Курильском проливе, совершает нерестовые и зимовальные миграции от океанского побережья о. Итуруп до прол. Танфильева, что позволяет ей адекватно реагировать на сезонные изменения температурного режима вод. Наличие с охотоморской стороны о. Итуруп узкой, разобщенной подводными лавовыми потоками шельфовой зоны и, по-видимому, конкуренция со стороны других, более многочисленных видов дальневосточных крабоидов ограничивают пространственные передвижения камчатского краба узкой прибрежной полосой, воды которой испытывают значительные колебания температуры. Близкая к описанной ситуация складывается в зал. Анива и у юго-восточного Сахалина, где зона обитания основной части популяции ограничена глубинами 50–70 м, по которым проходит летняя граница соприкосновения с дном охотоморской водной массы, имеющей отрицательную температуру (Клитин, 1993). Наличие относительно широкого шельфа, двухслойная структура вод у побережья

западного Сахалина не только позволяют камчатскому крабу избегать районов с отрицательной температурой воды, но и предоставляют более широкий выбор кормовых организмов. Последний фактор также оказывает значительное влияние на величину ИАП (Алимов, 1989).

В соответствии с температурными условиями обитания и пространственной структурой различных популяций выпуск личинок самками у юго-западного побережья Сахалина происходит на 15–20 дней раньше, чем у его охотоморского берега, соответственно во втором районе период нагула крабов более короткий, что оказывает влияние на снижение темпа роста и формирование половых продуктов.

Размер половой зрелости

Относительный рост (по отношению к другим частям тела) отдельных органов ракообразных, как правило, изменяется в течение онтогенеза и состоит из серии фаз, в пределах каждой из которых он постоянен. Переход от фазы до полового созревания к фазе половой зрелости сопровождается линькой полового созревания, которая является критической стадией в послеличиночном росте ракообразных (Hartnoll, 1974). Непропорциональное увеличение ширины клешни часто используют для определения размера половой зрелости камчатского и других видов дальневосточных крабидов (Somerton, 1980; Jewett et al., 1985; Blau, 1989). При этом метод основан на предположении, что в результате линьки половой зрелости происходит переход в росте отдельных органов тела ракообразных на качественно новый уровень аллометрии, который сопровождается изменением коэффициента регрессии α в аллометрическом уравнении роста: $y = Bx^\alpha$ (Hartnoll, 1974, 1978).

Для определения размера половозрелости самцов и самок западного Сахалина и самцов зал. Анива традиционно использовали формулу простой аллометрии: $Ch_2 = BL_1^\alpha$ (Jewett et al., 1985), где Ch_2 – высота клешни, мм; L_1 – длина карапакса, мм. Половой диморфизм клешни – следствие их широко распространенного использования самцами в сражениях, демонстрации и ухаживании за самками (например, хорошо известное “рукопожатие”) (Hartnoll, 1974). Значения коэффициентов уравнения простой аллометрии у неполовозрелых и половозрелых особей приведены в табл. 10.

Таблица 10
Значения коэффициентов уравнения простой аллометрии $Ch_2 = BL_1^\alpha$
для самцов камчатского краба у западного побережья Сахалина
и в зал. Анива

Table 10
Coefficient values of the simple allometry equation $Ch_2 = BL_1^\alpha$
for the king crab males near the western coast of Sakhalin
and in the Aniva Bay

Объект	Западный Сахалин		Зал. Анива	
	B	α	B	α
Самцы				
Неполовозрелые	0,2158±008*	1,0445±0,10	0,2181±0,20	1,0392±0,15
Половозрелые	0,097±0,009	1,2191±0,02	0,064±0,013	1,3042±0,05
Самки				
Неполовозрелые	0,2158±008*	1,0445±0,10	0,2181±0,20	1,0392±0,15
Половозрелые	1,27±0,29	0,6655±0,05	1,3005±0,46	0,69121±0,10

* 95 %-ный доверительный интервал.

Значения коэффициентов уравнения простой аллометрии до наступления половой зрелости у особей обоих полов достоверно не различа-

лись, в обоих районах отмечался почти изометрический рост клешни в высоту ($\alpha = 1,039-1,045$). После достижения половозрелости у самцов рост клешни опережал рост карапакса (положительная аллометрия, $\alpha = 1,22-1,30$), у самок рост карапакса опережал рост клешни в высоту (отрицательная аллометрия, $\alpha = 0,67-0,70$).

Для нахождения длины карапакса, при которой происходит переход на новый уровень аллометрии (L_1^*), использовали метод Хартнолла (Hartnoll, 1978), для чего уравнивали правые части уравнений. Результаты расчетов приведены в табл. 11, графическое решение уравнений – на рис. 35.

Таблица 11

Размеры наступления половой зрелости
и предельные размеры камчатского краба у побережья Сахалина

Table 11

Sizes at sexual maturity and maximum sizes of king crab
in the coastal waters of Sakhalin

Район	Пол	L_1^* , мм	V^* , мм	$L_{мин}$, мм	$V_{мин}$, мм	L_{50} , мм	V_{50} , мм	$V_{макс}$, мм
Западный Сахалин	Самцы	97	108	–	–	–	–	268
	Самки	106	115	95	102	105	114	217
Зал. Анива	Самцы	99	112	–	–	–	–	231
	Самки	–	–	96	106	111	120	184
Юго-восточный Сахалин	Самцы	–	–	–	–	–	–	229
	Самки	–	–	82	92	108	117	181

Примечание. L_1^* – длина наступления половой зрелости, вычисленная методом Хартнолла; V^* – ширина карапакса, соответствующая длине L_1^* ; $L_{мин}$ – минимальная длина карапакса икроносных самок; $V_{мин}$ – минимальная ширина карапакса икроносных самок; $V_{макс}$ – максимальная ширина карапакса; V_{50} – теоретическая ширина карапакса, при которой 50 % самок имеют наружную икру; L_{50} – длина карапакса самок, соответствующая ширине V_{50} .

Предельные размеры камчатского краба западного Сахалина превосходят аналогичные для зал. Анива и юго-восточного Сахалина на 36–40 мм, что является следствием более высокого темпа роста крабов в первом районе. Это хорошо согласуется с благоприятными гидрологическими условиями у побережья западного Сахалина. В то же время половозрелость как самок, так и самцов камчатского краба в этом районе наступает при несколько меньших размерах, чем в зал. Анива, т.е. более высокий темп роста крабов в Татарском проливе наблюдается только после линьки полового созревания. Для сравнения на основе эмпирических данных были построены теоретические логистические кривые (рис. 36), из уравнений которых (табл. 12) для каждого из трех районов был рассчитан показатель функциональной зрелости L_{50} – длина, при которой у 50 % самок появляется наружная оплодотворенная икра.

Для зал. Анива L_{50} и L_1^* , найденная методом Хартнолла, практически совпали. Гистологические исследования сперматогенеза и оогенеза камчатского краба из зал. Петра Великого, выполненные В.Я.Федосеевым (Федосеев, Родин, 1985, 1986), показали, что физиологическая зрелость самок (зрелость гонад) наступает при ширине карапакса 8,5–9,5 см, самцов – 8,0 см. Тем не менее оплодотворенных самок с наружной икрой при таких размерах карапакса в этом районе не встречено, т.е. в течение некоторого времени (1–2 года) они не участвуют в размножении. Поэтому с практической точки зрения представляет интерес именно показатель функциональной зрелости (L_{50}), поскольку при этом размере 50 % самок способны к репродукции. Очевидно, что морфологические изменения появляются несколько позже сроков физиологического

созревания камчатского краба. Согласно литературным данным (Paul, Paul, 1990; Paul et al., 1991; Paul, 1992), функциональная зрелость самок (способность к размножению) наступает при бóльших размерах карапакса, чем у самцов. Аналогичная закономерность получена и в ходе наших исследований.

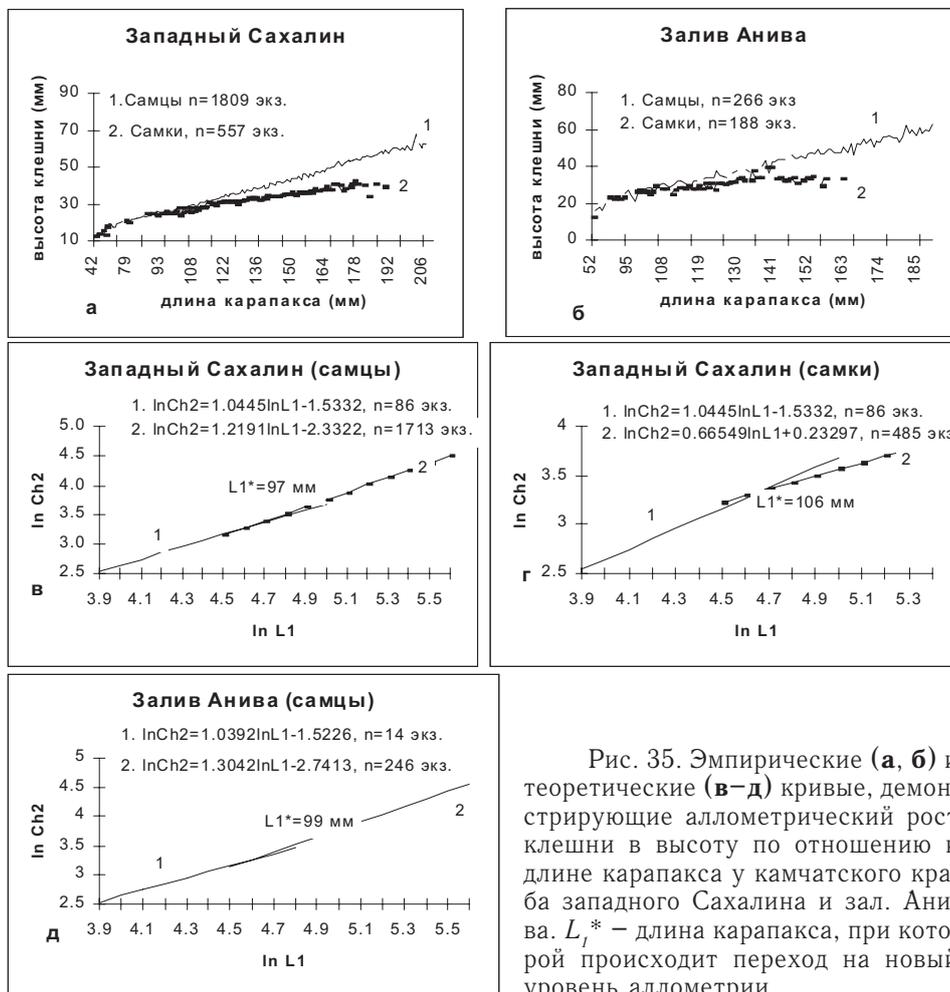
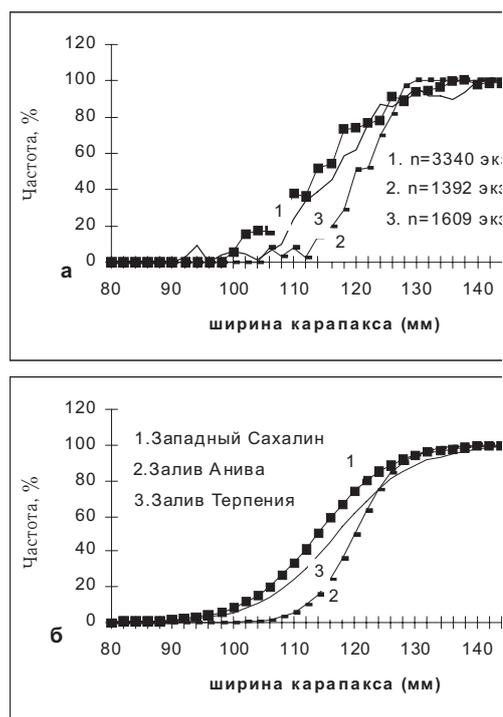


Fig. 35. Empirical (а, б) and theoretical (в-д) curves depicting the allometric pincer growth in height with reference to the shell length of king crab of the western Sakhalin and the Aniva Bay. L_i^* – the shell length at which a transfer to a new allometric stage occurs

Самки камчатского краба западного Сахалина отличаются наиболее крупными предельными размерами в границах ареала вида. По этому показателю к ним близки самки из Баренцева моря, куда камчатский краб был вселен в 1961–1969 гг., и самки из некоторых районов юго-восточной части Берингова моря. Кроме того, отмечены существенные межгодовые колебания величины L_{50} (Влау, 1989; Баканев и др., 1997). Аналогичные изменения можно проследить у западного побережья Сахалина, где минимальный размер икроносных самок за последние 10 лет сократился на 11 мм. По мнению Блау (Влау, 1989), камчатский краб демонстрирует образец необычайно беспорядочного созревания самок при больших колебаниях численности ювенильных особей, что отражается на величине L_{50} и $L_{мин}$. В районах с невысокой плотностью камчатс-



кого краба (Южно-Курильский пролив) из-за появления псевдояловых самок оценка $L_{мин}$ смещена в большую сторону (Кочнев, Галимзянов, 1986), и ее точное определение требует проведения гистологических исследований.

