

## Промысловые виды и их биология

УДК: 595.384.2

Определение широкопалости у крабов-стригунов  
рода *Chionoecetes* в полевых условияхС.И. Моисеев<sup>1</sup>, А.И. Буяновский<sup>1</sup>, С.А. Моисеева<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва

<sup>2</sup> Институт биофизики клетки РАН (ФГБУН «ИБК РАН»), г. Пущино, Московская область

E-mail: moiseev@vniro.ru; albuy@mail.ru

Анализируются данные о взаимосвязи между высотой клешни и шириной карапакса крабов-стригунов (род *Chionoecetes*) из Охотского и Берингова морей. Для быстрого разделения морфометрически зрелых (широкопалых) и незрелых (узкопалых) самцов предложен коэффициент морфометрической зрелости (К%), рассчитываемый как отношение высоты клешни и ширины карапакса, выраженное в процентах. Граничное значение К%, позволяющее идентифицировать широкопалых и узкопалых особей самцов с вероятностью свыше 95% для крабов-стригунов Бэрда и ангулятуса равно 16; для краба-стригуна опилио — 21% (Западная Камчатка, северная часть Охотского моря, Восточный Сахалин, Корякский район Берингова моря) или 19% (Наваринский район Берингова моря, центральная часть Охотского моря). Предполагается, что у узкопалых самцов краба-стригуна опилио наступление физиологической и морфометрической половой зрелости происходит при значениях К%, равных 14 и 20% соответственно. Обсуждается взаимосвязь наступления морфометрической зрелости с биохимическими показателями гемолимфы и развитием мышц. Предложена общая схема роста самцов крабов-стригунов с учётом альтернативности в возрасте наступления физиологической и морфометрической зрелости, а также — в возрасте прохождения терминальной линьки.

**Ключевые слова:** терминальная линька, широкопалые и узкопалые самцы, *Chionoecetes bairdi*, *Chionoecetes opilio*, *Chionoecetes angulatus*, коэффициент морфометрической половозрелости, ширина карапакса, высота клешни, гемолимфа, мышцы, районы, Берингово и Охотское моря.

## ВВЕДЕНИЕ

В дальневосточных морях России из десяти промысловых видов крабов четыре вида представляют род *Chionoecetes*. Два вида населяют шельф и верхнюю часть материкового склона — краб-стригун опилио (*C. opilio* (Fabricius, 1788)) и краб-стригун Бэрда (*C.*

*bairdi* Rathbun, 1924), а два глубоководных вида населяют батиналь — краб-стригун ангулятус (*C. angulatus* Rathbun, 1924) и краб-стригун красный (*C. japonicus* Rathbun, 1932). Для рыбохозяйственной отрасли России эти запасы имеют больше значение [Антонов и др., 2016], так в дальневосточных морях

крабы-стригуны составляют до 65% объемов вылова от общего допустимого улова (ОДУ) всех промысловых видов крабов.

Характерной особенностью онтогенеза крабов-стригунов является терминальная линька самцов, наступающая при достижении ими половозрелости и приводящая к остановке дальнейшего роста. У промысловых видов крабов-стригунов рода *Chionoecetes* процесс терминальной линьки очень вариативен и может проходить при ширине карапакса (ШК) от 4–6 см до 10–13 см. Такая вариативность прохождения конечной линьки обусловлена влиянием на процесс роста крабов-стригунов биотических и абиотических факторов позволяющих запустить морфологические, физиологические и биохимические преобразования в организме крабов [Слизкин, Сафронов, 2000; Слизкин и др., 2001 а, б; 2010; Слизкин, 2008; Paul A., Paul J., 1995; Sainte-Marie et al., 1993; 1995; 2008; Otto, 1998]. Наиболее важным фактором, влияющим на запуск терминальной линьки, считается температурный режим [Dawe et al., 2012]. В 1986 г. канадские учёные Джерард Конан и Мишель Комо [Conan, Comeau, 1986] впервые описали влияние терминальной линьки на морфометрическую половозрелость для самцов краба-стригуна опилио из района Ньюфаундленд. Эта работа вызвала бурную полемику среди северо-американских карцинологов [Donaldson, Johnson, 1988; Comeau, Conan, 1992; Sainte-Marie et al., 1995; Otto, 1998], которая продолжалась вплоть до начала нулевых годов: «Продолжается оживленная дискуссия о существовании терминальной линьки для самцов при морфометрической зрелости.» [Jadamec et al., 1999, стр. 13]. С середины 90-х гг. Б.Г. Ивановым и В.И. Соколовым [1997] в отечественную карцинологию были введены два термина для крабов-стригунов — широкопалые самцы (ШПС) и узкопалые самцы (УПС). В первом случае термин применяется для особей самцов после завершения терминальной (конечной) линьки, а во втором — для особей продолжающих участвовать в личном процессе. К середине нулевых годов терминальная линька самцов крабов-стригунов и её значение были уже широко признаны в среде карцинологов [Карасев, 2014].

