

УДК 595.384.2–116

О.Г. Михайлова*

Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18**О РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ САМОК КРАБА-СТРИГУНА
БЭРДА *CHIONOECETES BAIRDI* RATHBUN, 1924 (CRUSTACEA,
DECAPODA) У ЮГО-ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ**

Впервые исследованы плодовитость и некоторые другие репродуктивные характеристики самок краба-стригуна *Chionoecetes bairdi*, обитающего у юго-восточного побережья Камчатки. Материал получен в весенне-летний период во время проведения учетных съемок в 2016 и 2019 гг. и дополнен данными, собранными при мониторинге промысла весной 2020 г. В уловах в преобладающем большинстве встречались самки с недавно отложенными яйцами. Определен размер функциональной половозрелости самок. Выяснено, что размер наступления половозрелости у самок, обитающих на шельфе юго-восточного побережья Камчатки, составил 79 мм. Оценена реализованная плодовитость, средние значения которой в 2016 г. составили $93,4 \pm 28,1$ тыс. шт., в 2019 г. — $115,7 \pm 24,5$ тыс. шт. Получены данные по репродуктивному усилию и К/г-коэффициенту. Выяснено, что краб-стригун Бэрда имеет черты г-стратега, о чем свидетельствуют высокие показатели плодовитости и относительно высокие значения К/г-коэффициента.

Ключевые слова: самки, краб-стригун Бэрда, *Chionoecetes bairdi*, плодовитость, размер половозрелости, репродуктивное усилие, К/г-коэффициент.

DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-884-894.

Mikhailova O.G. On reproductive biology of tanner crab *Chionoecetes bairdi* Rathbun, 1924 (Crustacea, Decapoda) females at southeastern Kamchatka // Izv. TINRO. — 2020. — Vol. 200, Iss. 4. — P. 884–894.

Fecundity and some other reproductive characteristics of tanner crab *Chionoecetes bairdi* females are studied for the first time in the area at southeastern Kamchatka on the materials collected in spring and summer aboard research vessels (in 2016 and 2019) and fishing boats (in 2020). The females with new eggs prevailed in the catches. The size of functional sexual maturity was determined as 79 mm. The implemented fertility was estimated as $93.4 \pm 28.1 \cdot 10^3$ eggs in 2016 and $115.7 \pm 24.5 \cdot 10^3$ eggs in 2019, on average. Reproductive effort and K/r-coefficient were evaluated; their relatively high values confirmed r-strategy of tanner crab reproduction.

Key words: female, tanner crab, *Chionoecetes bairdi*, fecundity, size of maturity, reproductive effort, K/r-coefficient.

Введение

Репродуктивная биология относится к основополагающему этапу исследования в понимании биологии вида в целом. Характер размножения ракообразных оказывает большое влияние на динамику их численности [Дулепов, 1995]. Знание общих за-

* Михайлова Оксана Геннадьевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: mikhailova.o.g@kamniro.ru.

Mikhailova Oksana G., Ph.D., senior researcher, Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO), 18, Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia, e-mail: mikhailova.o.g@kamniro.ru.

кономерностей и стратегии размножения, определение репродуктивных резервов и потенциальных возможностей играют важную роль в понимании процесса жизнедеятельности организма. К одним из значимых аспектов в исследовании репродукции относится также изучение плодовитости, параметры которой отражают состояние популяции. Известно, что плодовитость у ракообразных имеет тесную связь с условиями, в которых они обитают; помимо этого, на данный показатель может оказывать влияние промысел [Хмелева, 1988; Букин, Бегалова, 2011].

Сейчас, в период высокого антропогенного пресса на популяции промысловых ракообразных, и в частности краба-стригуна Бэрда, данные исследования становятся еще более актуальными. В настоящее время, учитывая низкий уровень запаса *C. bairdi* у юго-западного побережья Камчатки и в северо-западной части Берингова моря, акватория у юго-восточного побережья п-ова Камчатка стала основным районом отечественной добычи этого вида крабов-стригунов [Михайлова, 2019]. Несмотря на важность изучения данного вопроса, репродуктивная биология *C. bairdi*, обитающего в морях российского Дальнего Востока, остается малоисследованной. Известно несколько работ, рассматривающих отдельные вопросы в этой области для самок краба-стригуна Бэрда на западнокамчатском шельфе [Огородников, 2001; Клинушкин, 2007; Шагинян, 2009]. Сравнительно шире в данном аспекте изучен краб-стригун Бэрда восточной части Северной Пацифики [Sainte-Marie, Carrière, 1995; Jadamec et al., 1999; Webb, Bednarski, 2010; и др.]. Публикаций по репродуктивной биологии *C. bairdi*, обитающего на юго-восточном шельфе Камчатки, мы не нашли.

Добыча краба-стригуна Бэрда у юго-восточного побережья Камчатки российскими рыбаками началась в конце 1980-х гг. [Слизкин, Сафронов, 2000]. Первостепенной задачей является рациональное использование этого вида водных биологических ресурсов, что возможно только путем регулирования промысла: в настоящее время в его основе лежит постоянный мониторинг данной группировки, оценка численности и ее прогнозирование с целью установления объема общего допустимого улова. Несмотря на то что рассматриваемая популяция краба-стригуна Бэрда является объектом промысла более трех десятилетий, в оценке и прогнозировании этой единицы запаса существует ряд неопределенностей. В качестве примера можно выделить такие моменты, как невозможность определения возраста в связи с отсутствием регистрирующих его структур и ограниченность информации о пополнении промыслового запаса. Последнее связано с методикой проведения исследований посредством ловушек: известно, что крупные функционально-половозрелые самцы препятствуют попаданию в ловушки мелких самцов [Слизкин, Кобликов, 2009; Иванов, 2010].