Рис. 36. Доля икроносных самок камчатского краба в разных размерных группах на шельфе о. Сахалин: **а** – эмпирические кривые, **б** – теоретические кривые; 1 – западный Сахалин, 2 – зал. Анива, 3 – зал. Терпения

Fig. 36. The share of the king crab spawner females in different size groups of the Sakhalin shelf: **a** – empirical curves, **b** – theoretical curves; 1 – western Sakhalin, 2 – the Aniva Bay, 3 – the Terpeniya Bay

Таблица 12

Уравнения логистических кривых зависимости доли икроносных самок (y, %) от ширины карапакса (x, мм)
Table 12

Equations of the logistical curves of the spawner female share (y, %) dependence on the shell width (x, mm)

Район	Уравнение
Западный Сахалин	$y = 100 / (1 + e^{19,405 - 0,1702x})$
Зал. Анива	$y = 100 / (1 + e^{33,229 - 0,27675x})$
Юго-восточный Сахалин	$y = 100 / (1 + e^{18,601 - 0,15876x})$

Размерно-массовые соотношения

Размерно-массовые соотношения широко используются в промышленной биологии при переходе от численности к биомассе, исследованиях весового роста. Как правило, эта зависимость аппроксимируется степенной функцией вида $W = aL^b$, где W – масса тела, L – размер тела (у крабов ширина или длина карапакса). Первые оценки коэффициентов a и b в уравнении размерно-массовой зависимости для камчатского краба у побережья о. Сахалин были рассчитаны в начале 90-х гг. (Клитин, 1992a). Впоследствии широкомасштабное измерение массы тела камчатского краба позволило уточнить их величины. На рис. 37 представлены графики регрессий массы тела камчатского краба от ширины и длины карапакса, параметры уравнений приведены в табл. 13. Различия между регрессиями для неполовозрелых самцов и самок (меньше 108 мм по ширине карапакса) оказались незначимыми и уравнение для неполовозрелых особей составлено по смешанной выборке.

Согласно рассчитанным параметрам уравнений, до достижения половой зрелости весовой рост камчатского краба почти изометричен (коэффициент регрессии b близок к 3,0), у половозрелых особей скорость весового роста несколько снижается. Особенно значительное уменьше-

ние уровня аллометрии отмечено у самок после наступления половой зрелости, что, как правило, связано с существенными затратами энергии на генеративный рост. В тех случаях, когда в качестве аргумента в размерно-массовых уравнениях использовали длину карапакса, коэффициенты регрессии были несколько выше, чем при использовании ширины. Причиной этого является более быстрый непропорциональный рост карапакса камчатского краба в ширину (Клитин, 1998б).

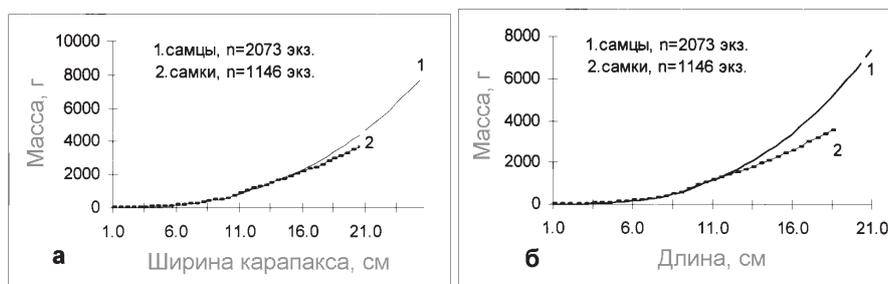


Рис. 37. Кривые зависимости общей массы камчатского краба от ширины (а) и длины (б) карапакса: 1 – самцы, 2 – самки

Fig. 37. Curves of the total mass dependence of king crab on the width (а) and the length (б) of a shell: 1 – males, 2 – females

Таблица 13

Параметры уравнений размерно-массовых зависимостей камчатского краба в Сахалино-Курильском регионе

Table 13

Parameters of the equations of the crab size-mass dependence in the Sakhalin-Kuril area

Уравнение	Пол	Коэффициент а	Коэффициент b	Коэффициент корреляции	N, экз.
$W=aV^b$	Неполовозрелые особи	0,8935	2,813	0,92	507
	Половозрелые самцы	1,4677	2,648	0,99	1818
	Половозрелые самки	5,5217	2,1497	0,99	894
$W=aL^b$	Неполовозрелые особи	0,812	2,973	0,93	507
	Половозрелые самцы	1,1877	2,8692	0,99	1818
	Половозрелые самки	5,7939	2,2016	0,99	894

Примечание. W – масса, г; V – ширина карапакса, см; L – длина карапакса, см.

Размерный состав

У западного побережья Сахалина ширина карапакса самцов камчатского краба достигает 26,8 см, а самок – 21,7 см, что на 3,6–4,0 см больше аналогичных размеров крабов в зал. Анива и у юго-восточного побережья Сахалина, южных и северных Курильских островов (табл. 14).

Подобные различия в размерах являются следствием более высокого темпа роста крабов в Татарском проливе и хорошо согласуются с благоприятными гидрологическими условиями в этом районе.

Наиболее полный материал по изменению размерной структуры камчатского краба в ходе преимущественно траловых съёмок 1986–2000 гг. собран у западного побережья Сахалина. В 1986 г. достаточно отчетливо заметно появление в этом районе урожайного поколения (особи с размерами 12–32 мм), в 1988–1989 гг. – его последующий рост (рис. 38). После достижения половозрелости в 1991 г. (размеры 110–

130 мм) и перехода от агрегированного к индивидуальному образу жизни за счет резкого возрастания уловистости доля этого поколения в уловах трала увеличилась до 60 %. Это привело к существенному “омоложению” популяции и значительному уменьшению средних размеров крабов. Дальнейший рост этого поколения визуально проследить невозможно, поскольку размерные диапазоны, соответствующие различным возрастным классам, сильно перекрываются.

Таблица 14

Предельные размеры и масса камчатского краба

Table 14

Maximum sizes and mass of king crab

Параметр	Западный Сахалин		Зал. Анива		Юго-восток Сахалина		Ох. Итуруп		Ю-К пролив		С. Курилы	
	см	ск	см	ск	см	ск	см	ск	см	ск	см	ск
В, мм	268	217	231	184	229	181	226	171	231	178	223	132
L, мм	223	188	192	171	193	168	189	158	198	162	185	122
M, кг	7,50	4,20	5,60	2,86	5,30	2,80	5,50	2,85	6,50	3,10	5,20	1,43

Примечания. В – ширина карапакса, L – длина карапакса, M – масса, см – самцы, ск – самки, ох. Итуруп – охотоморское побережье о. Итуруп, Ю-К пролив – Южно-Курильский пролив и океанская сторона о. Итуруп, С. Курилы – северные Курильские острова.

В 1992–1995 гг. ввиду отсутствия урожайного пополнения размерная структура камчатского краба у западного Сахалина трансформировалась в меньших пределах по сравнению с предыдущими годами. В 2000 г. отмечено появление сразу двух хорошо заметных поколений, ориентировочно имеющих возраст 2+ и 4+. Одновременно произошло существенное уменьшение доли крупных особей, которое на общем фоне снижения уловов всех размерных групп можно интерпретировать только как результат чрезмерного промыслового изъятия. В результате вместе с сокращением промысловой численности наблюдалось некоторое “омоложение” популяции.

Особенности годового биологического цикла

Известно, что выпуску личинок и оплодотворению самок предшествуют миграции крабов на мелководье (Виноградов, 1941). Линька крабов сопровождается абсорбцией воды тканями и их набуханием, в результате чего происходит рост животного (Уитон, Лосон, 1989). Ткани перелинявших крабов содержат повышенное количество воды, а содержание белков на единицу их массы понижено. Поэтому такие крабы не имеют коммерческой ценности и выбраковываются при промысле. Знание особенностей годового биологического цикла камчатского краба в разных частях его ареала позволяет заблаговременно прогнозировать передвижение его косяков и вводить обоснованные ограничения на промысел в период интенсивной линьки и последующего восстановления кондиционных свойств.

У западного побережья Сахалина наиболее интенсивно линька самцов происходит в зимний и весенний периоды. Первое сообщение о зимней линьке крабов у юго-западного побережья Сахалина принадлежит В.А.Скалкину и А.Е.Семенову (1957). Траловые съемки, проведенные в этом районе в декабре–марте, показали, что зимняя линька происходит преимущественно в январе – первой декаде февраля на глубинах 150–220 м, в основном в южной части Ильинского мелководья в районе зимней концентрации крабов (47°20'–47°30' с.ш.). С уменьшением глубины от 220 до 50 м здесь наблюдали равномерное снижение в

уловах доли перелинявших самцов (I межлиночной категории) с 81,4 до 18,8 % (рис. 39).

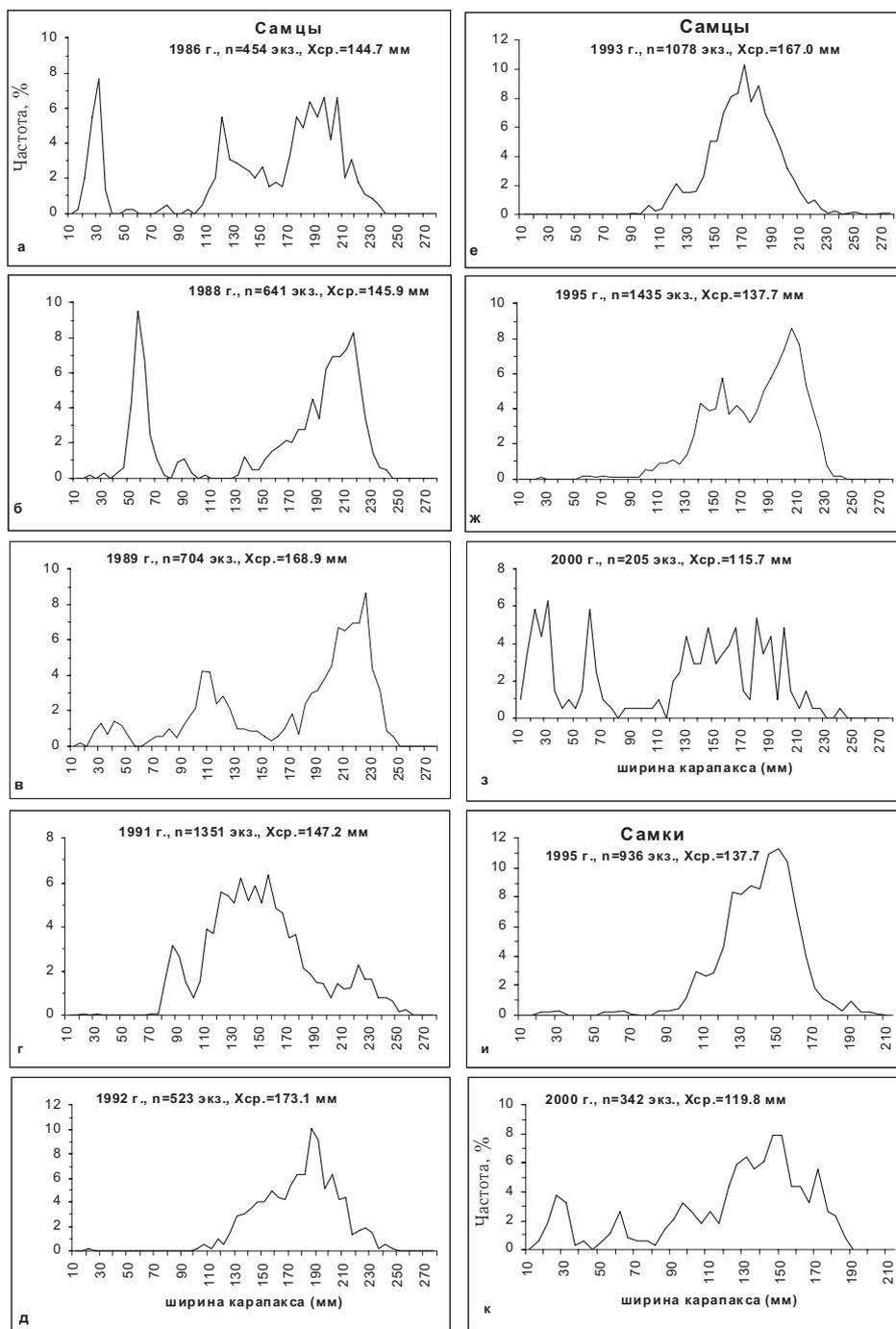


Рис. 38. Размерный состав камчатского краба у западного Сахалина в 1986–1992 гг.: **а–г, е–к** – из уловов трала; **д** – из уловов ловушек; **а–з** – самцы; **и, к** – самки

Fig. 38. Size composition of king crab of western Sakhalin in 1986–1992: **а–г, е–к** – in the trawl catches; **д** – in the trap catches; **а–з** – males; **и, к** – females

В более южном районе (46°30'–47°15' с.ш.) доля перелинявших крабов в траловых уловах не превышала 30 %. Аналогичную тенден-

цию наблюдали и при промысле крабов ловушками (рис. 40), хотя вследствие более низкой пищевой активности доля самцов первой межлиночной категории в уловах ловушек не столь велика, как в уловах трала. В отдельные годы зимой линяет до 33 % от численности промысловых самцов западносахалинской популяции. В дальнейшем эти самцы не участвуют в нерестовых миграциях в репродуктивную зону. В других районах Сахалина и Курильских островов в зимней линьке принимает участие не более 15 % самцов. Перелинявшие самцы камчатского краба попадались в первой декаде февраля при подледном лове колючего краба у юго-восточного побережья Сахалина на глубинах менее 7 м.