В настоящее время имеется большое число работ, в которых исследуется влияние аллометрического роста крабов-стригунов на онтогенез и морфофизиологические особенности после терминальной линьки, приводятся графики и функции описывающие зависимость высоты клешни (ВКл) от ШК для широкопалых и для узкопалых самцов [Михайлов и др., 2003; Слизкин, 2008; Карасев, 2009; 2014; Иванов, 2010; Шагинян и др., 2012; Мельник и др., 2014; Слизкин, Кобликов, 2013; 2014; Алексеев и др., 2017; Буяновский, Алексеев, 2017; Буяновский, Горянина, 2018; Sainte-Marie et al., 1995; Tamone et al., 2005]. Как правило, удовлетворительное разделение самцов на узкопалых и широкопалых возможно только после создания полного массива и его последующей обработки с помощью методов многомерного анализа. В этих условиях разделение особей крабов-стригунов на ШПС и УПС в полевых условиях, на стадии формирования массива данных, затруднительно или практически невозможно. Целью данной работы является разработка надёжного и простого критерия, позволяющего оперативно разделять функциональные группы самцов крабов-стригунов на этапе сбора материала.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили промеры ШК и ВКл у самцов трёх видов крабов-стригунов рода *Chionoecetes*, выполненные в рейсах в Охотском и Беринговом морях в период с 2006 по 2016 г. (табл. 1). Размер ШК измеряли с точностью до 1 мм, а размер ВКл — до 0,1 мм. Все промеры были выполнены одним из авторов (С.М.) штангенциркулем с одним и тем же классом точности измерения. Обмеры проводили у крабов с целым карапаксом, с двумя неповрежденными и не регенерированными клешненоносными конечностями.

Морфометрические промеры для каждого вида крабов группировали по небольшим районам, где ведётся промысел крабов-стригунов или где проводились учётные ловушечные съёмки. В Беринговом море нами выделено 2 традиционных района — Корякский и Наваринский [Федотов, 2017]. В Охотском море было выделено 5 участков, расположенных в соответствующих рыбопромысловых подзо-

Таблица 1. Районы и сроки работ, объём материала

Регион	Район	Координаты (с. ш.; в. д.)	Годы	Измерено крабов, экз.		
				<i>S.opilio</i>	<i>S.bairdi</i>	<i>S.angulatus</i>
Берингово море	Наваринский	60°30'–62°30'; 176°00'–179°00'*	2006–2008; 2010–2012	613	1213	–
	Корякский	59°30'–62°30'; 170°30'–176°00'	2010, 2012	1491	107	–
	Западная Камчатка	54°00'–60°00'; 154°00'–158°00'	2004; 2007–2008; 2011; 2014–2015	1380	–	–
Охотское море	Юго-Западная Камчатка	51°30'–54°00'; 155°00'–156°30'	2006; 2008; 2011; 2014–2015	–	1177	–
	Северная часть	56°00'–58°00'; 148°00'–151°00'	2006–2008, 2010, 2014–2016	1954	–	–
	Центральная часть	55°30'–56°00'; 148°00'–151°00'	2008, 2010, 2015–2016	1612	–	103
	Восточный Сахалин	48°00'–50°00'; 145°00'–146°00'	2015–2016	794	–	–

\*179°00' з. д.

нах<sup>1</sup> — Западно-Камчатской, Камчатско-Курильской (Юго-Западная Камчатка), Северо-Охотоморской и Восточно-Сахалинской. Всего, таким образом, было сформировано: 3 массива по *S. bairdi*, 6 — по *S. opilio*, 1 — по *S. angulatus* (табл. 1).