В связи с этим возникает необходимость в поиске дополнительных индикаторов, которые могут указать на качественные изменения в состоянии популяции [Буяновский, 2012], что позволит вовремя реагировать на эти перемены. К одному из таких показателей можно отнести плодовитость — одно из интегральных выражений репродуктивной деятельности организма. Данный признак является доступным для изучения [Хмелева, 1988], достаточно стабильным при отсутствии изменений окружающей среды. Заметная динамика плодовитости отмечается при изменении условий обитания объекта, как биотических, так и абиотических.

Цель работы — дать характеристику репродуктивного состояния самок краба *C. bairdi*, обитающего у юго-восточного побережья Камчатки.

Материалы и методы

Данные собраны у юго-восточного побережья Камчатки в июне 2016 и в мае 2019 гг. во время проведения учетных донной траловой и ловушечной съемок на НИС «МРТК-316» и «Инженер Мартынов» (КамчатНИРО). Материал дополнен данными, полученными в режиме мониторинга промысла в марте-апреле 2020 г.

Сбор материала осуществлялся в районе, ограниченном координатами 52°19'–54°27' с.ш. 158°26'–161°37' в.д., в пределах глубин 32–118 м (рис. 1). Всего в период

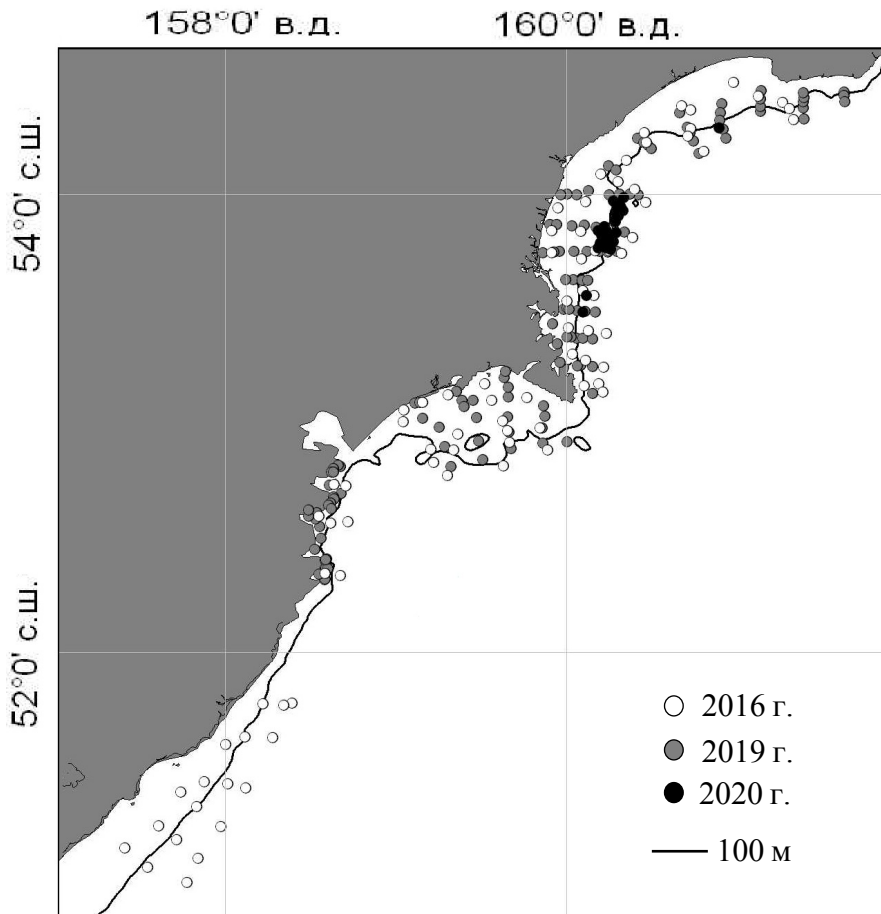


Рис. 1. Карта-схема расположения станций в районе исследования в период проведения учетных донной траловой (2016 г.) и ловушечной (2019 г.) съемок, а также мониторинговых работ в 2020 г. у юго-восточного побережья Камчатки

Fig. 1. Scheme of samplings in the area of bottom trawl survey (2016), trap survey (2019) and fishery monitoring (2020) at southeastern Kamchatka

исследований проведен биоанализ 792 экз. самок краба-стригуна Бэрда, на плодовитость в 2016, 2019 гг. отобрано 50 самок.

Биологический анализ включал измерение ширины карапакса самок, взвешивание самок и кладки с точностью до 0,1 г, определение их функционального состояния согласно следующей шкале: 1 — неполовозрелые самки, abdomen плоский, щетинки на плеоподах чистые; 2 — яйца, недавно отложенные, оранжевого цвета, глазок не просматривается, по мере развития вновь отложенные яйца меняют цвет на более темный; 3 — яйца, через оболочку которых видны глазки развивающихся эмбрионов; 4 — на плеоподах заметны пустые оболочки от яиц, из которых выклюнулись личинки; 5 — яиц под abdomenом нет, хотя самка половозрелая, или же их мало и кладка разрушается — яловые или псевдояловые самки [Низяев, Федосеев, 1994; Пособие..., 2006].