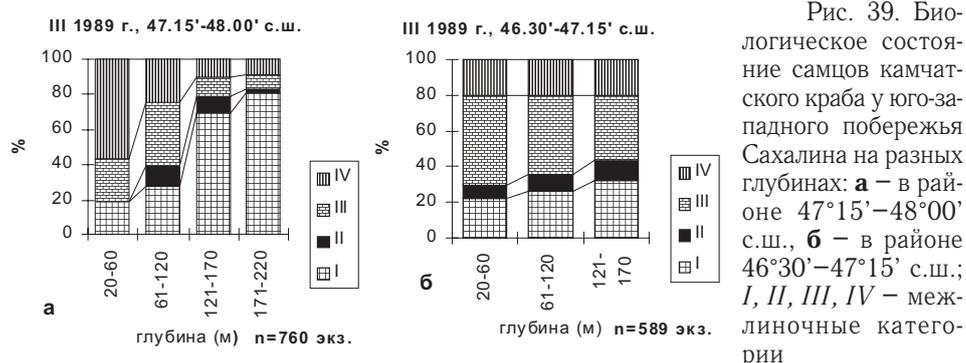


Fig. 39. Biological condition of the king crab males near the southwestern coast of Sakhalin at different depths: **a** – area of 47°15'–48°00' N, **б** – area of 46°30'–47°15' N; I, II, III, IV – intershedding categories

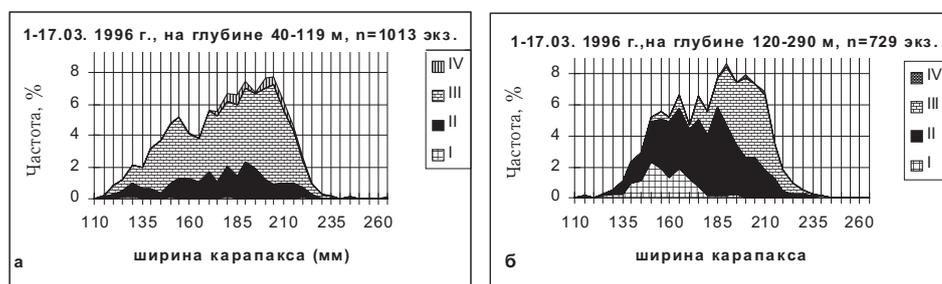


Рис. 40. Соотношение (%) межлиночных категорий в различных размерных группах самцов из уловов ловушек 1–17 марта 1996 г. в районе Ильинского мелководья (западный Сахалин): **a** – на глубине 40–119 м, **б** – на глубине 120–290 м; I, II, III, IV – межлиночные категории

Fig. 40. Correlation (%) of intershedding categories in different size groups of males in the trap catches on 1–17, March, 1996 in the area of the Ilyinskoe shallow (western Sakhalin): **a** – at the depth of 40–119 m, **б** – at the depth of 120–290 m; I, II, III, IV – intershedding categories

Выпуск личинок, линьку и откладку новой икры на плеоподы самками наблюдали у юго-западного побережья Сахалина в последних числах марта – первой половине апреля на глубине 10–50 м, что подтверждает их биологическое состояние в этот промежуток времени (рис. 41, а). Выпуск личинок самками происходит здесь на 15–30 дней раньше, чем в зал. Анива, с охотоморской стороны о. Итуруп и у юго-восточного Сахалина (рис. 41, б–г). Неперелинявшие самки с икрой на последней стадии эмбриогенеза продолжают встречаться в этих районах до конца мая. В Южно-Курильском проливе линька самок завершается в конце апреля (рис. 41, д). Более ранние сроки окончания эмбриогенеза и выпус-

ка личинок у западного Сахалина и в Южно-Курильском проливе согласуются с более высоким тепловым балансом вод в этих районах.

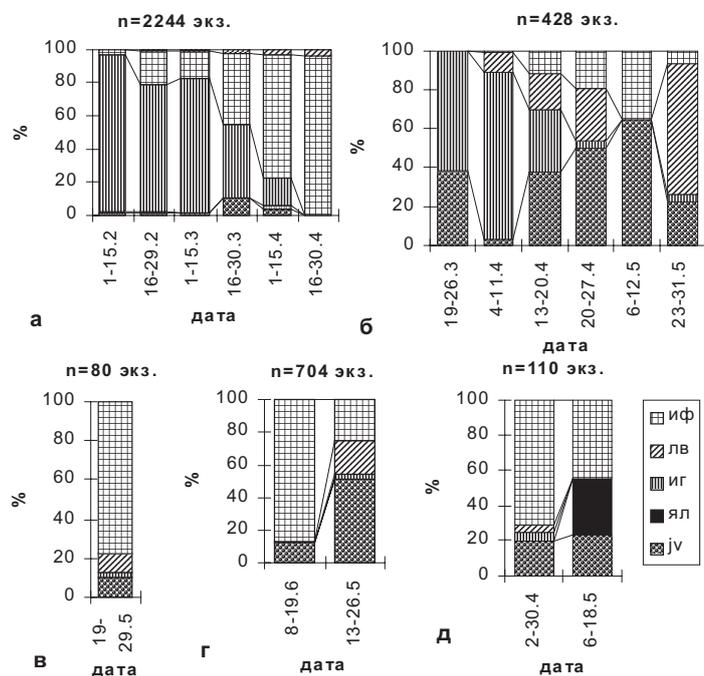


Рис. 41. Динамика биологического состояния самок камчатского краба: **а** – у западного побережья Сахалина в феврале–апреле 1996 г., **б** – в зал. Анива в марте–мае 1989 г., **в** – в зал. Доброе Начало (о. Итуруп) в мае 1995 г., **г** – у юго-восточного побережья Сахалина в июне 1985 г. и мае 1990 г., **д** – в Южно-Курильском проливе в апреле–мае 1995 г. Стадии зрелости самок: *иф* – икра фиолетовая, *лв* – личинки выпущены, *иг* – икра на стадии “глазка”, *ял* – яловые, *jv* – неполовозрелые

Fig. 41. Dynamics of the biological condition of the king crab females: **а** – near the western coast of Sakhalin in February–April, 1996, **б** – in the Aniva Bay in March–May, 1989, **в** – in the Dobroe Nachalo Bay (the Iturup Island) in May, 1995, **г** – near the southeastern coast of Sakhalin in June, 1985 and in May, 1990, **д** – in the Yuzhno-Kurilskiy Strait in April–May, 1995. Stages of the female maturity: *иф* – violet eggs, *лв* – released larvae, *иг* – eyed eggs, *ял* – nonbreeding, *jv* – immature

У мелких самок с шириной карапакса менее 14 см линька и выпуск личинок происходили в более ранние сроки, чем у крупных. В 1990 г. несколько самок с фиолетовой икрой на плеоподах отмечали в зал. Анива 20 февраля – за 1,5 мес до обычных сроков начала нереста. Вероятно, эти самки (ширина карапакса 12–13 см) впервые участвовали в спаривании. В феврале большая часть акватории залива покрыта льдом и выпуск личинок самками непременно привел бы к их гибели.

В апреле у западного побережья Сахалина происходит весенняя линька самцов. Продолжительность ее составляет около месяца, в ней участвует до 60 % самцов. Первые особи с мягким экзоскелетом (I межличиночная категория) появляются на мелководье у западного побережья Сахалина в первой декаде апреля, и, несмотря на низкую трофическую активность, их доля в уловах ловушек может достигать 19 % (рис. 42). В зал. Анива весенняя линька самцов начинается в третьей декаде апреля и продолжается до конца мая.

Количественная и качественная характеристика питания

Сведения о питании камчатского краба у западного побережья Сахалина содержатся в работах у М.С.Кун и Л.В.Микулич (1954), В.А.Куличковой (1955), А.К.Клитина и Н.В.Печеновой (1991), А.К.Клитина (1996в, 2001), в зал. Рока (о. Итуруп) и у юго-восточного Сахалина у М.С.Кун и Л.В.Микулич (1954). В настоящей работе рассмотрены количественные

и качественные характеристики питания камчатского краба у юго-западного побережья Сахалина и в зал. Анива.

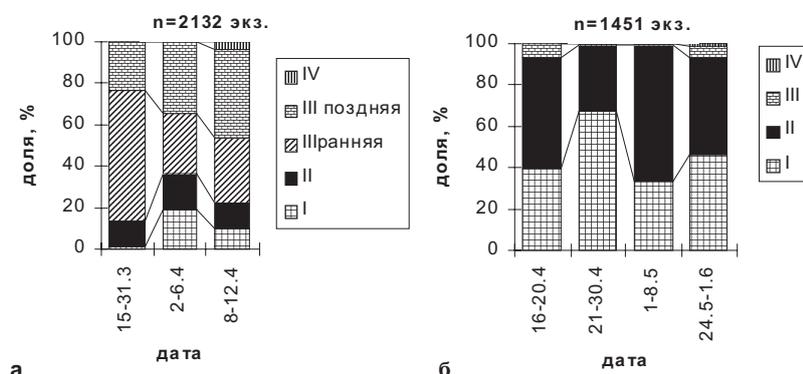


Рис. 42. Динамика биологического состояния самцов камчатского краба: **а** – у западного побережья Сахалина в марте–апреле 1994 г., **б** – в зал. Анива в апреле–июне 1996 г.; I, II, III, IV – межлиночные категории

Fig. 42. Dynamics of the biological condition of the king crab males: **а** – near the western coast of Sakhalin in March–April, 1994, **б** – in the Aniva Bay in April–June, 1996; I, II, III, IV – intershedding categories

Общая количественная характеристика питания камчатского краба приведена в табл. 15. Следует отметить слабое наполнение и большое количество пустых желудков у крабов в весенний период (март 1989 г.). В частности, если у самцов камчатского краба, зимующих в Татарском проливе на глубинах 150–250 м, отмечено слабое наполнение желудков, то у самцов, совершающих весенние нерестовые миграции к берегу и выловленных во второй половине марта на глубине 30–60 м, желудки оказались пустыми. Летом интенсивность питания крабов была в 3,9–5,4 раза выше, чем в марте. Средние значения общего индекса наполнения в Татарском проливе в июне–июле 1988, 1989, 1991 гг. различались не более чем в 1,4 раза, количество пустых желудков – не более чем в 1,3 раза. По интенсивности питания и преобладанию в пище крабов тех или иных компонентов на шельфе юго-западного Сахалина целесообразно выделить два подрайона, разграниченных широтой 47°30'. В южном подрайоне интенсивность питания крабов в 1991 г. была примерно в два раза выше, чем в районе Ильинского мелководья (северный подрайон шельфовой зоны юго-западного Сахалина). В зал. Анива средний индекс наполнения желудков был примерно таким же, как в северном подрайоне Татарского пролива.

В пищевых комках камчатского краба встречены организмы, относящиеся к 7 типам и 12 классам животных и 5 классам растений (табл. 16).

В марте 1989 г. у юго-западного побережья Сахалина наибольшая частота встречаемости была отмечена для моллюсков, рыб и иглокожих. Максимальная частота доминирования характерна для рыб, а масса этого пищевого компонента также была наибольшей.

В указанном сезоне, согласно терминологии А.А.Шорьгина (1952), рыбу и иглокожих можно отнести к числу главных компонентов, полихет и моллюсков – второстепенных, водоросли, десятиногих ракообразных и икру рыб – случайных. Из двустворчатых моллюсков в марте в пище крабов преобладали виды родов *Yoldia* и *Leionucula*, значительно реже встречались моллюски из рр. *Macoma*, *Pecten*, *Musculus*. Иглокожие представлены офиурами семейства *Orphiolepididae*, из полихет преобладали представители р. *Aphrodita*.

Количественные показатели питания камчатского краба у побережья южного Сахалина

Таблица 15

Quantitative feeding indices of king crab near the southern coast of Sakhalin

Район	Месяц, год	Кол-во, экз.	Пустые желудки, %	Масса крабов, кг	Масса пищи в желудке, г		Индекс наполнения, ‰	
					Макс.	Сред.	Макс.	Сред.
Зал. Анива*	Июнь, 1991	63	17,5	1,8–5,6	12,1	1,33	26,9	4,27
Зал. Анива**	Июнь, 1991	41	17,0	0,8–1,9	2,4	0,46	18,9	3,78
Юго-западный Сахалин*	Март 1989	104	78,8	2,5–6,5	8,94	0,56	19,3	1,17
	Июнь, 1988	90	8,9	2,4–6,1	7,00	1,93	16,6	4,56
	Июль, 1989	86	9,3	2,8–7,2	13,30	3,16	33,1	6,31
Юго-запад, всего*	Июль, 1991	161	11,8	1,8–7,3	12,9	1,90	52,3	5,43
Севернее 47°30' с.ш.	Июль, 1991	117	13,7	1,8–7,3	12,9	1,74	52,3	4,45
Южнее 47°30' с.ш.	Июль, 1991	44	6,8	1,9–6,6	9,8	2,35	51,1	8,01

* Промысловые самцы.

** Непромысловые самцы.

Качественный состав пищи камчатского краба в зал. Анива и у юго-западного Сахалина

Таблица 16

Quality composition of the king crab feeding in the Aniva Bay and near the southwestern Sakhalin

Пищевой компонент	Масса пищи, %				
	Зал. Анива Июнь 1991*	Юго-западный Сахалин Июнь 1991**	Март 1989*	Июль 1989*	Июль 1991*
Hydrozoa	0,1	0,5	–	–	0,01
Actinaria	2,4	–	–	–	1,7
Polychaeta	11,4	24,4	13,9	13,8	11,3
Mollusca	65,8	55,8	7,6	29,5	36,6
В том числе					
Gastropoda	3,5	5,6	0,8	2,6	6,8
Bivalvia	54,1	50,2	6,8	26,9	29,8
Cephalopoda	8,2	–	–	–	–
Crustacea	4,2	0,4	0,4	4,9	0,4
В том числе					
Isopoda	–	–	–	–	0,03
Amphipoda	–	–	–	–	0,04
Ostracoda	–	–	–	0,9	0,03
Decapoda	4,2	0,3	0,4	4,0	0,3
Euphausiacea	–	0,1	–	–	–
Echinoderm.	12,5	1,0	29,1	41,8	42,2
В том числе					
Echinoidea	12,5	0,6	–	37,5	20,7
Ophiuroidea	–	0,4	29,1	4,3	21,5
Pantopoda	–	0,1	–	–	–
Bryozoa	–	–	–	–	0,2
Pisces	2,9	13,4	47,1	5,7	7,1
Икра	0,1	–	1,5	–	0,01
Водоросли	0,1	4,3	0,4	1,4	0,4
Песок	0,1	0,1	–	2,9	0,05
Капрон	0,4	–	–	–	0,03

* Промысловые самцы.