Для определения коэффициента морфометрической зрелости (К%) использовали формулу:

$$K\% = (VK_{\lambda}/ШК) \times 100\%. \quad (1)$$

Стандартную обработку массивов выполняли с применением дискриминантного анализа [Буяновский, Горянина, 2018]. Для этого полученные данные вначале логарифмировали, затем для каждой (*i*-й) особи вычисляли индекс:

$$I_i = (\ln VK_{\lambda_i} - C) / \ln ШК_i, \quad (2)$$

где *C* — расчётное значение свободного члена в уравнения регрессии.

<sup>1</sup> Границы рыбопромысловых районов определяются Приказом Министерства рыбного хозяйства СССР от 09.09.1980 г. № 408 «О разграничении Мирового океана на промысловые районы в новых условиях промысла», а также дополнениями и изменениями, внесенными в него приказами Министерства рыбного хозяйства СССР от 08.08.1988 № 350 и от 10.03.1989 № 126.

После расчёта индекса все его значения делили на 2 массива, каждый из которых характеризуется нормальным распределением. Для разделения использовали ПО FISAT II — FAO-ICLARM Stock Assessment Tool [Gayanilo et al., 2005]. После разделения каждому значению индекса был присвоен ранг ШПС или УПС, и далее значения логарифмов ВК<sub>λ</sub>, логарифмов ШК и рангов были обработаны методом дискриминантного анализа (ПО «STATISTICA»), который позволил исправить ранги, к которым по результатам разделения индексов *I<sub>i</sub>* ошибочно были отнесены некоторые особи. В отличие от методики, описанной ранее [Буяновский, Горянина, 2018], обработку массива с помощью дискриминантного анализа выполняли не один раз, а несколько — до тех пор, пока ошибочные ранги переставали выявляться.

Для выделения границ между когортами по коэффициенту К% был применён тот же способ, что и при первичном разделении ШПС и УПС: вначале все значения К%, рассчитанные для краба-стригуна опилио (из всех районов), были ранжированы с шагом 0,5 мм. Затем (в отличие от метода описанного выше) рассчитанные частоты были сглажены методом 16-членной скользящей средней [Буяновский, 2004] и обработаны для выявления смеси нор-

мальных распределений с помощью программы FISAT (см. выше).

В 2015–2016 гг. у 178 особей краба-стригуна опилио из разных районов Охотского моря (рис. 1) дополнительно к морфометрическим промерам были собраны биохимические пробы гемолимфы и технологические параметры, характеризующие наполнение конечностей крабов мышечной тканью. Сбор и обработка проб проводились по общепринятой методике [Моисеев и др., 2012; 2013; Моисеев, Моисеева, 2017; Moiseev et al., 2013]. По биохимическим пробам определяли содержание белка в гемолимфе (СБГ), а по наполнению конечностей мышечной тканью (НКМТ) и её относительной гидратации оценивали физиологическое состояние крабов.