Помимо этого обязательно отмечалась стадия состояния панциря (ССП). Данный показатель важен для понимания биологии самок крабов-стригунов, поскольку их репродуктивный период начинается после терминальной линьки (так называемой линьки половозрелости), после этого этапа самки впервые начинают откладывать яйца на плеоподы [Sainte-Marie, Carrière, 1995; Карасев, 2014]. После терминальной линьки рост самки краба-стригуна прекращается, что позволяет по состоянию панциря определить ее репродуктивный возраст. Выделяют несколько ССП. Как правило, крабы с

очень мягким панцирем (на первых двух стадиях) в ловушечных уловах отсутствуют, так как не могут попасть в ловушку [Jadamec et al., 1999]. Следующую, 3-ю, стадию разделяют на три подстадии [Jadamec et al., 1999; Карасев, 2014]. Если панцирь самки, имеющей кладку на плеоподах, новый, чистый (3-я ранняя ССП), то это означает, что она впервые принимает участие в размножении и линяла последний раз не более одного-двух лет назад. Такая самка в международной терминологии обозначается как *primiparous*. Если панцирь потемневший, на нем есть небольшое количество обрастателей, на мерусах заметны царапины от клешней самцов, то эта самка называется *multiparous*, т.е. особь, которая принимала участие в размножении не в первый раз (3-я ССП): с момента терминальной линьки у такой самки прошло 2–4 года [Kruse et al., 2018]. Более взрослые самки, претерпевшие конечную линьку более четырех лет назад, имеют старый панцирь (3-я поздняя — 4-я ССП).

Исследование реализованной плодовитости (РП) [Судник, 2000] осуществляли путем подсчета яиц в кладке. Для этого в навеске массой 0,3 г производили подсчет яиц. Общее количество яиц получали путем пересчета на общую массу кладки. С помощью окуляр-микрометра измеряли яйца, взятые из разных частей кладки.

Результаты и их обсуждение

Полученные данные позволили охватить период с марта по июнь. В марте-апреле отмечается преобладание самок на стадиях, предшествующих выпуску личинок (рис. 2). Вплоть до мая фиксируется постепенное увеличение доли самок с пустой кладкой и остатками от яйцевых оболочек, после чего в июне наблюдается снижение до 6 %. В мае в уловах отмечается заметное увеличение количества самок краба-стригуна Бэрда с недавно отложенными яйцами. Доля таких самок на протяжении двух месяцев оставалась стабильной и не опускалась ниже 50 %. Прослеживая общую тенденцию динамики развития яиц в исследованный период, можно увидеть, что в мае у самок, обитающих у юго-восточного побережья Камчатки, начинается нерест. Этот этап репродукции следует после выпуска личинок. Учитывая сравнительно небольшой временной диапазон исследования, длительность периода созревания эмбрионов и последующего вылупления личинок на данный момент определить не представляется возможным. Однако согласно литературным источникам известно, что длительность инкубации яиц у самок рода *Chionoecetes* достаточно продолжительна и у разных видов различна. Так, у *Chionoecetes opilio* этот период может занимать 2 года и более [Burmeister, 2002; Карасев, 2014]. Для самок краба-стригуна Бэрда характерен более короткий период инкубации, сроком до 12–15 мес. [Urban, Hart, 1999].

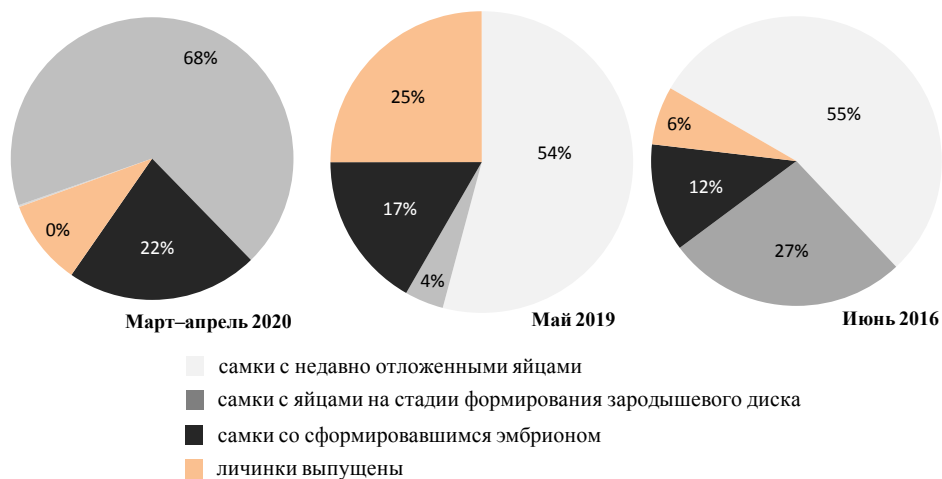


Рис. 2. Соотношение стадий эмбрионального развития яиц в кладках у самок *C. bairdi*
 Fig. 2. Ratio of embryonic development stages of eggs in clutches for *Chionoecetes bairdi* females

Располагая данными о размерах яйценосных самок (см. таблицу), мы можем определить количество нерестов в течение всего репродуктивного периода. Для этого было предложено следующее уравнение [Хмелева, 1988]:

$$N = 1,35 \left(\frac{ШК_{max}}{ШК_{min}} \right)^{2,5}, \quad (1)$$

где N — число пометов, $ШК_{max}$ и $ШК_{min}$ — максимальная и минимальная ширина карапакса яйценосных самок.

Размерные характеристики яйценосных самок *C. bairdi* в 2016, 2019 и 2020 гг., мм
Size parameters for egg-bearing females of *Chionoecetes bairdi* in 2016, 2019 and 2020, mm

Год	Минимальная ШК	Максимальная ШК
2016	62	97
2019	71	98
2020	72	100

Применив этот подход к нашим данным, выяснили, что самки краба-стригуна Бэрда, обитающего на юго-восточном шельфе Камчатки, способны отложить за весь репродуктивный период как минимум три яйцекладки. Вместе с тем самка может не реализовать полностью свой репродуктивный потенциал в течение жизни в силу таких причин как, например, трофические и гидрологические изменения [Хмелева, 1988; Карасев, 2014]. Тем не менее нахождение в уловах самок с недавно отложенными яйцами на поздних ССП, таких как 4-я стадия (самки, претерпевшие конечную линьку более четырех лет назад), указывает на способность самок, обитающих у юго-восточного побережья Камчатки, к многократному, более трех раз, нересту.