** Непромысловые самцы.

Более разнообразный спектр питания крабов у юго-западного Сахалина наблюдали в летний период 1991 г. По массе в желудках крабов преобладали иглокожие, а среди них – офиура *Amphiodia fissa* и плоский морской еж *Echinarachnius parma*. По частоте встречаемости значительно преобладали моллюски, но они несколько уступали иглокожим по массе. Помимо упомянутых ранее родов двустворчатых моллюсков были встречены виды рр. *Nuculana*, *Megalyoldia*, *Grenella*, *Arvella*, *Chlamys*, *Serripes*, *Keenocardium*, *Ciliatocardium*, *Glycymeris*, *Cyclocardia*, *Lyocima*; из брюхоногих – рр. *Turritella*, *Margarites*, *Cryptonatica* и *Buccinum*.

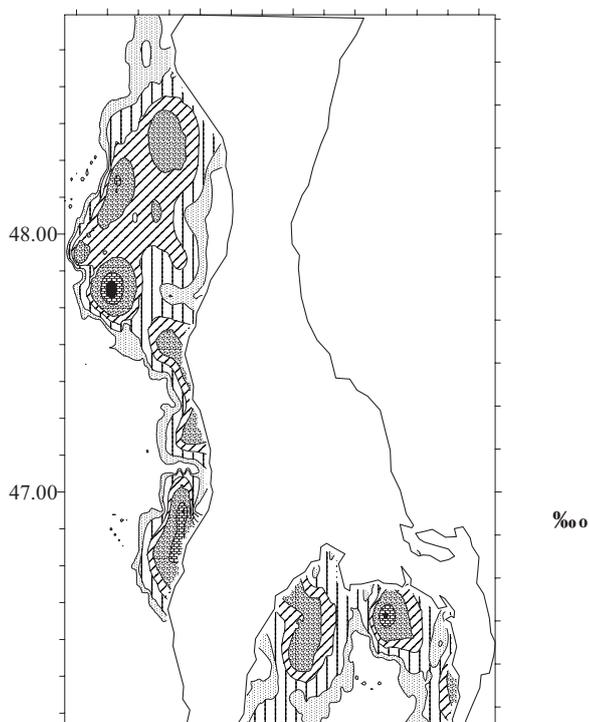
К второстепенным компонентам отнесены полихеты и рыбы, к случайным – ракообразные, водоросли, мшанки, гидроиды, актинии, икра рыб. Кроме бродячих полихет рода *Aphrodita* (7,5 % по частоте встречаемости) в пище крабов были отмечены сидячие полихеты рода *Pectinaria*. Отдельные кости рыб встречены в 23 % всех проб, но по массе на их долю приходилось только 7,1 % средней массы пищевого комка. В двух пробах была отмечена чешуя, принадлежащая сельди, у одной из рыб возраст составил 5+. Из водорослей определен *Sargassum miyabei*, также встречены ризоиды *Laminaria*, листовые пластинки *Phyllospadix* и *Ceramium*. В июле 1991 г. соотношение основных групп бентоса в пище крабов у юго-западного побережья Сахалина мало отличалось от данных за летние периоды предыдущих лет (табл. 16). Степень сходства пищи между данными за июнь 1991 г. и за март 1989 г. составила 48,2 %, за июнь 1988 г. – 60,5 %, июль 1989 г. – 73,1 %.

Более значительные различия в качественном составе пищи отмечены между северным и южным подрайонами. Степень пищевого сходства между ними равна 47,1 %. В южном подрайоне (южнее 47°30' с.ш.) в пище крабов преобладали иглокожие, значительной была доля рыб, на долю моллюсков приходилось 14,8 % средней массы пищевого комка. Среди иглокожих преобладали офиуры. В северном подрайоне юго-западного Сахалина (район Ильинского мелководья) на долю моллюсков приходилось около половины массы пищи, среди иглокожих в пищевых комках преобладали плоские морские ежи, роль офиур была значительно меньше, а рыбу можно отнести к случайным компонентам.

Своеобразный качественный состав пищи обнаружен в зал. Анива. В желудках крабов в этом районе доминировали моллюски, в бухте Лососей среди них преобладала *Macoma calcarea*, из брюхоногих – виды рода *Margarites*. На всей акватории залива в пищевых комках камчатского краба встречены виды рр. *Leionucula*, *Nuculana*, *Yoldia*, *Lyonsia*, *Ciliatocardium*, *Keenocardium*, *Serripes*, *Lyocima*, *Buccinum*. Роль иглокожих в питании крабов оказалась очень невелика (12,5 %), последние были представлены только плоскими морскими ежами. Помимо бродячих полихет в двух пробах встречены полихеты рода *Serpula*. Отмечены случаи питания промысловых крабов мелкими осьминогами, а непромысловых – многоколенчатыми (Pantopoda). В бухте Лососей в желудках крабов найдены остатки водорослей *Laminaria sp.*, *Porphyra sp.*, *Odontalia ochotensis*, *Sargassum miyabei* и покрытосеменного растения *Phyllospadix*. Наибольшее сходство качественного состава пищи отмечено для крабов зал. Анива и района Ильинского мелководья (СП = 71,4 %), наименьшее – для зал. Анива и южного подрайона шельфа юго-западного Сахалина (СП = 34,0 %).

Наши данные по количественному и качественному составу пищи камчатского краба в марте близки к данным, полученным для аналогичного периода В.А.Куличковой (1955), за исключением доли рыб в питании крабов, которая в нашей выборке была в 3 раза выше. Питание камчатского краба рыбой, как правило, пытаются объяснить некрофагией (Куличкова, 1955; Jewett, Feder, 1982; Jewett et al., 1989). Если это действительно так, то его величина должна испытывать значительные сезонные и межгодовые колебания в зависимости от условий среды, численности морских млекопитающих и антропогенного фактора. Сезонные колебания значения этого компонента в качественном составе пищи камчатского краба у юго-западного Сахалина очевидны (табл. 16). Летом интенсивность питания крабов была значительно выше, а качественный спектр отличался большим разнообразием.

Наши данные по количественной характеристике питания камчатского краба близки к результатам, полученным М.С.Кун, Л.В.Микулич (1954) для о. Итуруп, а также к результатам аквариальных наблюдений (Логвинович, 1945; Ефимкин, Микулич, 1987), а данные по качественному составу пищи крабов у юго-западного Сахалина расходятся с данными М.С.Кун и Л.В.Микулич (1954) для этого же района.



У юго-западного Сахалина средние значения общего индекса наполнения желудков варьировали по отдельным станциям от 0,02 до 18,0 ‰ (рис. 43).

Рис. 43. Интенсивность питания промысловых самцов камчатского краба у побережья Сахалина в июне-июле 1991 г.

Fig. 43. Feeding intensity of the commercial males of king crab near the coasts of Sakhalin in June-July, 1991

В июле наиболее высокие значения общего индекса (11,6–17,9 ‰) соответствовали невысокой плотности промысловых самцов (20–28 кг за траление). Зоны с наиболее высокой интенсивностью питания крабов в районе Ильинского мелководья находились на периферии их летнего распределения на глубинах 60 и 120–130 м, в этих случаях в пище самцов преобладали иглокожие, их доля составляла в среднем 81 % массы пищевого комка.

В целом пространственное распределение частных индексов наполнения желудков камчатского краба иглокожими отличается значительной контагиозностью (значения индекса агрегированности достигают 0,86). Максимальным уловам промысловых самцов (131–954 кг) соответствовала средняя величина общего индекса наполнения желудков (3,02–7,74 ‰). Южнее 47°30' с.ш. в районах образования промысловых скоплений в пище крабов была велика доля иглокожих (38,1 %), севернее – в ней устойчиво доминировали моллюски (80,9 %).

Используя данные, полученные в ходе траловых съемок, была построена схема полей питания камчатского краба в нагульный период (рис. 44). В качестве критерия интенсивности питания принимали произведение плотности улова (в килограммах) на общий индекс наполнения желудков (Боруцкий и др., 1974). У юго-западного Сахалина выделены две зоны наиболее интенсивного питания промысловых самцов: в районе

47°40'–48°27' с.ш. на глубинах 45–134 м и в районе 47°10'–47°35' с.ш. на глубинах 25–40 м, с максимумом в двух милях южнее мыса Слепиковского на глубине 38 м. Расчет абсолютных величин по объемам выедаемого бентоса в данном случае невозможен, что связано с отсутствием данных по суточной динамике питания и невозможностью в связи с этим определения суточных рационов камчатского краба, однако можно сравнить площади полей питания и интенсивность питания в разных районах (табл. 17).

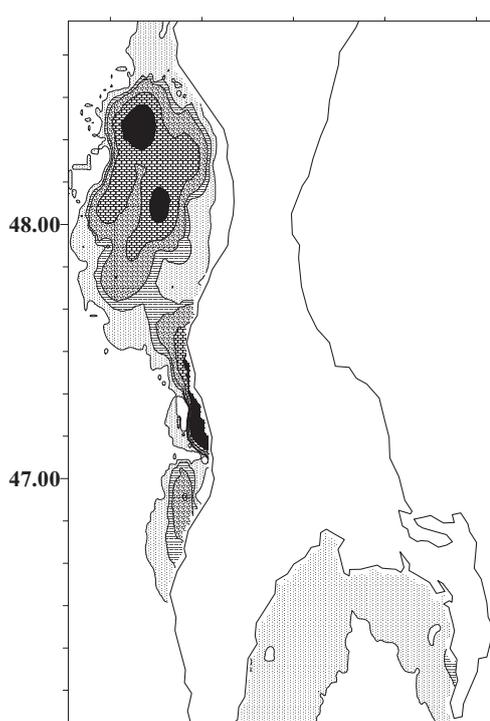


Рис. 44. Поля питания камчатского краба у побережья Сахалина по данным траловой съёмки 1991 г.

Fig. 44. Feeding fields of king crab near the coasts of Sakhalin according to the data of the trawl survey in 1991

Таблица 17
Сравнительная характеристика полей питания промысловых самцов камчатского краба у побережья южного Сахалина

Table 17
Comparative characteristics of the feeding fields of the commercial males of king crab near the southern coast of Sakhalin

Район	Площадь, миль ²	Средний улов, кг	Численность промысл. самцов, тыс. экз.	Сред. произв. улова на индекс наполнения
Юго-запад, всего	1689	79,19	3849	324,5
Севернее 47°30' с.ш.	1601	77,72	2944	322,7
Южнее 47°30' с.ш.	241	85,96	905	335,7
Зал. Анива	916	8,69	282	33,7

Расчеты показывают, что интенсивность питания камчатского краба на всей акватории Татарского пролива почти одинакова. Площадь полей питания в северном подрайоне Татарского пролива в 6,6 раза больше, чем в южном. В зал. Анива интенсивность питания самцов камчатского краба на порядок ниже, чем у юго-западного Сахалина.

Значительные по протяженности сезонные миграции камчатского краба у юго-западного побережья Сахалина (Клитин, 1992а) и, как след-

ствие этого, неизбежная смена полей питания вынуждают его обращаться к разным видам пищи (рыба и иглокожие – в марте, моллюски и иглокожие – летом). В весенний период трофическая активность промысловых самцов камчатского краба минимальная. Как показано ранее (Клитин, Печенева, 1991), образование промысловых скоплений самцов в марте связано главным образом с биологическими и экологическими особенностями вида, а не с трофическим фактором. Это подтверждается наличием в марте отрицательной корреляционной связи ($r = -0,40$) между наполнением желудков и плотностью улова. В частности, для крабов из нерестовых скоплений отмечено полное отсутствие пищи в желудках, у перелинявших зимой особей, образующих скопления на глубинах 180–220 м, – очень слабое наполнение (общий индекс наполнения – 0,21 ‰).

В летний период в северном подрайоне юго-западного Сахалина в пище крабов преобладают моллюски, в южном – иглокожие. Частный индекс наполнения желудков крабов моллюсками не испытывает значительных колебаний по отдельным станциям, образуя зону с равновеликими значениями на значительной площади Ильинского мелководья. Существование у камчатского краба избирательной способности по отношению к *Bivalvia* обуславливает образование севернее 47°30' с.ш. скоплений промысловых самцов в местах с повышенной плотностью двустворчатых моллюсков. Южнее 47°30' и на периферии Ильинского мелководья, где плотность моллюсков значительно ниже, камчатский краб переходит к преимущественному питанию наиболее массовыми формами бентоса (иглокожими). Интенсивное питание камчатского краба моллюсками отмечали у западного побережья Камчатки (Куличкова, 1955), в юго-восточной части Берингова моря (Тарвердиева, 1976), у о. Кадьяк (Jewett, Feder, 1982), в зал. Нортон на Аляске (Jewett et al., 1989). При снижении плотности распределения двустворчатого моллюска *Serripes groenlandicus* в зал. Нортон в 1985 г. ниже пороговой величины крабы перешли на питание офиурами. Таким образом, питание камчатского краба наиболее массовыми формами бентоса (Куличкова, 1955) не исключает существования у него избирательной способности к ряду пищевых компонентов (Логвинович, 1945; Клитин, Печенева, 1991; Клитин, 1996в, 2001), но для ее реализации необходимо наличие определенной плотности избранного объекта бентоса.

Избирательная способность крабов по отношению к моллюскам наиболее сильно проявлялась в центральной и северо-восточной частях зал. Делангля (глубины 30–100 м). Сравнительно небольшая роль района, расположенного к югу от 47°30' с.ш., для нагула камчатского краба связана с относительно небольшой площадью, пригодной для его обитания, низкими удельными биомассами бентоса и, как следствие этого, невысокой численностью и слабой накормленностью самцов в промысловых скоплениях. В районах, где в питании камчатского краба преобладали иглокожие, плотность распределения его промысловых самцов составляла 140–780 экз./км² (за исключением района мыса Слепиковского), при доминировании в качественном составе пищи моллюсков – 1280–5500 экз./км².