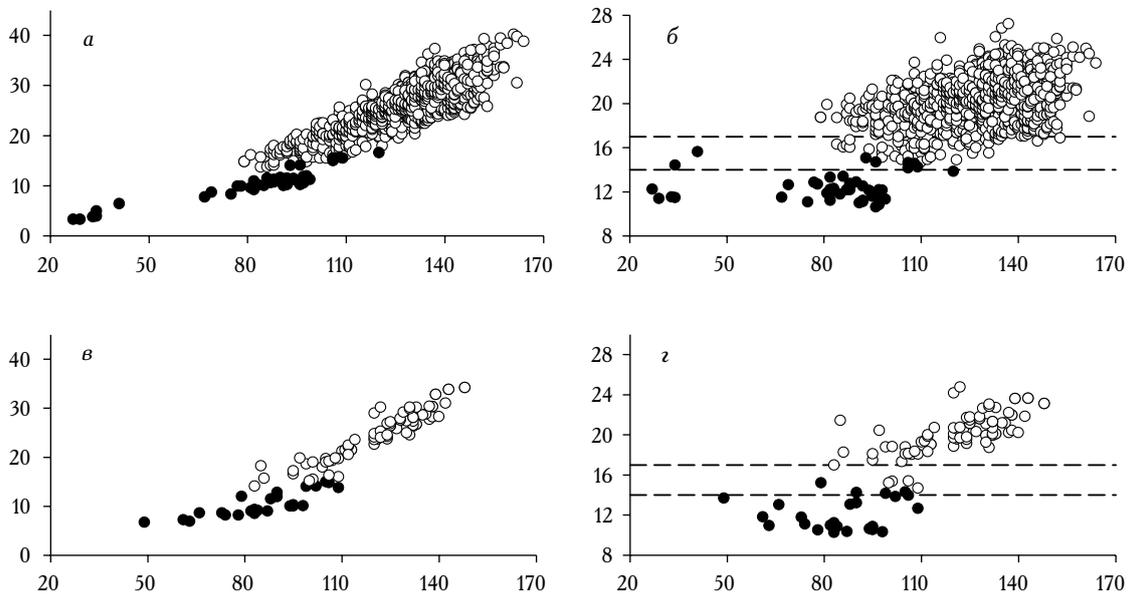
### РЕЗУЛЬТАТЫ

*Краб-стригун Бэрда, Берингово море.* Зона перекрытия по К%, куда попадали как широкопалые, так и узкопалые особи, в Корякском и Наваринском районах была одинаковой и располагалась между 14 и 17%, (рис. 1 б, г). Доли узкопалых и широкопалых самцов,

разделенных ранее методом дискриминантного анализа (рис. 1 а, в), ниже и выше зоны перекрытия составили соответственно в Корякском районе 82 и 94, в Наваринском — 84 и 99%.

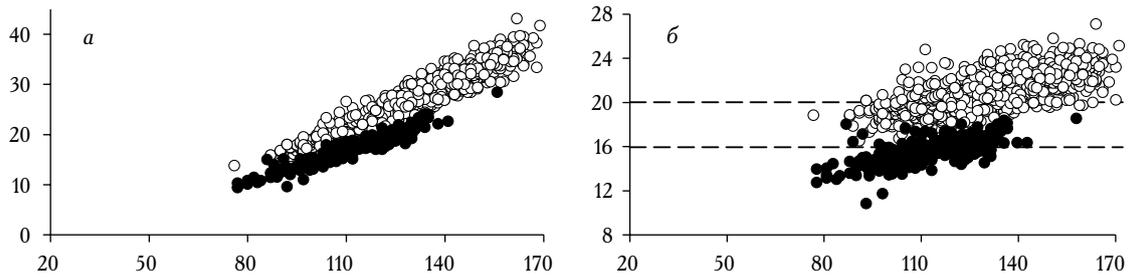
*Краб-стригун Бэрда, Охотское море.* Зона перекрытия по К% располагалась между 16 и 20% (рис. 2 б), т. е. — несколько выше, чем в Беринговом море. Доли узкопалых и широкопалых самцов, разделённых ранее методом дискриминантного анализа (рис. 2 а), ниже и выше зоны перекрытия составили соответственно 87 и 71%

*Краб-стригун опилио, Берингово море.* Зона перекрытия по К% в Корякском и Наваринском районах была различной (рис. 3). Для крабов из Наваринского района она располагалась в диапазоне 18–20% (рис. 3 б), Корякского — 19–22% (рис. 3 г). Доли узкопалых и широкопалых самцов, разделённых ранее методом дискриминантного анализа (рис. 3 а, в), ниже и выше зоны перекрытия составили соответственно в Наваринском районе 80 и 98%, в Корякском — 78 и 90%.