На основании полученных данных впервые удалось определить размер наступления функциональной половозрелости для самок краба-стригуна Бэрда, обитающего у юго-восточного побережья Камчатки. Этот показатель позволяет установить возраст первого размножения, размер, при котором особи реализуют возможность участия в репродуктивных процессах популяции. Методически это размер, при котором 50 % самок уже принимают участие в репродукции [Пособие..., 2006; Букин, Березова, 2011] — самки с отложенными яйцами и с внешними признаками, указывающими на половозрелость (отвисший чашеобразный абдомен, хорошо развитая гонада). Размерный ряд таких самок был разбит на 5-миллиметровый интервал. Для получения эмпирических данных применили уравнение Ферхюльста, преобразованное для работы с ракообразными [Лакин, 1990; Пособие..., 2006] (2):

$$\lg\left(\frac{100-P}{P}\right) = a + bШК_b, \quad (2)$$

где ШК — ширина карапакса; a и b — коэффициенты; P — доля половозрелых самок, %.

Для данного анализа мы использовали материалы учетной донной траловой съемки в 2016 г., так как трал, в отличие от ловушек, является активным орудием лова и собирает объект в соотношениях, сопоставимых с его реальной плотностью. Выяснено, что значение коэффициента a по данным 2016 г. равно 3,4, коэффициента b — $-0,04$; коэффициент детерминации при полученных значениях равен 0,84. Размер 50 %-ного наступления половозрелости у самок *C. bairdi* на шельфе юго-восточного побережья Камчатки составил 79,2 мм (рис. 3). В отличие от траловых уловов 2016 г., в ловушечных уловах 2019 и 2020 гг. неполовозрелые самки практически отсутствовали. Согласно данным 2019 г. минимальный размер самки, прошедшей терминальную линьку, составил 71 мм, а в 2020 г. — 72 мм. В целом полученные нами данные близки к результатам для *C. bairdi* у берегов Аляски [Zheng, Kruse, 1998; Webb, Bednarski, 2010] и несколько отличаются от показателей для популяции, обитающей у берегов Британской Колумбии, где размер 50 %-ного наступления половозрелости у самок составляет 88 мм. Расхождение в размерах может быть объяснено различными условиями обитания

и промысловым прессом. Как показали исследования западнокамчатской популяции краба-стригуна Бэрда в 2002–2007 гг., размер наступления 50 %-ной половозрелости может значительно варьировать в течение нескольких лет [Шагинян, 2009]: ширина карапакса у вступивших в репродуктивный период самок изменялась от 68,0 до 88,5 мм.

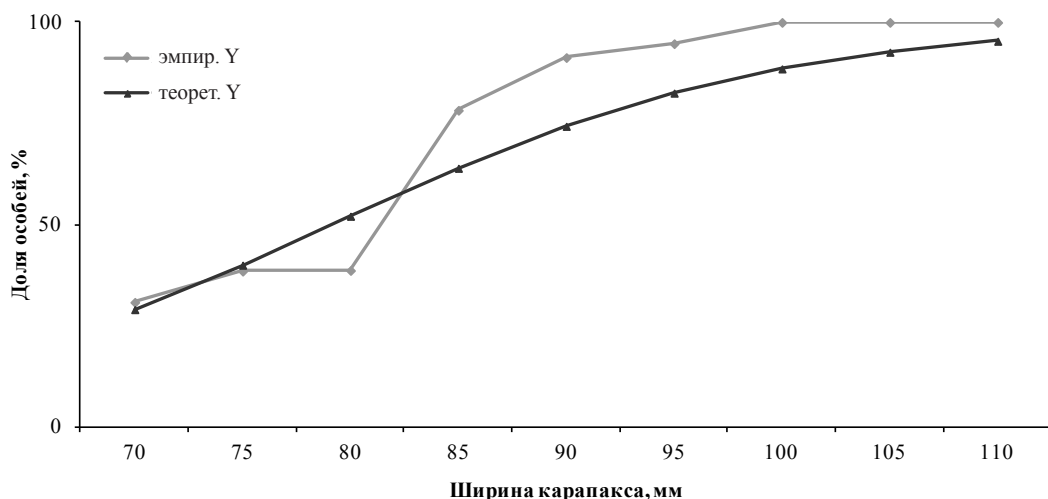


Рис. 3. Графическое выражение размера 50 %-ного наступления половозрелости у самок *C. bairdi*, обитающих у юго-восточного побережья Камчатки по данным 2016 г.

Fig. 3. Dependence of matured females percentage on their size for *Chionoecetes bairdi* at southeastern Kamchatka in 2016

Следующим этапом в исследовании стало изучение начальной реализованной плодовитости. Данный показатель можно отнести к одному из основных, отражающих воспроизводительную способность популяции [Хмелева, 1988]. Среднее количество яиц в кладке в районе исследований в 2016 г. составило $93,4 \pm 28,1$ тыс. шт., в 2019 г. — $115,7 \pm 24,5$ тыс. шт. Значение начальной РП за оба года варьировало в широком диапазоне — от 15,6 до 195,4 тыс. шт. Полученные результаты демонстрируют значительно более низкие значения плодовитости самок краба-стригуна у юго-восточного побережья Камчатки по сравнению с западнокамчатской популяцией: в юго-восточной части Охотского моря верхняя граница данного показателя достигала 334,0 тыс. шт. и в среднем равнялась 151,3 тыс. шт. в 1999 г. и 200,5 тыс. шт. — в 2006 г. [Огородников, 2001; Клинушкин, 2007].

Яйца у самок краба-стригуна Бэрда преимущественно шаровидной формы, иногда — в форме эллипсоида, имеют небольшие размеры: диаметр яиц на 1-й стадии развития в среднем равен 0,9 мм. На последней стадии, перед вылуплением личинки, яйцо незначительно увеличивается в размере, и в среднем его диаметр по нашим данным составляет 1,0 мм. На западнокамчатском шельфе, по данным В.С. Огородникова [2001], размер яиц на 1-й стадии развития у самок краба-стригуна Бэрда меньше и в среднем равен 0,5 мм.