В зал. Анива моллюски составляли две трети от суточного рациона крабов, что объясняется преобладанием этого пищевого компонента в составе макробентоса (40,8 % по биомассе) и избирательной способностью крабов по отношению к нему. В этом районе выделено три зоны активного питания промысловых самцов. Отсутствие положительной корреляционной связи между наполнением желудков крабов и плотностью распределения крабов, слабая накормленность самцов в зоне максималь-

ных уловов и низкая интенсивность выедания бентоса свидетельствуют о незавершенности миграционных и личинных процессов во второй декаде июня 1991 г., что подтверждается преобладанием в этом районе самцов первой межличинной категории. Наличие в зал. Анива холодного промежуточного слоя на глубинах свыше 50–60 м ограничивает кормовые миграции крабов верхней зоной сублиторали и делает недоступными для них скопления йолдии и нукуланы в юго-восточной части района.

В работе Джевета с соавторами (Jewett et al., 1989) камчатский краб, на основании способа и спектра питания, был назван предельно оппортунистичным хищником-некрофагом. Однако, поскольку главными пищевыми объектами этого вида являются малоподвижные животные бентали, на наш взгляд, более правильно пищевую ориентацию камчатского краба передает термин факультативный бенто-некрофаг.

Промысел, численность, современное состояние запаса

Западный Сахалин

Промысел камчатского краба у берегов южного Сахалина был начат японскими судами в 1909 г., значительное увеличение его интенсивности произошло в 1914 г. В силу относительно высокой численности и возможности круглогодичного ведения промысла наиболее интенсивно эксплуатировались ресурсы камчатского краба у юго-западного Сахалина. В течение 1914–1944 гг. здесь было выловлено 109660 т камчатского краба, а в среднем за год – 3537 т (рис. 45). Исторический максимум вылова (12350 т) был достигнут здесь в 1917 г., когда из сахалинского краба было выработано 117515 условных ящиков консервов, которые экспортировались в Англию и США (Виноградов, 1941).

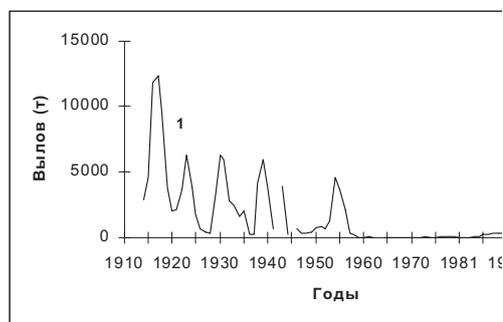


Рис. 45. Вылов камчатского краба у западного побережья Сахалина в 1913–2000 гг.: 1 – официальный вылов, 2 – предполагаемый вылов

Fig. 45. Catches of king crab near the western coast of Sakhalin in 1913–2000: 1 – official catch, 2 – assume catch

С 1920 г. промысел крабов в водах Сахалина стали вести плавучие заводы. За все время японского промысла у юго-западного Сахалина можно выделить четыре краткосрочных периода, когда годовой вылов камчатского краба превышал 5000 т, повторявшихся с интервалами 6–7 лет. Повидимому, оживление промысла происходило в годы достижения промысловых размеров новыми урожайными поколениями. Тем не менее общая тенденция снижения уловов была замечена, и в 1936–1937 гг. промысел камчатского краба в Татарском проливе был запрещен. Однако снижение добычи в течение двух лет не привело к ощутимым результатам, поскольку ресурсы камчатского краба к тому времени оказались подорваны в результате их чрезмерной эксплуатации японским флотом.

В послевоенные годы промыслом камчатского краба на шельфе Сахалина занимались управление Кработорест (г. Владивосток) и предприятия рыбной промышленности Сахалинской области. Кратковременные исследования В.А.Куличковой (1954) позволили ей сделать мало-

обоснованный вывод о восстановлении сырьевой базы у западного побережья Сахалина и возможной ежегодной добыче здесь 3300 т камчатского краба. В течение последующих четырех лет (1953–1956 гг.) в результате интенсивного промысла ресурсы камчатского краба в этом районе были окончательно подорваны, вылов крабов значительно сократился. Длительное время (1958–1985 гг.) вылов камчатского краба в этом районе из-за низкой численности популяции не превышал 200 т.

В начале 90-х гг. отмечен постепенный рост численности западносахалинской популяции камчатского краба. В результате траловой съемки 1991 г. установлено достижение промысловых размеров новым урожайным поколением, и вылов камчатского краба был увеличен до 624 т, а в 1995 г. – до 840 т. Начиная с 1992 г. в связи с упрощением правил перевозки у западного Сахалина “процветают” браконьерский промысел камчатского краба и вывоз неучтенной продукции (включая самок) в Японию. Учитывая постоянную работу в южной части зал. Делангля на промысле камчатского краба 20–30 судов и периодичность их заходов в порт Вакканай на о. Хоккайдо для сдачи живого краба, можно предположить, что в 1992–1997 гг. объем неучтенного вывоза этого вида за рубеж достигал только в этом районе 3,5 тыс. т в год.

В результате браконьерства промысловая численность западносахалинской популяции сократилась в течение 1995–2000 гг. с 2703 до 573 тыс. экз (рис. 46). В этом районе неуклонно снижаются уловы на усилие (соответственно с 2,24 до 0,28 экз. на стандартную ловушку) (рис. 47). В первых числах февраля 1997 г. произошло “обвальное” сокращение уловов камчатского краба – в 2,6 раза (с 14,23 до 5,42 экз. на американскую ловушку). В 1997 г. доля крупных самцов (185–215 мм) в уловах ловушек уменьшилась до 35,4 % (в 1996 г. – 45,5 %). Без сомнения, на общем фоне снижения уловов на усилие это явилось результатом промыслового изъятия из популяции наиболее крупных особей камчатского краба.

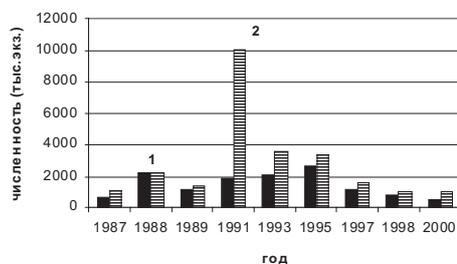


Рис. 46. Численность камчатского краба у западного побережья Сахалина по данным траловых съёмок в 1987–2000 гг.: 1 – промысловая, 2 – общая обловленная

Fig. 46. King crab abundance near the western coast of Sakhalin according to the data of the trawl surveys in 1987–2000: 1 – commercial, 2 – total

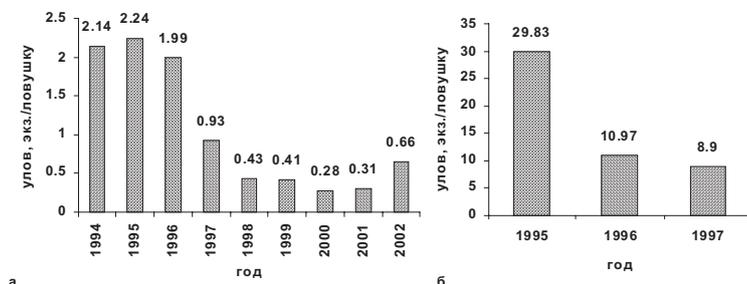


Рис. 47. Уловы на усилие промысловых самцов камчатского краба у западного побережья Сахалина в 1994–2000 гг.: а – стандартными ловушками, б – американскими ловушками

Fig. 47. Catches per effort of the commercial males of king crab near the western coast of Sakhalin in 1994–2000: а – by the standard traps, б – by American traps

Проведенные исследования показывают отсутствие у западного побережья Сахалина устойчивого пополнения камчатского краба. В отличие от западнокамчатской популяции урожайные поколения этого объекта промысла появляются на шельфе западного Сахалина не чаще чем 1 раз в 10–12 лет. Северный центр воспроизводства камчатского краба, несмотря на свое временное усиление, не смог поддерживать численность западносахалинской популяции на существующем уровне. Отсутствие молодежи в традиционном районе воспроизводства камчатского краба – зал. Делангля – и браконьерский промысел крабов привели к почти трехкратному снижению его промысловой численности по сравнению с июлем 1995 г. уже в 1997 г.

Восточный Сахалин

Суммарный вылов камчатского краба японскими судами в зал. Анива (14700 т) и у юго-восточного Сахалина (15870 т) был не столь значительным (рис. 48), как у западного Сахалина. Промысел камчатского краба в этих районах

ведется с 1914 г., достигнув максимальных значений (3100 т – у юго-восточного Сахалина и 1370 т – в зал. Анива) в конце 30-х гг. Начиная с 1940 г. вылов камчатского краба в каждом из этих районов фактически не превышал 200 т.

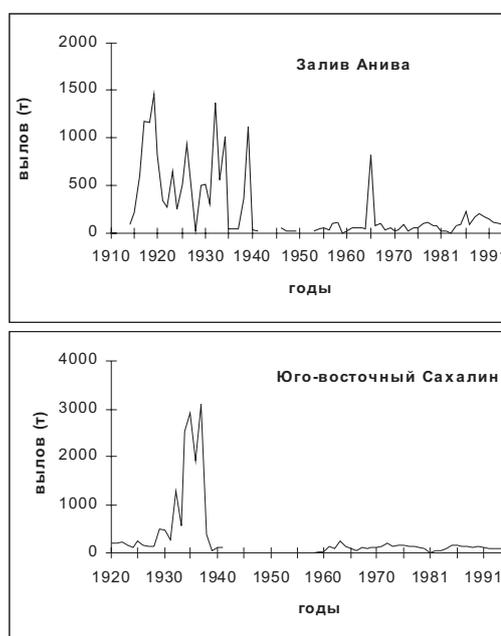


Рис. 48. Вылов камчатского краба в зал. Анива и у юго-восточного Сахалина в 1913–2000 гг.

Fig. 48. Catches of king crab in the Aniva Bay and near the southeastern coast of Sakhalin in 1913–2000

Обе популяции обитают в условиях взаимодействия с холодным промежуточным слоем (охотоморской водной массой), что накладывает определенный отпечаток на их пространственно-функциональную структуру и снижает темп роста и плодовитость особей. Репродуктивный потенциал камчатского краба у юго-восточного Сахалина составил 41,13 млн эмбрионов на 1000 особей популяции, в зал. Анива – 34,32 млн эмбрионов, что в 1,4–1,7 раза ниже, чем у западного побережья Сахалина. Это обусловило малочисленность указанных популяций. Помимо этого, зал. Анива – часть ареала более крупной популяции камчатского краба, в который входят также прол. Лаперуза и западное побережье о. Хоккайдо. При этом репродуктивное ядро популяции и район обитания молодежи расположены в зал. Анива. Это позволяет облавливать анивскую популяцию камчатского краба как российским, так и японским рыбакам. Начиная с 1996 г. уловы камчатского краба неуклонно сокращаются (рис. 49). В 1998 г. промысловые уловы камчатского краба в зал. Анива уменьшились в 4,8 раза по сравнению с 1997 г.

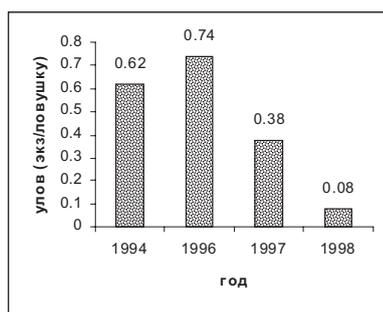


Рис. 49. Средние уловы промысловых самцов камчатского краба стандартными ловушками в зал. Анива в 1994–1998 гг.

Fig. 49. Average catches of the commercial males of king crabs by the standard traps in the Aniva Bay in 1994–1998

Оценка численности камчатского краба у юго-восточного Сахалина, выполненная по результатам траловой съёмки на НПС “Дмитрий Песков” в 1998 г., показала незначительное увеличение промысловой численности популяции – до 613 тыс. экз. (в 1990 г. – 524 тыс. экз.). На наличие здесь промысловых скоплений камчатского краба указывал и его интенсивный браконьерский промысел в 1999 г. Поэтому в настоящее время можно говорить о значительном снижении численности камчатского краба в зал. Анива и ее стабилизации у юго-восточного побережья Сахалина. В перспективе необходимо промысел в этих районах вести только в режиме контрольного лова.

В сентябре–октябре 1998 г. в обоих рассматриваемых районах на глубинах 22 и 50 м были обнаружены большие, но локальные скопления молоди (400 экз. за 30 мин траления в зал. Анива, 477 экз. – у юго-восточного Сахалина) с размерами 28–71 мм. В настоящее время необходим тщательный мониторинг этих скоплений, поскольку они могут стать в будущем основой урожайных поколений.

Южные Курильские острова

Японские рыболовные суда впервые приступили к добыче камчатского краба сетями в Южно-Курильском проливе (префектура Немуро) в 1905 г. после строительства ряда крабоконсервных заводов (Сато, 1958), у северных Курильских островов – в 1909 г. (Галкин, 1956).

У побережья южных Курильских островов известны два периода наиболее интенсивного промысла камчатского краба – в 1916–1939 и 1964–1971 гг. Его вылов достигал в этом районе 10,8 тыс. т в 1935 г. и 5,7 тыс. т в 1964 г. (рис. 50). Однако столь интенсивная промысловая эксплуатация камчатского краба привела в конечном итоге к подрыву его численности. Несмотря на полный запрет промысла в течение последующих 13 лет (1975–1987 гг.), не только восстановления, но и видимого увеличения численности камчатского краба в этом районе не произошло. В последние четыре года, согласно данным официальной статистики, его вылов здесь не превышает 50 т. Однако браконьерский вылов, по сведениям японских промышленников, в несколько раз превосходит официальную цифру и, вероятно, в начале 90-х гг. достигал 1000 т, а в конце 90-х гг. – около 300 т. Во многом этому способствовали “пораженческие настроения” в первой половине 90-х гг., когда кажущаяся неотвратимость передачи островов Японии толкала рыбопромышленников к уничтожению биоресурсов и способствовала полному отсутствию какого-либо контроля в этом районе за их промыслом. Средний улов промысловых самцов камчатского краба в Южно-Курильском проливе за последние 8 лет не превышал 0,45 экз. на стандартную ловушку (рис. 51).