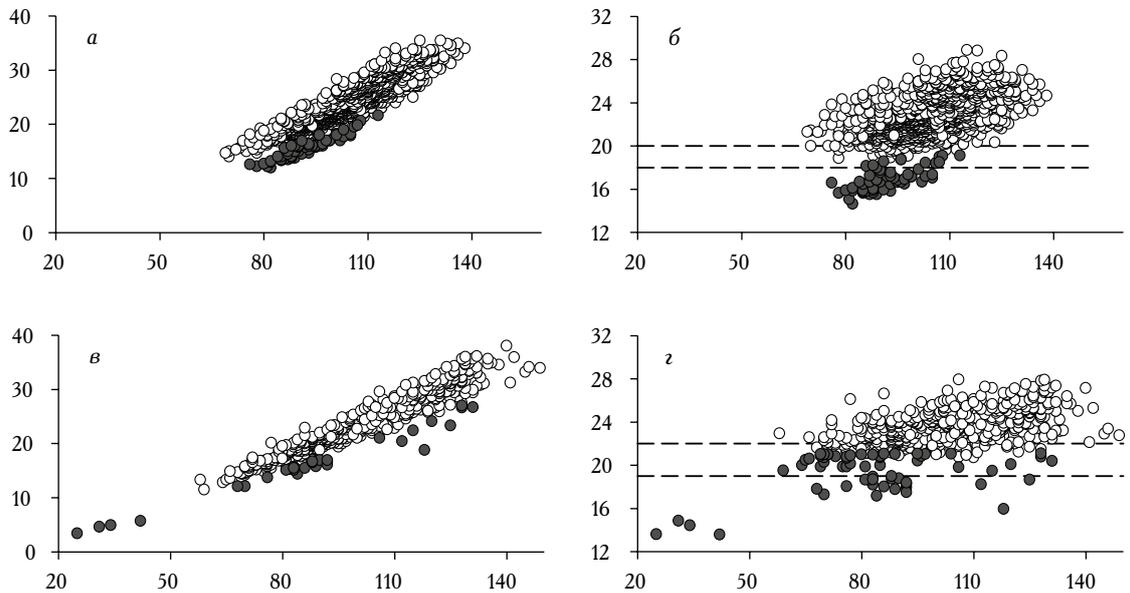


**Рис. 1.** Соотношение широкопалых (○) и узкопалых (●) самцов краба-стригуна Бэрда в Корякском (а-б) и Наваринском (в-г) районах Берингова моря. Слева — результаты дискриминантного анализа, справа — измерения коэффициента К%

Обозначения: пунктирными линиями (верхняя и нижняя) дана зона с границей максимального коэффициента К% для узкопалых самцов (верхняя граница) и с границей минимального коэффициента К% для широкопалых самцов (нижняя граница); на рисунках б и г темными и светлыми кружками обозначены те же особи, что были выделены методом дискриминантного анализа (а и в-соответственно); по оси абсцисс — ширина карапакса, мм; по оси ординат — высота клешни, мм (а, в), или К% (б, г)



**Рис. 2.** Соотношение широкопалых (○) и узкопалых (●) самцов краба-стригуна Бэрда в Охотском море по результатам дискриминантного анализа (а) и измерения коэффициента морфометрической зрелости К% (б) Обозначения такие же, как на рис. 1.