Помимо самок с новой кладкой в наших сборах присутствовали несколько самок с яйцами на последней стадии развития. На этом этапе эмбрион занимает практически все пространство внутри, у него формируются конечности и хорошо заметные глаза. У таких самок конечная реализованная плодовитость варьировала в пределах 12,5–85,8 тыс. яиц.

Небольшое количество яиц в кладке, как правило, связано с наличием в уловах самок с неполными кладками в результате осыпания части яиц. Потери в процессе вынашивания могут быть связаны как с абиотическими, так и биотическими факторами [Хмелева, Голубев, 1984; Хмелева, 1988; Wickham, Kuris, 1990; Zheng, Kruse, 2000].

Для понимания выживаемости каждого потомка популяции и оценки жизненной стратегии вычисляются К/г-коэффициент и репродуктивное усилие [Пособие..., 2006;

Первеева, Букин, 2013]. К/г-стратегия — количество потомков с приспособленностью одного потомка, где К-стратегия отражает усиление приспособленности (как правило, массы яйца и молоди), а г-стратегия характеризуется увеличением числа потомков [Хмелева, 1988]. Соответственно, данный показатель вычисляется как соотношение плодовитости к массе яйца. Репродуктивное усилие определяется как отношение массы яйцекладки к массе самки после удаления яиц. Данный показатель является более стабильным, так как его значения изменяются в меньшей степени [Хмелева, 1988]. По нашим данным в 2016 г. коэффициент К/г-стратегии находился в диапазоне 92558–1673975, со средним значением 828275, а в 2019 г. — колебался в пределах 189221–1283793, в среднем составляя 928431, что является достаточно высоким значением. Для сравнения можно обратиться к работе А.Н. Карасева [2014], в которой К/г-коэффициент для *C. opilio* в среднем не превышал 390000. Учитывая высокую плодовитость и небольшие размеры яиц, *C. bairdi* имеет черты г-стратегии.

Репродуктивное усилие для самок краба-стригуна Бэрда в 2016 г. составило 7 %, а в 2019 г., как и в случае с К/г-коэффициентом, несколько увеличилось — до 9 %. По предварительной оценке отмечается увеличение всех показателей, что может говорить об адаптивном механизме популяции *C. bairdi* как ответе на возобновление промысла у юго-восточного побережья Камчатки в 2017 г., который до этого года отсутствовал здесь в течение 8 лет. Дополнительный объем материала в последующие годы поможет подтвердить или опровергнуть данный вывод.

Как известно, количество яиц в кладке имеет тесную корреляционную зависимость от размера и массы самки. Результаты наших исследований не являются исключением. В связи с тем что показатель достоверности аппроксимации РП для двух рассматриваемых лет практически не имел различий, данные были объединены. Как видно на рис. 4 и 5, зависимость хорошо описывается уравнениями степенной и линейной регрессии. В обоих случаях достоверность аппроксимации была приближена к 0,5.

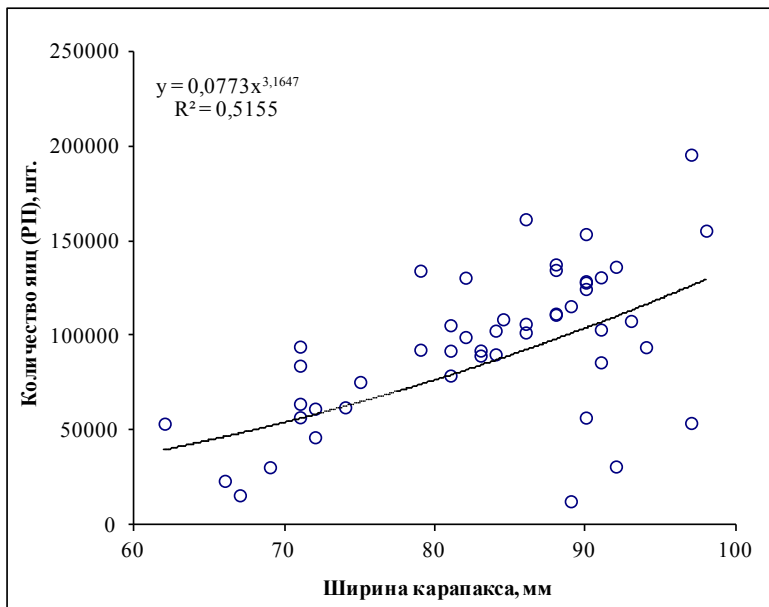


Рис. 4. Зависимость количества яиц в кладке от ширины карапакса *C. bairdi*
 Fig. 4. Dependence of eggs number per clutch on carapace width for *Chionoecetes bairdi* females

Помимо РП, определена относительная реализованная плодовитость (ОРП) самок краба-стригуна Бэрда, рассчитанная как соотношение количества яиц к ширине карапакса. За весь период исследований она находилась в диапазоне 233,5–2014,5 шт./мм со средним значением $1159,5 \pm 168,5$ шт./мм. При нахождении ОРП по отношению к