Начиная, вероятно, с 70-х гг., в связи со снижением численности южнокурильской популяции, ее ареал значительно сократился и охваты-

вал только Южно-Курильский пролив и океанскую сторону о. Итуруп. Прекратились миграции камчатского краба на тихоокеанскую сторону Малой Курильской гряды и к о. Хоккайдо.

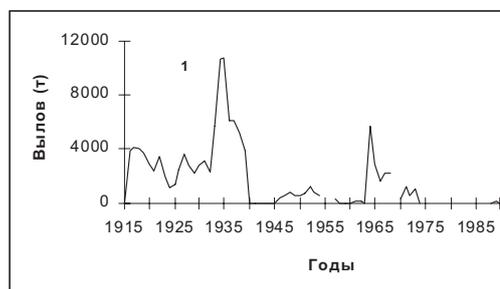


Рис. 50. Вылов камчатского краба в районе южных Курильских островов в 1915–2000 гг.: 1 – официальный вылов, 2 – предполагаемый вылов

Fig. 50. Catches of king crab near the South Kuril Islands in 1915–2000: 1 – official catch, 2 – assume catch

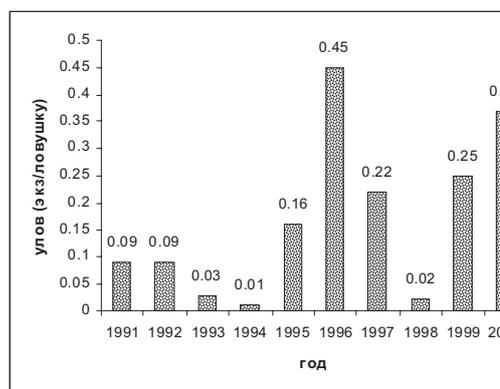


Рис. 51. Динамика уловов на усилие камчатского краба в Южно-Курильском проливе в 1991–1998 гг. (по: Крутченко, Иванов, 1997 с дополнениями)

Fig. 51. Dynamics of the king crab catches per effort in the Yuzhno-Kurilskiy Strait in 1991–1998 (by: Крутченко, Иванов, 1997 with supplements)

В результате дальнейшего сокращения численности камчатского краба в начале 90-х гг. Южно-Курильский пролив утратил свое прежнее значение основного района размножения этого объекта в пределах южных Курильских островов, после чего произошла дальнейшая трансформация функциональной структуры южнокурильской популяции.

Уменьшение численности южнокурильской популяции привело к нарушению нерестовых миграций половозрелых самцов в район Южно-Курильского мелководья, многократному сокращению плотности преднерестовых скоплений и яловости самок камчатского краба. Доля последних в уловах ловушек в настоящее время в отдельных скоплениях достигает 58 % от числа половозрелых, а в среднем по району составляет 38 % (рис. 52). Основная причина яловости (или псевдояловости, по терминологии С.А.Низяева, В.Я.Федосеева (1994)) – низкая плотность распределения особей в нерестовых скоплениях, не позволяющая самкам найти партнера по спариванию).

Все это в конечном итоге привело к закономерному снижению популяционной плодовитости камчатского краба и численности его личинок. В настоящее время плотность распределения личинок (по сравнению с данными за 1932 г. Марукавы (1933)) сократилась более чем в 70 раз, площадь их распределения – в 2 раза, плотность распределения молоди камчатского краба (по сравнению с 1959 г.) – в 10 раз.

Это свидетельствует о появлении признаков деградации популяции и необходимости длительного времени на восстановление ее численности. В связи с этим в 1996 г. был введен запрет на промысел камчатского краба в Южно-Курильском проливе.

Помимо чрезмерного промысла в качестве одной из причин снижения численности популяции следует назвать длительный промысел тра-

ловыми орудиями лова кукумарии и камбал в Южно-Курильском проливе, скопления которых практически совпадали со скоплениями молоди камчатского краба.

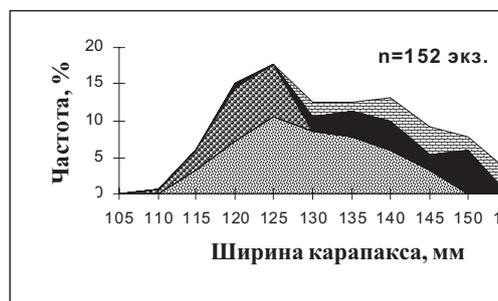


Рис. 52. Биологическое состояние самок камчатского краба в Южно-Курильском проливе 3.04–26.06.1997 г.: иг – икра в стадии “глазка”, иф – икра фиолетовая, би – неполовозрелые самки, ял – яловые самки

Fig. 52. Biological condition of the king crab females in the Yuzhno-Kurilskiy Strait during 3.04–26.06.1997: иг – eyed eggs, иф – violet eggs, би – immature females, ял – nonbreeding females

В качестве мер, направленных на увеличение численности камчатского краба практически во всех районах Сахалина и южных Курильских островов, следует указать:

Рациональную эксплуатацию ресурсов камчатского краба. Лишение лицензий предприятий и рыболовных билетов капитанов, допустивших незаконную сдачу крабов в иностранных портах. Заключение соответствующего договора с японской стороной о предоставлении официальной информации о реализации морепродуктов российскими судами в портах Японии.

Утверждение зон, запретных для тралового промысла, в местах обитания молоди камчатского краба.

Переселение и интродукцию камчатского краба. Как правило, для этих целей используют немигрирующую молодь камчатского краба. Вполне возможно, что это позволит улучшить ситуацию в районах с низкой плотностью и высокой яловостью самок камчатского краба (Южно-Курильский пролив).

Подращивание молоди на коллекторах. Коллекторы для сбора личинок и подращивания молоди камчатского краба выставляются на шельфе в наиболее вероятном районе их оседания. С установки площадью 1 га можно получить до 420 тыс. экз. молоди краба (Федосеев, Габаев, 1989; Федосеев, 1990; Масленников, 1998; Федосеев, Григорьева, 1999, 2001).

Заключение

Ареал западносахалинской популяции камчатского краба подразделяется на репродуктивную, нагульную зону, зону обитания молоди и зимовки. В период нагула самцы краба рассредоточиваются по всей площади района распространения, а во время нереста и зимней линьки концентрируются, образуя отдельные локальные скопления высокой плотности. Для самок, наоборот, наиболее высокая плотность улова характерна в период нагула.

Годовому циклу камчатского краба свойственны три типа сезонных миграций: весенние, в широтном направлении, – из районов зимовки в районы нереста (протяженность 18–25 миль), весенне-летние, в меридиональном направлении, – в район нагула (протяженность 40–60 миль) и осенне-зимние – к местам зимовки. В целом схема миграций камчатского краба у западного побережья Сахалина близка к классической схеме,

разработанной для западного побережья Камчатки (Виноградов, 1969; Родин, 1985).

Основной центр воспроизводства камчатского краба у западного побережья Сахалина расположен в северной части Ильинского мелководья ($47^{\circ}30' - 48^{\circ}40'$ с.ш.) на глубинах 30–50 м. С удалением от него в южном направлении возрастают размерно-массовые показатели самцов, что свидетельствует об их онтогенетической миграции в южном направлении. Менее многочисленный район концентрации молоди находится в южной части ареала популяции ($46^{\circ}00' - 46^{\circ}20'$ с.ш.).

Увеличение численности камчатского краба в 1993–1998 гг. привело к временной перестройке функциональной и пространственной структуры западносахалинской популяции камчатского краба, заключавшейся в распространении камчатского краба в северо-восточной части Татарского пролива, смещении в связи с этим на 40–60 миль на север зоны его размножения, ослаблении центрального (Ильинское мелководье) и усилении северного (Александровский залив) центров воспроизводства. В результате браконьерского промысла и отсутствия молоди в традиционном районе воспроизводства камчатского краба – зал. Делангля – промысловая численность западносахалинской популяции сократилась в течение 1995–2000 гг. с 2703 до 573 тыс. экз., уловы на усилие за этот период уменьшились с 2,41 до 0,28 экз. на стандартную ловушку, площадь распределения сократилась в 3,6 раза. Пространственная и функциональная структура популяции в 2000 г. фактически вернулась к уровню 1988 г.

Фактическая продолжительность жизни пелагических личинок камчатского краба у западного Сахалина в 1991, 1994 и 1999 гг. составила 73–79 сут. Взаимно противоположное действие Цусимского и прибрежного Западно-Сахалинского течения приводит к аккумуляции личинок в двух основных районах: на Ильинском мелководье и в южной части шельфа, что согласуется с расположением двух центров концентрации молоди. При этом величина переноса личинок в северном направлении в несколько раз превосходит их перенос на юг.

Данные траловых съемок 1985–1991 гг. свидетельствуют о значительных сезонных колебаниях численности камчатского краба в зал. Анива, являющихся, по-видимому, следствием зимовки большей части популяции за его пределами в зоне тепляющего воздействия течения Соя и последующих нерестовых миграций на мелководье к западному побережью залива. Поле течений в заливе в достаточной степени вариабельно, снос личинок может происходить как по антициклонической, так и по циклонической схеме, поэтому молодь рассеяна в прибрежье у обоих берегов залива. По этим причинам функциональная структура данной популяции нестабильна и подвержена значительным колебаниям. Анивская популяция камчатского краба малочисленна. Основными причинами этого являются: наличие в центральной части залива вод с отрицательными температурами, японский промысел крабов анивской популяции за пределами залива, а также, возможно, частичный вынос пелагических личинок за пределы зал. Анива.

Как и на большей части акватории, примыкающей к западному побережью Охотского моря, у юго-восточного Сахалина камчатский краб не совершает отчетливых сезонных миграций. Большая часть популяции не способна преодолеть холодный подповерхностный слой, и местом их обитания в течение всего года остается верхняя зона сублиторали с глубинами 6–55 м. Основной район обитания молоди у юго-восточного Сахалина расположен у южной оконечности п-ова Терпения, менее многочисленные – на траверзе г. Макаров ($48^{\circ}38'$ с.ш.) и на траверзе мыса

Острого (47°15' с.ш.). Предполагается, что вынос личинок к южной оконечности п-ова Терпения связан с наблюдающимся в этом районе циклоническим круговоротом вод, а оседание личинок в южной части района происходит в результате их дрейфа под действием Восточно-Сахалинского течения.

Основная репродуктивная зона камчатского краба в районе южных Курильских островов расположена в Южно-Курильском проливе. Уменьшение численности южнокурильской популяции привело к нарушению нерестовых миграций половозрелых самцов в район Южно-Курильского мелководья, многократному сокращению плотности преднерестовых скоплений и яловости самок камчатского краба, равной 38 % от числа половозрелых.

Непрерывное распределение камчатского краба от западнокамчатского шельфа до северных Курильских островов, многократное преобладание в последнем районе крупных самцов над самками, полное отсутствие молоди показывают, что охотоморский шельф северных Курильских островов, являясь естественным продолжением западнокамчатского, служит зоной расселения самцов старших размерно-возрастных групп западнокамчатской популяции.

У побережья Сахалина ИАП самок камчатского краба варьировала от 32,8 до 564,2 тыс. икринок, а у побережья Курильских островов – от 56,9 до 396,5 тыс. икринок. Наиболее высокие значения большинства репродуктивных показателей (ИАП, ИОП, масса наружной икры, репродуктивный потенциал, ПП) отмечены у самок камчатского краба, обитающих у западного Сахалина, наиболее низкие – с охотоморской стороны о. Итуруп. Абсолютная плодовитость западносахалинской популяции камчатского краба заметно выше, чем в других частях видового ареала.

Наибольшая интенсивность питания промысловых самцов камчатского краба отмечена в июне–июле (общий индекс наполнения желудков у юго-западного Сахалина – 4,6–6,3 ‰, количество пустых желудков – 8,9–11,8 %; в зал. Анива – соответственно 4,3 ‰ и 17,5 %), наименьшая – в марте (для юго-западного Сахалина – соответственно 1,2 ‰ и 78,8 %). В марте у юго-западного побережья Сахалина к главным пищевым компонентам отнесены рыба и иглокожие (соответственно 47,1 и 29,1 % от массы пищевого комка), в июле – моллюски и иглокожие (в 1991 г. – 36,7 и 42,1 %). Для качественного состава пищи крабов в зал. Анива характерно значительное преобладание моллюсков (65,8 %), отсутствие офиур, отмечено питание крабов осьминогами и многоколенчатыми.

С учетом данных многомерного морфометрического анализа границу между популяциями камчатского краба зал. Анива и юго-восточного Сахалина следует проводить не по мысу Анива, а значительно севернее, вероятно, в районе мыса Свободного (46°40' с.ш.), что необходимо учитывать при прогнозировании возможного вылова этого объекта. Наиболее существенные различия отмечены между всеми выборками западного и восточного Сахалина ($D^2_{ij} = 0,683-3,019$, $F = 3,65-24,77$, $F_{табл} = 2,42-3,62$, $p = 0,01$), что, по-видимому, является следствием контрастных условий обитания этих популяций. Максимально морфологически обособлена от большинства популяций группировка камчатского краба северных Курильских островов.

Функциональная половая зрелость наступает у самцов камчатского краба западного Сахалина при длине карапакса 97 мм, зал. Анива – 99 мм, самок у западного Сахалина – 106 мм. L_{50} (длина карапакса самок, при которой у 50 % самок появляется наружная оплодотворенная икра) у

западного Сахалина равна 105 мм, в зал. Анива – 111 мм, у юго-восточного Сахалина – 108 мм. До достижения половой зрелости весовой рост камчатского краба почти изометричен (коэффициент регрессии b близок к 3,0), у половозрелых особей скорость весового роста несколько уменьшается. Особенно значительное снижение уровня аллометрии отмечено у половозрелых самок, что связано с существенными затратами энергии на генеративный рост.