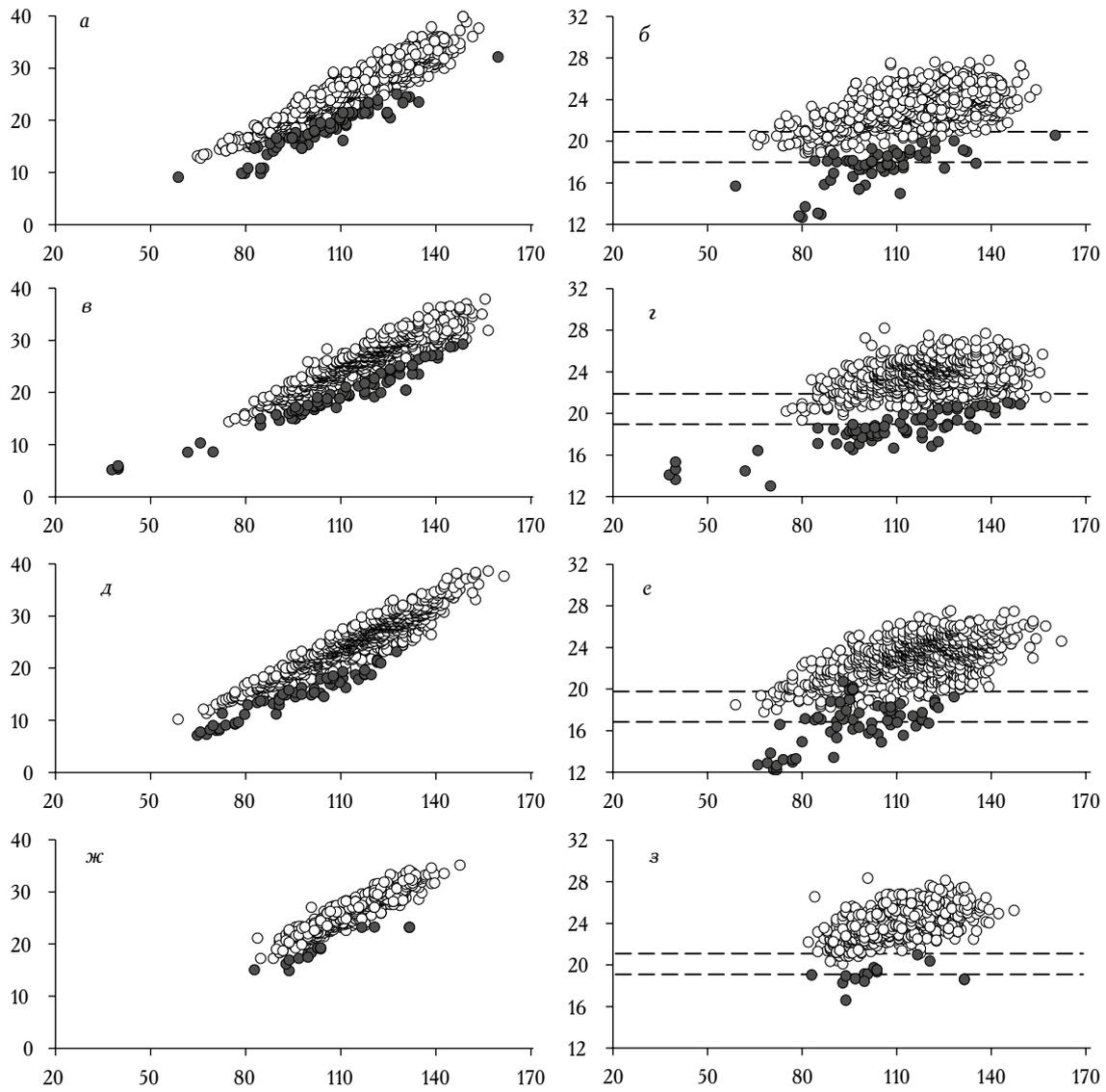


**Рис. 3.** Соотношение широкопалых (○) и узкопалых (●) самцов краба-стригуна опилию в Наваринском (а-б) и Корякском (в-з) районах Берингова моря. Рисунки по результатам дискриминантного анализа расположены слева, а измерения коэффициента морфометрической зрелости К% справа Обозначения такие же, как на рис. 1.

*Краб-стригун опилию, Охотское море.* Зона перекрытия по К% в разных районах была различной (рис. 4). Для крабов с Западной Камчатки она располагалась в диапазоне 18–21%, северной части Охотского моря — 19–22%, центральной части Охотского моря — 17–20%, Восточного Сахалина — 19–21%. Доли узкопалых и широкопалых самцов, разделенных ранее методом дискриминантного анализа (рис. 4 а, в, д, ж), ниже и выше зоны перекрытия составили соответственно: у Западной Камчатки 48 и 94%, в северной части Охотского моря — 60 и 88%, в центральной части Охотского моря — 49 и 96%, у Восточного Сахалина 50 и 99%.

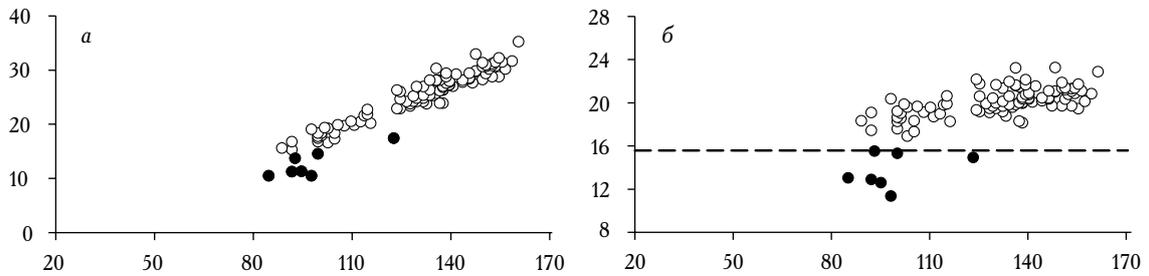
*Краб-стригун ангулятус.* Для самцов данного вида зоны перекрытия отмечено не было, скорее наоборот — при значении К% более 16 все самцы были широкопалыми, а при значении К% менее 17 — все самцы были узкопалыми (рис. 5). Возможно, отсутствие зоны перекрытия связано с относительно небольшим объёмом выборки (103 экз.).