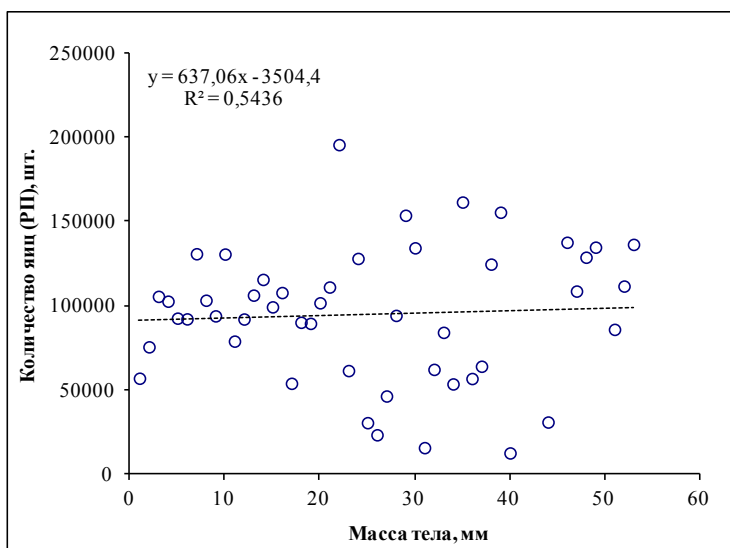


Рис. 5. Зависимость количества яиц в кладке от массы тела *C. bairdi*

Fig. 5. Dependence of eggs number per clutch on body weight for *Chionoecetes bairdi* females

массе особи выяснили, что минимальное значение составило 608,8, а максимальное — 972,3 шт./г, среднее значение равно $1164,8 \pm 57,3$ шт./г. Полученные значения ОРП по массе тела для самок *C. bairdi* у юго-восточного побережья Камчатки несколько ниже, чем в группировке, обитающей у западного побережья Камчатки, где этот показатель в среднем равен 816 шт./г [Огородников, 2001].

Закключение

Краб-стригун Бэрда у юго-восточной Камчатки — востребованный объект промысла, что, несомненно, не могло не отразиться на состоянии данной группировки. Известно весьма большое количество публикаций, указывающих на проявление адаптивных механизмов ракообразных в ответ на изменения условий среды их обитания. Наши исследования представляются начальным этапом в понимании этих механизмов для исследуемой популяции. Важность выбора этого направления очевидна: юго-восточное побережье Камчатки в настоящее время является основным районом добычи *C. bairdi* в России. Установлено, что в течение репродуктивного периода самки могут отложить более трех яйцекладок. Выяснен размер наступления функциональной половозрелости у самок *C. bairdi*, обитающего на юго-восточном шельфе Камчатки: по данным 2016 г. он составил 79 мм. По предварительной оценке отмечается увеличение таких показателей, как репродуктивное усилие и К/г-коэффициент, что может говорить об адаптивном механизме популяции *C. bairdi* как ответе на возобновление промысла в 2017 г., который до этого года отсутствовал здесь в течение 8 лет. Дополнительный объем материала в последующие годы поможет подтвердить или опровергнуть данный вывод. Впервые установлены значения реализованной плодовитости для самок *C. bairdi* у юго-восточного побережья Камчатки. Среднее количество яиц в кладке в районе исследований в 2016 г. составило $93,4 \pm 28,1$ тыс. шт., в 2019 г. — $115,7 \pm 24,5$ тыс. шт. Реализованная плодовитость самок краба-стригуна Бэрда в исследованном районе несколько ниже, чем самок, обитающих у западного побережья Камчатки.

Дальнейшее подробное изучение репродукции краба-стригуна Бэрда у юго-восточного побережья Камчатки позволит сделать возможным использование данных характеристик в качестве индикаторов состояния популяции.

Благодарности

Автор выражает благодарность рецензентам за ценные советы по улучшению содержания публикации.

Финансирование работы

Исследование не имело спонсорской поддержки.

Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Список литературы

Букин С.Д., Бегалова Г.В. Изменение основных биологических показателей травяной креветки *Pandalus latirostris* в заливе Измены под воздействием промысла // Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки : тез. докл. 4-й междунар. науч.-практ. конф. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2011. — С. 14–15.

Букин С.Д., Березова О.Н. Современное состояние и перспективы промысла северной креветки (*Pandalus borealis*) в Татарском проливе // Вопр. рыб-ва. — 2011. — Т. 12, № 4(48). — С. 690–701.

Буяновский А.И. Прогноз потенциального вылова прибрежных беспозвоночных при затруднении с оценкой запаса. Методические рекомендации. — М. : ВНИРО, 2012. — 222 с.

Дулупов В.И. Продукционные процессы в популяциях водных животных : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1995. — 246 с.

Иванов П.Ю. Краб-стригун Бэрда (*Chionoecetes bairdi* Rathbun) Олюторского залива Берингова моря: современное состояние популяции // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2010. — Вып. 18. — С. 5–17.

Карасев А.Н. Краб-стригун опилио северной части Охотского моря (особенности биологии, запасы, промысел) : моногр. — Магадан : Новая полиграфия, 2014. — 194 с.

Клинушкин С.В. К изучению плодовитости краба-стригуна *Chionoecetes bairdi* у Западной Камчатки // Чтения памяти академика К.В. Симакова : тез. докл. Всерос. науч. конф. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2007. — С. 259–263.

Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.

Михайлова О.Г. Современное состояние запаса краба-стригуна Бэрда *Chionoecetes bairdi* Rathbun, 1924 (Crustacea, Decapoda) у юго-восточного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 197. — С. 127–142. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-197-127-142.

Низяев С.А., Федосеев В.Я. Причины редукции численности поколения краба и их отражение в его репродуктивной стратегии // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. — Южно-Сахалинск : Сахалин. обл. кн. изд-во, 1994. — С. 57–67.

Огородников В.С. К плодовитости *Chionoecetes bairdi* у Юго-Западной Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 2-й науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчат, 2001. — С. 183–184.

Первеева Е.Р., Букин С.Д. Репродуктивные характеристики самок глубоководных крабов-стригунов сахалино-курильского района // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 106–118.

Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России / С.А. Низяев, С.Д. Букин, А.К. Клитин и др. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2006. — 114 с.