Предельные размеры камчатского краба у юго-западного побережья Сахалина на 3,6–4,0 см больше аналогичных размеров крабов в зал. Анива и у юго-восточного побережья Сахалина, южных и северных Курильских островов, что может быть только следствием более высокого темпа роста крабов в Татарском проливе и хорошо согласуется с более благоприятными гидрологическими условиями в этом районе. Появление у западного побережья Сахалина урожайного поколения и переход после достижения половозрелости в 1991 г. от агрегированного к индивидуальному образу жизни привели к существенному “омоложению” популяции. В 1992–1995 гг. ввиду отсутствия “залпового” пополнения размерная структура камчатского краба у западного Сахалина изменилась в меньших пределах, чем в предыдущие годы. Некоторое “омоложение” популяции отмечено в 2000 г.

Литература

Агафонкин С.И. К плодовитости колючего краба *Paralithodes brevipes* (A. Milne – Edwards et Lucas) северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. – 1982. – Т. 106. – С. 16–18.

Аксюткина З.М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. – М.: Пищ. пром-сть, 1968. – 289 с.

Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. – Л.: Гидрометеиздат, 1989. – 182 с.

Анохина А.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб на примере весенне-осенней нерестующей салаки. – М.: Наука, 1969. – 294 с.

Атлас Сахалинской области. – М.: ГУГК, 1967. – 136 с.

Баканев С.В. О плодовитости камчатского краба *Paralithodes camtschatica* в Баренцевом море // Нетрадиционные объекты морского промысла и перспективы их использования: Тез. науч.-практ. конф. – Мурманск, 1997. – С. 12–13.

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

Беклемишев К.В., Нейман А.А., Парин Н.В., Семина Г.И. Естественные участки морской среды обитания с биоценотической точки зрения // Тр. ВНИРО. – 1973. – Т. 84, вып. 4. – С. 7–32.

Беренбойм Б.И., Шевелева Г.К. Плодовитость северной креветки *Pandalus borealis* Kr. в регионе Баренцева моря и у западного Шпицбергена // Морские промысловые беспозвоночные: Сб. науч. тр. – М.: ВНИРО, 1988. – С. 86–98.

Бобков А.А. Течение Соя и его ветви // Изв. ВГО. – 1989. – Т. 121, вып. 6. – С. 531–535.

Бобков А.А. Течение Соя и его место в системе вод Южно-Курильского района // Изв. РГО. – 1992. – Т. 124, вып. 5. – С. 461–469.

Боруцкий Е.В., Веригина И.А., Желтенкова М.В. и др. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. – М.: Наука, 1974. – 254 с.

Будаева В.Д., Макаров В.Г., Мельникова И.Ю. Диагностические расчеты стационарных течений в заливе Анива и проливе Лаперуза // Тр. ДВНИГМИ: Вопросы океанографии. – Л.: Гидрометеиздат, 1980. – Вып. 87. – С. 66–78.

Будаева В.Д., Макаров В.Г., Булгаков С.Н. Циркуляция вод в Татарском проливе и ее сезонная изменчивость // Тр. ДВНИГМИ: Вопросы океанографии. – Л.: Гидрометеиздат, 1981. – Вып. 83. – С. 35–43.

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

Виноградов Л.Г. Годичный цикл жизни и миграции краба в северо-западной части западнокамчатского шельфа // Изв. ТИНРО. – 1945. – Т. 19. – С. 34–54.

Виноградов Л.Г. О географическом распространении камчатского краба // Изв. ТИНРО. – 1946. – Т. 22. – С. 195–232.

Виноградов Л.Г. Камчатский краб // Тр. ИОАН СССР. – 1955. – Т. 14. – С. 115–118.

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

Галимзянов К.Г. Распределение и биология камчатского краба (*Paralithodes camtschatica*) у юго-западного Сахалина // Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов: Тез. докл. – Южно-Сахалинск, 1981. – С. 11–12.

Галкин Ю.И. Отчет о командировке на южные Курильские острова с целью изучения биологии камчатского краба и мер борьбы с посинением консервов: Отчет / Архив СахНИРО. Инв. № 572. – Южно-Курильск, 1954. – 10 с.

Галкин Ю.И. Предварительные сведения о состоянии запасов камчатского краба: Отчет / Архив СахНИРО. Инв. № 5641. – Владивосток, 1956. – 27 с.

Геология СССР. Т. 31: Камчатка, Курильские и Командорские острова. Ч. I: Геологическое описание. – М.: Недра, 1964. – 734 с.

Гиляров А.М. Популяционная экология. – М.: МГУ, 1990. – 191 с.

Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. – М.: Наука, 1995. – 344 с.

Голиков А.Н. О принципах районирования и унификации в морской биогеографии // Морская биогеография, предмет, методы и принципы районирования. – М.: Наука, 1982. – С. 94–99.

Горин А.Н. Закономерности пространственной динамики камчатского краба в Японском море // Тез. докл. 9-й Всерос. конф. по промысловой океанологии. – М.: ВНИРО, 1999. – С. 111–112.

Григораш В.А., Спановская В.Д. Изучение питания и пищевых отношений вида // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Ч. 2. – Вильнюс: Мокслас, 1976. – С. 93–103.

Долженков В.Н., Кобликов В.Н., Мясоедов В.И. и др. Динамика численности, миграций и промысла камчатского краба *Paralithodes camtschatica* на шельфе западной Камчатки // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки: Тез. докл. 2-й науч.-практ. конф. – Петропавловск-Камчатский, 2000. – С. 126–127.

Есикура М. Миграции камчатского краба в водах Сахалина // Карафуто-Кеику. – 1936. – Т. 12, № 4. (На яп. яз.)

Ефимкин А.Я, Микулич Л.В. Культивирование промысловых ракообразных. Камчатский краб // Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей. – М.: Агропромиздат, 1987. – С. 100–115.

Жилина М.А. Особенности распределения, некоторые черты биологии и рекомендации к промыслу камчатского краба в заливе Анива // Тез. докл. 3-й науч.-практ. конф. – Южно-Сахалинск, 1987. – С. 121–122.

Зайцев Г.Н. Математический анализ биологических данных. – М.: Наука, 1991. – 184 с.

Закс И.Г. Биология и промысел краба в Приморье // Вестн. ДВ ФАН СССР. – 1936. – Т. 18. – С. 49–80.

Иванов В.Ф. Материалы по распределению и биологии крабов рода *Paralithodes* (камчатского, синего и колючего) на шельфе восточного Сахалина, в заливе Анива и у Курильских островов в 1977–1978 гг.: Отчет о НИР / Архив СахНИРО. Инв. № 3933. – Южно-Сахалинск, 1978. – 52 с.

Иванов В.Ф. Данные по сезонному распределению и биологии камчатского краба (*Paralithodes camtschatica* Til.) в заливе Анива и сопредельных участках // Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов: Тез. докл. – Южно-Сахалинск, 1981. – С. 15–17.

Иванов В.Ф. Распределение, биология и промысел камчатского краба в юго-западной части Охотского моря (1976–1980 гг.): Отчет о НИР / Архив СахНИРО. – Южно-Сахалинск, 1982. – 74 с.

Иванков В.Н. К методике определения плодовитости пойкилотермных животных // Гидробиол. журн. – 1974. – Т. 10, вып. 1. – С. 99–102.

История развития крабового промысла. – Токио, 1944. – 1859 с. (На яп. яз.)

Истошин Ю.В. Течения у берегов Южного Сахалина // Тр. Центрального института прогнозов. – 1952. – Вып. 0.44. – С. 140–165.

Камчатский краб – 2002. – Владивосток: ТИНРО-центр, 2002. – 74 с.

Клитин А.К. Особенности сезонного распределения камчатского краба у Юго-Западного Сахалина // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана: Тез. докл. 4-й регион. конф. молодых ученых и специалистов Дальнего Востока. – Владивосток, 1989. – С. 41–42.

Клитин А.К. О центрах воспроизводства камчатского краба у Юго-Западного Сахалина // 4-я науч.-практ. конф. “Экологические основы рационального природопользования на Сахалине и Курильских островах”: Тез. докл. – Южно-Сахалинск, 1990а. – С. 186–187.

Клитин А.К. О зимней линьке камчатского краба (*Paralithodes camtschatica*) у Юго-Западного Сахалина // Тез. докл. 5-й Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным. – М., 1990б. – С. 32–33.

Клитин А.К. Распределение и некоторые особенности биологии камчатского краба у юго-западного Сахалина // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных: Сб. науч. тр. – М.: ВНИРО, 1992а. – С. 14–26.

Клитин А.К. К познанию пространственной структуры сахалинских популяций камчатского краба // Тез. докл. конф. молодых ученых ТИНРО. – Владивосток, 1992б. – С. 56–57.

Клитин А.К. Камчатский краб // Промысловые рыбы, беспозвоночные и водоросли морских вод Сахалина и Курильских островов. – Южно-Сахалинск, 1993. – С. 20–28.

Клитин А.К. Камчатский краб шельфовой зоны о.Сахалин (литературный обзор, история промысла, пространственная и функциональная структура популяций) // Вестн. Сахалинского музея (Ежегодник Сахалинского областного краеведческого музея). – Южно-Сахалинск, 1996а. – № 3. – С. 324–342.

Клитин А.К. Плодовитость камчатского краба у побережий Сахалина и Южных Курильских островов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1996б. – Т. 101, вып. 6. – С. 43–52.

Клитин А.К. Питание самцов камчатского краба *Paralithodes camtschatica* в заливе Анива (о.Сахалин) // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях: Сб. науч. тр. – Южно-Сахалинск: Сахалинское областное книжное издательство, 1996в. – Т. 1. – С. 90–97.

Клитин А.К. О перестройке пространственно-функциональной структуры и колебаниях численности камчатского краба у западного побережья Сахалина // Расширенные тезисы докладов региональной научной конференции “Северо-восток России: прошлое, настоящее, будущее”. Т. 1: Проблемы экономики и народонаселения. – Магадан, 1998а. – С. 124–126.

Клитин А.К. Результаты многомерного анализа морфометрических измерений камчатского краба из Сахалино-Курильского региона // Изв. ТИНРО. – 1998б. – Т. 124. – С. 785–797.

Клитин А.К. О трансформации функциональной структуры камчатского краба в районе Южных Курильских островов в связи с колебаниями его численности // Тез. докл. 11-й Всерос. конф. по промысловой океанологии. – М.: ВНИРО, 1999. – С. 82–83.

Клитин А.К. О распределении личинок промысловых крабов у южных Курильских островов в 1998 и 1999 гг. // Биологические ресурсы окраинных и внутренних морей России и их рациональное использование (запасы, многовидовые модели, сбалансированное рыболовство, экологическая ситуация): Матл. междунар. конф. – Ростов-на-Дону, 2000. – Ч. 1. – С. 169–172.

Клитин А.К. Распределение и питание промысловых самцов камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus Tilesius*) у юго-западного побережья Сахалина и в заливе Анива // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России: Сб. науч. тр. – М.: ВНИРО, 2001. – С. 120–131.

Клитин А.К., Кочнев Ю.Р. О распределении личинок и молоди камчатского краба в заливе Анива (о.Сахалин) // Тез. докл. 11-й Всерос. конф. по промысловой океанологии. – М.: ВНИРО. – 1999. – С. 83–84.

- Клитин А.К., Низяев С.А.** Особенности распространения и жизненной стратегии некоторых промысловых видов дальневосточных крабидов в районе Курильских островов // Биол. моря. – 1999. – Т. 25, № 3. – С. 221–228.
- Клитин А.К., Печенева Н.В.** Сезонные особенности питания камчатского краба у юго-западного Сахалина // Мат-лы 17-й конф. молодых ученых ИМГИГ. – Южно-Сахалинск, 1991. – С. 261–272.
- Клитин А.К., Саматов А.Д.** О роли распределения личинок в популяционной динамике камчатского краба Татарского пролива // Тез. докл. Междунар. науч. конф. “Рыбохозяйственные исследования Мирового океана”. – Владивосток: ДВГТРУ, 1999. – С. 140–141.
- Кочнев Ю.Р., Галимзянов К.Г.** Особенности созревания и плодовитость некоторых промысловых видов крабов в Сахалинско-Курильском районе // Тез. докл. 4-й Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным. – М., 1986. – С. 59–61.
- Крутченко А.А., Иванов В.Ф.** Особенности биологии и состояние ресурсов шельфовых видов крабов у Южных Курильских островов: Отчет / Архив СахНИРО. Инв. № 7706. – Южно-Сахалинск, 1997. – 25 с.
- Кузнецов В.В.** Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого моря. – М., Л.: Наука, 1964. – 241 с.
- Кузьмин С.А.** Состояние запасов и возможности промысла камчатского краба (*Paralithodes camtschatica*) в Баренцевом море // Мат-лы отчетной сессии по итогам НИР ПИНРО в 1995 г. – Мурманск: ПИНРО, 1996. – С. 107–114.
- Куличкова В.А.** Материалы по биологии и промыслу камчатского краба у юго-западных берегов Сахалина // Изв. ТИНРО. – 1954. – Т. 42. – С. 137–148.
- Куличкова В.А.** Питание камчатского краба в весенне-летний период у берегов Камчатки и Сахалина // Изв. ТИНРО. – 1955. – Т. 43. – С. 21–42.
- Кун М.С., Микулич Л.В.** О составе пищи дальневосточных промысловых крабов в летний период // Изв. ТИНРО. – 1954. – Т. 42. – С. 319–332.
- Кусакин О.Г., Несис К.Н., Старобогатов Я.И.** О биогеографической номенклатуре // Тез. докл. Всесоюз. конф. по биологии шельфа. – Владивосток, 1975. – С. 93–96.
- Лакин Г.Ф.** Биометрия. – М.: Высш. школа, 1980. – 293 с.
- Левин В.С.** Промысловая биология морских донных беспозвоночных и водорослей. – СПб.: ПКФ «ОЮ-92», 1994. – 240 с.
- Леонов А.К.** Региональная океанография. Ч. 1. – Л.: Гидрометеиздат, 1960. – 765 с.
- Логвинович Д.Н.** Аквариальные наблюдения над питанием камчатского краба // Изв. ТИНРО. – 1945. – Т. 19. – С. 79–97.
- Макаров Р.Р.** Личинки креветок, раков-отшельников и крабов западно-камчатского шельфа и их распределение. – М.: Наука, 1966. – 164 с.
- Масленников С.И.** Технология крабового фермерства на акватории дальневосточных морей // Дальний Восток России: экономика, инвестиции, конъюнктура. – 1998. – № 1. – С. 34–39.
- Микулич Л.В., Козак Л.П.** Плодовитость некоторых *Decapoda* залива Петра Великого // Гидробиол. журн. – 1971. – № 1. – С. 97–101.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.** Рост животных. Анализ на уровне организма. – М.: Наука, 1976. – 291 с.
- Михеев А.А., Клитин А.К.** Зависимость уловов на ловушку крабов *Paralithodes spp.* от типа ловушки, продолжительности застоя и числа ловушек в порядке // Биологические ресурсы окраинных и внутренних морей России и их рациональное использование (запасы, многовидовые модели, сбалансированное рыболовство, экологическая ситуация): Мат-лы междунар. конф. – Ростов-на-Дону, 2000. – Ч. 2. – С. 56–59.
- Морской промысел крабов.** Т. 8. – Токио, 1953 (на яп. яз.).
- Навовов-Лавров Н.П.** Материалы к экологии и промыслу крабов в заливе Петра Великого // Производительные силы Дальнего Востока. – Владивосток, 1927. – Вып. 4.
- Низяев С.А., Федосеев В.Я.** Причины редукции численности поколения краба и их отражение в его репродуктивной стратегии // Рыбохозяйственные исследования в Сахалинско-Курильском районе и сопредельных акваториях: Сб. науч. тр. – Южно-Сахалинск: Сахалинское областное издательство, 1994. – С. 57–67.