Таким образом, полученные выше результаты для трёх видов крабов-стригунов показывают, что, во-первых, коэффициент морфометрической зрелости К% с разной степенью надёжности позволяет разделять широкопалых и узкопалых особей. Во-вторых, для разных районов обитания или единиц запаса [Алексеев



**Рис. 4.** Соотношение широкопалых (○) и узкопалых (●) самцов краба-стригуна опилию у Западной Камчатки (а-б), в северной части Охотского моря (в-г), в центральной части Охотского моря (д-е) и у Восточного Сахалина (ж-з). Рисунки по результатам дискриминантного анализа расположены слева, а измерения коэффициента морфометрической зрелости К% справа

Обозначения такие же, как на рис. 1.



**Рис. 5.** Соотношение широкопалых (○) и узкопалых (●) самцов краба-стригуна ангулятуса по результатам дискриминантного анализа (а) и измерения коэффициента морфометрической зрелости К% (б)

Обозначения такие же, как на рис. 1.

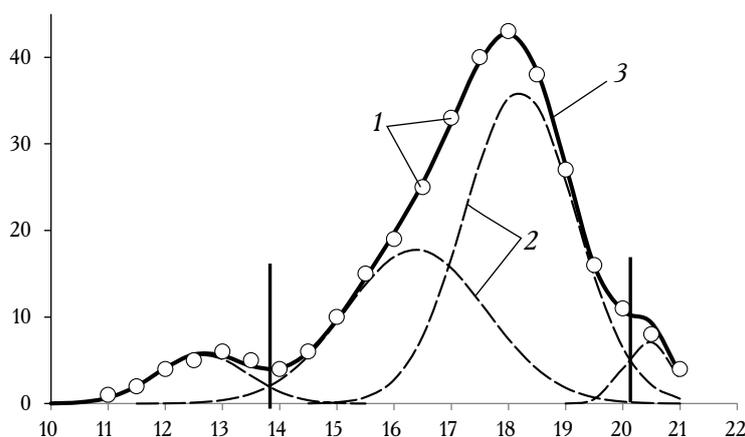
и др., 2017], граничные значения коэффициента  $K\%$  могут быть разными.

*Размерные когорты среди узкопалых самцов.* На примере краба-стригуна опилио при разделении УПС наилучшая аппроксимация была получена для 4 нормальных распределений (рис. 6), пересекающихся в области 14, 17 и 20%. На границах 14 и 20% результирующая траектория резко меняет форму, а на границе 17% изгибов не происходит.

*Биохимические и физиологические исследования.* Ранее биохимические и физиологические исследования ВНИРО проводились для изучения жизнеспособности крабов в условиях промыслового стресса. Исследования показали высокую ответную реакцию организма крабов-стригунов на внешние воздействия — хендлинг и декомпрессию. Эти изменения касались оперативного, в течение нескольких дней, трансформирования концентрации гемоцианина, основного белка в гемолимфе крабов [Моисеев и др., 2012; 2013; Moiseev et al., 2013]. Исходя из этого нами было выдвинуто предположение, что в период прохождения терминальной линьки или после ее завершения в гемолимфе крабов могут происходить серьёзные изменения, которые могут повлиять на содержание белка в крови крабов-стригунов.

В связи с этим в Охотском море были исследованы две группы особей *S. opilio* — первая группа самцов, находящихся в промежуточной зоне с коэффициентом  $K\%$  18–20, и вторая группа самцов с  $K\%$  более 20% (см. рис. 4). В первой группе было проанализировано 22 экз., во второй — 156 экз. Собранный материал показал, что как наполнение конечностей мышцами, так и содержание белка в крови у обеих групп варьирует в относительно равных пределах от 1,8 до 8,7 г/100 мл СБГ и от 25–40 до 100% НКМТ. При этом средние значения СБГ в первой и второй группах составили 4,5 и 4,9 г/100 мл и НКМТ 76,6 и 86,9% соответственно. Но при рассмотрении этих параметров в зависимости от внешнего состояния карапакса крабов было отмечено значительное расхождение значений между особями самцов из промежуточной зоны и непосредственно самцов с коэффициентом  $K\% > 20$  (табл. 2–3).