Слизкин А.Г., Кобликов В.Н. Биологические предпосылки к оценке промысловых запасов и доли изъятия глубоководных крабов-стригунов в водах западной Камчатки и Приморья // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 10-й междунар. науч. конф., посвящ. 300-летию со дня рождения Г.В. Стеллера. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2009. — С. 251–254.

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

Судник С.А. О репродуктивной биологии креветки *Pandalus borealis* банки Флемиш Кап // Гидробиологические исследования в бассейне Атлантического океана : Тр. АтлантНИРО. — Калининград : АтлантНИРО, 2000. — Т. 2. — С. 85–92.

Хмелева Н.Н. Закономерности размножения ракообразных : моногр. — Минск : Наука и техника, 1988. — 208 с.

Хмелева Н.Н., Голубев А.П. Продукция кормовых и промысловых ракообразных : моногр. — Минск : Наука и техника, 1984. — 216 с.

Шагинян Э.Р. Особенности полового созревания самок краба-стригуна Бэрда *Chionoecetes bairdi* юго-западного побережья Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2009. — Вып. 12. — С. 97–100.

Burmeister A. Preliminary notes on the reproductive condition of mature female snow crabs (*Chionoecetes opilio*) from Disco Bay and Sisimiut, West Greenland // Crabs in cold water regions: biology, management, and economics. — Fairbanks, Alaska : Univ. of Alaska Sea Grant College Program, 2002. — АК-SG-02-01. — P. 255–267.

Jadamec L.S., Donaldson W.E., Cullenberg P. Biological field techniques for *Chionoecetes* crabs. — Fairbanks : Alaska Sea Grant College Program, 1999. — 80 p. DOI: 10.1139/f86-214.

Kruse G.H., Rebert A., Richar J.I. et al. Reproductive biology and fishery management of snow and Tanner crabs in the eastern Bering sea Kamchatka // PICES-2018 Annual Meeting : abstracts. — Yokohama, Japan, 2018. — P. 98.

Sainte-Marie B., Carrière C. Fertilization of the second clutch of eggs of snow crab, *Chionoecetes opilio*, from females mated once or twice after their molt to maturity // Fish. Bull. — 1995. — Vol. 93, № 4. — P. 759–764.

Urban D., Hart D. Biology of the Tanner crab *Chionoecetes bairdi* in Alaska: a report to the Alaska Board of Fisheries : Regional Information Report. — Kodiak, Alaska : Alaska Dept. of Fish and Game, Division of Commercial Fisheries, 1999. — № 4K99-22. — 16 p.

Webb J., Bednarski J. Variability in Reproductive Potential among Exploited Stocks of Tanner Crab (*Chionoecetes bairdi*) in Southeastern Alaska // Biology and management of exploited crab populations under climate change. — Fairbanks, Alaska : Alaska Sea Grant College Program, 2010. — P. 295–317. DOI: 10.4027/bmecipcc.2010.12.

Wickham D.E., Kuris A. Brood mortality estimation and role of symbionts in egg mortality of the Tanner crab, *Chionoecetes bairdi* in Alaskan waters // Proc. Intern. Symp. King and Tanner crabs. — Fairbanks : Alaska Sea Grant College Program, 1990. — P. 397–402.

Zheng J., Kruse G.H. Rebuilding probabilities under alternative management strategies for eastern Bering sea Tanner crabs // Alaska Fish. Res. Bull. — 2000. — Vol. 7. — P. 1–10.

Zheng J., Kruse G.H. Stock-Recruitment Relationships for Bristol Bay Tanner Crab // Alaska Fish. Res. Bull. — 1998. — Vol. 5, № 2. — P. 116–130.

References

Bukin, S.D. and Begalova, G.V., Change of the basic biological indicators of grass shrimp *Pandalus latirostris* in the Izmena Bay under the influence of the fishery, in *Marine coastal ecosystems. Seaweeds, invertebrates and products of their processing: Abstracts of Fourth International Conference*, Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2011, pp. 14–15.

Bukin, S.D. and Beryozova, O.N., Up-to-date status and prospects for pink shrimp (*Pandalus borealis*) fishery in the Tatar Strait, *Vopr. Rybolov.*, 2011, vol. 12, no. 4(48), pp. 690–701.

Buyanovsky, A.I., *Prognoz potentsial'nogo vylova pribrezhnykh bespozvonochnykh pri zatrudnenii s otsenkoy zapasa. Metodicheskiye rekomendatsii* (Potential catch of coastal invertebrates under the difficulties in stock assessment), Moscow: VNIRO, 2012.

Dulepov, V.I., *Produksionnyye protsessy v populyatsiyakh vodnykh zivotnykh* (Production processes in populations of aquatic animals), Vladivostok: Dal'nauka, 1995.

Ivanov, P.Yu., The modern population state of tanner crab (*Chionoecetes bairdi* Rathbun) in the Olutorsky Gulf, the Bering Sea, *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana* (Research of Water Biological Resources of Kamchatka and of the Northwest Part of Pacific Ocean), 2010, vol. 18, pp. 5–17.

Karasev, A.N., *Krab-strigun opilio severnoy chasti Okhotskogo morya (osobnosti biologii, zapasy, promysel)* (Snow Crab *opilio* of the northern part of the Sea of Okhotsk (biology features, reserves, fishing)), Magadan: Novaya poligrafiya, 2014.

Klinushkin, S.V., To the study of fertility of the snow crab *Chionoecetes bairdi* in Western Kamchatka, in *Chteniya pamyati akademika K.V. Simakova: tez. dokl. Vseros. nauch. konf.* (Conference Dedicated to the Memory of Academician K.V. Simakov: Conf. Proc.), Magadan: SVNTS DVO RAN, 2007, pp. 259–263.

Lakin, G.F., *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Vysshaya Shkola, 1990, 4th ed.