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

Орлов Ю.И. Акклиматизация промысловых крабов в северо-восточной Атлантике: обоснование и первые результаты: ОИ/ ВНИЭРХ. Рыб. хоз-во. Серия: аквакультура. – М., 1994. – Вып. 1. – 56 с.

Переладов М.В., Буяновский А.И., Милютин Д.М. и др. Некоторые аспекты распределения и биологии камчатского и волосатого крабов в прибрежной зоне юго-западного Сахалина // Прибрежные гидробиологические исследования. – М.: ВНИРО, 1999. – С. 75–108.

Пищальник В.М. Опыт создания компьютеризованного гидролого-гидрохимического атласа Сахалинского шельфа // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. Экология морей России. – М.: ВНИРО, 1997. – С. 67–78.

Покровская И.С. Распределение и биология камчатского краба у юго-западного побережья Сахалина в 1959 г.: Отчет о НИР / Архив СахНИРО. Инв. № 983. – Антоново, 1959. – 14 с.

Родин В.Е. Биология и характеристика популяций камчатского краба (*Paralithodes camtschatica* Tilesius, 1815) в Охотском море, у западного побережья Камчатки и в восточной части Берингова моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1969. – 27 с.

Родин В.Е. Пространственная и функциональная структура популяций камчатского краба // Изв. ТИНРО. – 1985. – Т. 110. – С. 86–97.

Родин В.Е., Мясоедов В.И. Биологическая характеристика популяции камчатского краба *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) в северо-западной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. – 1982. – Т. 106. – С. 3–10.

Романовский Ю.Э., Смуров А.В. Методика исследования пространственного распределения организмов // Журн. общ. биол. – 1975. – Т. 36, № 2.

Руководство по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей. – Владивосток: ТИНРО, 1979. – 58 с.

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

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

Скалкин В.А. Промысловые беспозвоночные континентального шельфа в районе Южных Курильских островов: Отчет о НИР / Архив СахНИРО. Инв. № 2333. – Антоново, 1972. – 62 с.

Скалкин В.А. Промысловые беспозвоночные континентального шельфа в районе Южных Курильских островов и рекомендации по их промыслу: Отчет о НИР / Архив СахНИРО. Инв. № 2519. – Антоново, 1973. – 71 с.

Спановская В.Д. Относительная плодовитость (определение, использование как показателя разнокачественности самок) // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. – Ч. 2. – Вильнюс: Мокслас, 1976. – С. 63–69.

Спановская В.Д., Григоращ В.А. К методике определения плодовитости единовременно и порционно икротечущих рыб // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. – Ч. 2. – Вильнюс: Мокслас, 1976. – С. 54–62.

Тарасюк С.Н. Биология и динамика численности основных промысловых видов камбал Сахалина: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1997. – 22 с.

Тарвердиева М.И. Питание камчатского краба *Paralithodes camtschatica*, крабов-стригунов *Chionoecetes opilio* и *Ch. bairdi* в юго-восточной части Берингова моря // Биол. моря. – 1976. – № 1. – С. 41–48.

Уитон Ф.У., Лосон Т.Б. Производство продуктов питания из океанических ресурсов. Т. 2. – М.: Агропромиздат, 1989. – 415 с.

Фадеев В.И. Сообщества макробентоса шельфа Западного Сахалина: Дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1988. – 352 с.

Федосеев В.Я. Вопросы рационального промысла и искусственного воспроизводства краба // Тез. докл. 5-й Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным. – М., 1990. – С. 52–54.

Федосеев В.Я. Длительность и продуктивность оогеонеза у самок камчатского краба *Paralithodes camtschatica* в условиях регулируемого промысла

ла // Тез. докл. Всерос. конф. “Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса (включая промысел)”. – Астрахань, 1994. – С. 536–539.

Федосеев В.Я., Габаев Д.Д. Метод подращивания молоди камчатского краба *Paralithodes camtschatica* на коллекторах // Тез. докл. Всесоюз. конф. “Научно-технические проблемы мариккультуры в стране”. – Владивосток: ТИНРО, 1989.

Федосеев В.Я., Григорьева Н.И. Воспроизводство камчатского краба *Paralithodes camtschatica* в заливе Посыета // Тез. докл. 2-й регион. конф. по актуальным проблемам морской биологии, экологии, биотехнологии студентов и аспирантов. – Владивосток: ДВГУ, 1999. – С. 153–154.

Федосеев В.Я., Григорьева Н.И. Способы выращивания крабов на искусственных сооружениях // Тез. докл. Междунар. науч.-практ. конф. “Прибрежное рыболовство – XXI век”. – Южно-Сахалинск, 2001. – С. 119–120.

Федосеев В.Я., Родин В.Е. Воспроизводство и популяционная структура камчатского краба // Тез. докл. Всесоюз. совещ. “Исследования и рациональное использование биоресурсов дальневосточных и северных морей СССР и перспективы создания технических средств для освоения неиспользуемых биоресурсов открытого океана”. – Владивосток, 1985. – С. 103–104.

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.

Федосеев В.Я., Слизкин А.Г., Родин В.Е. Общие закономерности воспроизводства крабов // Тез. докл. Всесоюз. совещ. “Сырьевые ресурсы и биологические основы рационального использования промысловых беспозвоночных”. – Владивосток, 1988. – С. 27–28.

Шелегова Е.К. Случай резкого похолодания вод в летний период у юго-западного берега Сахалина // Изв. ТИНРО. – 1960. – Т. 46. – С. 249–251.

Шорыгин А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. – М.: Пищепромиздат, 1952. – 267 с.

Юрасов Г.И., Яричин В.Г. Течения Японского моря. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. – 176 с.

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

Яричин В.Г. Некоторые особенности горизонтального движения вод в Японском море к северу от 40° с.ш. // Тр. ДВИГМИ. – 1982. – Вып. 96. – С. 111–118.

Abe K. Important crab resources inhabiting Hokkaido waters // Marine Behav. Physiol. 1992. – Vol. 21. – P. 153–183.

Blau S.F. Size at maturity of female red king crabs (*Paralithodes camtschatica*) in Adak Management Area, Alaska // Proc. Int. Symp. King and Tanner Crabs. – Anchorage, Alaska, 1989. – P. 105–116.

Budaeva V.D., Makarov V.G. Modeling of the typical water circulations in the La Perouse Strait and Aniva Gulf Region // PICES Scientific Report. – 1996. – № 6. – P. 17–20.

Conan G.Y. Assessment of shellfish stocks by geostatistical techniques: ICES, Shellfish committee. – 1985. – Doc. № С.М. 1985. – 24 p.

Dew C.B. Behavioral ecology of podding red king crab, *Paralithodes camtschatica* // Canadian Journ. of Fish. and Aquatic Sciences. – 1990. – Vol. 47, № 10. – P. 1944–1958.

Feder H., McCumbu K., Paul A.J. The food of post-larval king crab, *Paralithodes camtschatica*, in Kachemak Bay Alaska // Crustaceana. – 1980. – Vol. 39. – P. 315–318.

Hartnoll R.G. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda, Brachyura) // Crustaceana. – 1974. – Vol. 27 (2). – P. 131–136.

Hartnoll R.G. The determination of relative growth in Crustacea // Crustaceana. – 1978. – Vol. 34 (3). – P. 281–293.

Ishii S. On the local variation of *Paralithodes camtschatica* Tilesius in southern Karafuto (Saghalien) // Reports of the Saghalien central experiment Station. – 1933. – Ser. 3 (Fisheries), № 1. – P. 31.

Jewett S.C., Feder H.M. Food and feeding habits of the king crab *Paralithodes camtschatica* near Kodiak Island, Alaska // Marine Biology. – 1982. – Vol. 66. – P. 243–250.

Jewett S.C., Sloan N.A., Somerton D.A. Size at sexual maturity and fecundity of the fjord-dwelling golden king crab *Lithodes aequispina* Benedict from Northern British Columbia // Journ. of Crustacean biology. – 1985. – № 5(3). – P. 377–385.

Jewett S.C., Gardner L.A., Rusanowski P.M. Food and feeding habits of the red king crab from Northwestern Norton Sound, Alaska // Proc. Int.Symp. King and Tanner crabs. – Anchorage, Alaska, 1989. – P. 219–231.

Klitin A.K. Changes in red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) population distribution and composition with decreased abundance off the Southern Kuril Islands // Crabs in cold water regions: biology, management, and economics: Abstracts 19th Lowell Wakefield Symposium. – Anchorage, Alaska, USA, 2001. – P. 22.

Kruse G. Biological respectives on crab management in Alaska // Division of Commercial Fisheries Contribution Juneau. – Alaska Dept. Fish Game, 1992. – P. 38.

Kuzmin S., Olsen S., Gerasimova O. Barents Sea King Crab (*Paralithodes camtschatica*): Transplantation Experiments Were Successful // Proceedings of the International Symposium on biology, management, and economics of crabs from high latitude habitats. – Anchorage, Alaska, 1996. – P. 649–663.

Kurata H. Studies on the larvae and post-larvae of *Paralithodes camtschatica*. IV. Growth of the post-larva // Hokkaido Prefectural Fisheries Experimental Station, Monthly Report. – 1961. – Vol. 18(1). – P. 1–9.

Marukawa H. Biological and fishery research on Japanese king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // Journ. Imp. Fish. Exp. Stat. Tokyo. – 1933. – Vol. 37, № 4. – P. 152.

Nakanishi T. The effects of the environment on the survival rate, growth and respiration of eggs, larvae and post-larvae of king crab (*Paralithodes camtschatica*) // Proceedings of the International king crab Symposium. – Anchorage, 1985. – P. 167–185.

Paul A.J. A review of size at maturity in male tanner (*Chionoecetes bairdi*) and king (*Paralithodes camtschaticus*) crabs and methods used to determine maturity // American Zoologist. – 1992. – Vol. 32, № 3. – P. 534–540.

Paul J.M., Paul A.J. Breeding success of sublegal size male red king crab, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius, 1815) (Decapoda, Lithodidae) // Journ. of Shellfish Research. – 1990. – Vol. 9. – P. 29–32.

Paul J.M., Paul A.J., Otto R.S., Macintosh R.A. Spermatophore presence in relation to carapace length for eastern Bering Sea blue king crab (*Paralithodes platypus*, Brandt, 1850) and red king crab (*P. camtschaticus* (Tilesius, 1815)) // Journ. of Shellfish Research. – 1991. – Vol. 10, № 1. – P. 157–163.

Paul A.J., Paul J.M. A Note on Energy Costs of Molting and Egg Production for Female Red King Crab (*Paralithodes camtschaticus*) // Proceedings of the International Symposium on biology, management, and economics of crabs from high latitude habitats. – Anchorage, Alaska, 1996. – P. 355–363.

Sato S. Studies on larval development and fishery biology of king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. Agency. – 1958. – № 17. – P. 1–102.

Somerton D.A. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs // Canadian Journ. of Fish. and Aquatic Sciences. – 1980. – № 37. – P. 1488–1494.

Sundberg K. and Clausen D. Post-larval king crab, *Paralithodes camtschatica*, distribution and abundance in Kachemak Bay, lower Cook Inlet, Alaska, 1976 // Environmental Studies of Kachemak Bay and lower Cook Inlet. – Alaska Department of Fish and Game, 1977. – Vol. 5. – P. 36.

Wackernagel H. Multivariate Geostatics: an introduction with applications. – Springer. Verlag Berlin Heidelberg, 1995. – 255 p.

Weber D.D. Growth of the immature king crab *Paralithodes camtschatica* // Internat. North Pacific Fish. Comm. – Vancouver, Canada. Bull. Infpec, 1967. – № 21. – P. 21–53.

Zaferman M.L. Methods of instrumental assessment of the bottom fish abundance // Meeting on hydroacoustical methods for the estimation of marine fish populations. – The Charles Draper Lab. Inc., Cambridge, Mass., USA, 1981. – P. 895–906.

Zenkevitch L.A. and Brotsky V.A. Ecological depth-temperature areas of benthos mass-forms in the Barents Sea // Ecology. – 1939. – Vol. 20, №1.

Поступила в редакцию 26.11.01 г.
227