Mikhailova, O.G., Current state of stock for tanner crab *Chionoecetes bairdi* Rathbun, 1924 (Crustacea, Decapoda) at the south-eastern coast of Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 197, pp. 127–142. doi 10.26428/1606-9919-2019-197-127-142

Nizyaev, S.A. and Fedoseev, V.Ya., The reasons for the reduction in the number of crab generation and their reflection in its reproductive strategy, in *Rybokhozyaystvennyye issledovaniya v Sakhalino-Kuril'skom rayone i sopredel'nykh akvatoriyaakh* (Fisheries research in the Sakhalin-Kuril region and adjacent waters), Yuzhno-Sakhalinsk: Sakhalin. obl. kn. izd-vo, 1994, pp. 57–67.

Ogorodnikov, V.S., To fertility of *Chionoecetes bairdi* in South-West Kamchatka, in *Mater. 2 nauchn. konf. "Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morei"* (Proc. 2nd Sci. Conf. "Conservation of Biodiversity in Kamchatka and the Adjacent Seas"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamshat, 2001, pp. 183–184.

Perveeva, E.R. and Bukin, S.D., Reproductive parameters of female deepwater red snow crabs in the area of sakhalin and kuril islands, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 172, pp. 106–118.

Nizyaev, S.A., Bukin, S.D., Klitin, A.K., Perveeva, E.R., Abramova, E.V., and Krutchenko, A.A., *Posobiye po izucheniyu promyslovykh rakoobraznykh dal'nevostochnykh morei Rossii* (Hand-book for the Study of Commercial Crustaceans in the Far Eastern Seas of Russia), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2006.

Slizkin, A.G. and Koblikov, V.N., Biological approach to an estimation of commercial stocks and exploitation rate of deep-water Tanner crab off the western Kamchatka and Primorsky Pegijn, in *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters: Materials of X scientific conference, is dedicated to 300th anniversary of the birth of G.V. Steller*, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2009, pp. 251–254.

Slizkin, A.G. and Safronov, S.G., *Promyslovye kraby prikamchatskikh vod* (Commercial Crabs of Kamchatkan Coastal Waters), Petropavlovsk-Kamchatsky: Severnaya Patsifika, 2000.

Sudnik, S.A., On the reproductive biology of *Pandalus borealis* shrimp from Flemish Cup banks, in *Gidrobiologicheskkiye issledovaniya v bassejne Atlanticheskogo okeana: Tr. AtlantNIRO* (Works AtlantNIRO "Hydrobiological research in the Atlantic Ocean basin"), Kaliningrad: AtlantNIRO, 2000, vol. 2, pp. 85–92.

Khmeleva, N.N., *Zakonomernosti razmnozheniya rakoobraznykh* (Breeding patterns of crustaceans), Minsk: Nauka i tekhnika, 1988.

Khmeleva, N.N. and Golubev, A.P., *Produktsiya kormovykh i promyslovykh rakoobraznykh* (Production of forage and commercial crustaceans), Minsk: Nauka i tekhnika, 1984.

Shaginyan, E.R., Female Bairdi snow crab *Chionoecetes bairdi* maturation size on the southwest coast of Kamchatka, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2009, vol. 15, pp. 97–100.

Burmeister, A., Preliminary notes on the reproductive condition of mature female snow crabs (*Chionoecetes opilio*) from Disco Bay and Sisimiut, West Greenland, *Crabs in cold water regions: biology, management, and economics*, Fairbanks, Alaska: Univ. of Alaska Sea Grant College Program, 2002, AK-SG-02-01, pp. 255–267.

Jadamec, L.S., Donaldson, W.E., and Cullenberg, P., *Biological field techniques for Chionoecetes crabs*, Fairbanks: Alaska Sea Grant College Program, 1999. doi: 10.1139/f86-214

Kruse, G.H., Rebert, A., Richar, J.I., Slater, L.M., and Webb, J.B., Reproductive biology and fishery management of snow and Tanner crabs in the eastern Bering sea Kamchatka, *PICES-2018 Annual Meeting: abstracts*, Yokohama, Japan, 2018, p. 98.

Sainte-Marie, B. and Carrière, C., Fertilization of the second clutch of eggs of snow crab, *Chionoecetes opilio*, from females mated once or twice after their molt to maturity, *Fish. Bull.*, 1995, vol. 93, no. 4, pp. 759–764.

Urban, D. and Hart, D., Biology of the Tanner crab *Chionoecetes bairdi* in Alaska: a report to the Alaska Board of Fisheries, *Regional Information Report*, Kodiak, Alaska: Alaska Dept. of Fish and Game, Division of Commercial Fisheries, 1999, no. 4K99-22.

Webb, J. and Bednarski, J., Variability in Reproductive Potential among Exploited Stocks of Tanner Crab (*Chionoecetes bairdi*) in Southeastern Alaska, *Biology and management of exploited crab populations under climate change*, Fairbanks, Alaska: Alaska Sea Grant College Program, 2010, pp. 295–317. doi 10.4027/bmccpcc.2010.12

Wickham, D.E. and Kuris, A., Brood mortality estimation and role of symbionts in egg mortality of the Tanner crab, *Chionoecetes bairdi* in Alaskan waters, *Proc. Intern. Symp. King and Tanner crabs*, Fairbanks: Alaska Sea Grant College Program, 1990, pp. 397–402.

Zheng, J. and Kruse, G.H., Rebuilding probabilities under alternative management strategies for eastern Bering sea Tanner crabs, *Alaska Fish. Res. Bull.*, 2000, vol. 7, pp. 1–10.

Zheng, J. and Kruse, G.H., Stock-Recruitment Relationships for Bristol Bay Tanner Crab, *Alaska Fish. Res. Bull.*, 1998, vol. 5, no. 2, pp. 116–130.

Поступила в редакцию 19.08.2020 г.

После доработки 4.09.2020 г.

Принята к публикации 3.12.2020 г.