Для самцов *S. opilio* из промежуточной группы ( $K\%$  18–20) колебания СБГ было характерным для особей совершающих межлиночные циклы. Так, после линьки на ранних стадиях (внешнее состояние карапакса) СБГ было низким и достигало максимальных значений в 3-й поздней стадии, а затем в 4-й предлиночной стадии происходило незначительное снижение СБГ (табл. 2). У крабов из промежуточной группы НКМТ было подвержено



**Рис. 6.** Размерные когорты, полученные при расщеплении смеси нормальных распределений значений  $K\%$  (по оси абсцисс).

По оси ординат — сглаженные частоты. 1 — эмпирические значения (при размерном шаге 0,5; сглажены методом скользящей средней); 2 — нормальные распределения; 3 — суммарная траектория; вертикальными линиями обозначены условные границы между когортами 1–2 и 3–4

стандартному колебанию, свойственному линияющим особям, — низкое НКМТ у особей с внешним состоянием карапакса в постлиночных стадиях и вплоть до 3-й ранней стадии. Высокое НКМТ наблюдалось только у особей в 3-й промежуточной и в 3-й поздней стадиях. В дальнейшем у особей промежуточной группы с коэффициентом К% 18–20 с внешним состоянием карапакса, соответствующем 4-й стадии, отмечалось снижение НКМТ, а в мышечной ткани увеличивалось содержание воды (наблюдалось гидратация тканей, характерная для предлиночного состояния УПС).

Для самцов *S. opilio* из второй группы (К% >20) колебания СБГ можно разделить на две фазы. Первая фаза — характерна для особей совершивших недавно терминальную линьку, у таких особей СБГ увеличивается синхронно с внешним старением карапакса, которое по внешним признакам соответствует 2-й и 3-й ранней стадии состояния карапакса. СБГ достигает максимальных значений

у самцов в стадии по внешним признакам соответствующей 3-й поздней стадии (табл. 3). После этого, у самцов наступает вторая фаза, и внешнее состояние постепенно напоминает 4-стадию линияющих особей, но из-за многомесячной продолжительности старения карапакс характеризуется различной степенью его изношенности. У таких особей сильно падает значение СБГ, а НКМТ понижается незначительно. У крабов на этой фазе мышечная масса снижается, но обводнение мышц не отмечено.

Но, наиболее наглядно сходство и различие между двумя группами самцов *S. opilio*, имеющих коэффициент К% 18–20 и более 20 (табл. 2–3) видно при графическом сравнении этих групп (рис. 7).

Для самцов, входящих в группу с коэффициентом К% 18–20, характерно постепенное увеличение концентрации белка в гемолимфе от постлиночных стадий до 3-й поздней стадии и относительно небольшое снижение в 4-й стадии. Такое колебание СБГ характерно только

**Таблица 2.** СБГ и НКМТ у самцов *S. opilio* из группы с К% равным 18–20

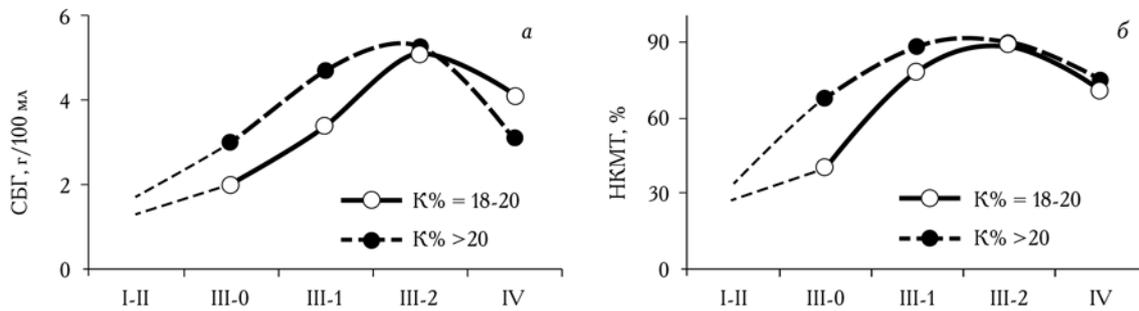
Состояние карапакса УПС	N	Содержание белка в гемолимфе			Наполнение конечностей мышечной тканью		
		г/100 мл	г/100 мл	г/100 мл	%	%	%
		экз.	минимум	максимум	средняя	минимум	максимум
II	–	н/д*	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
III-0	1	2,0	2,0	2,0	35	40	40
III-1	1	3,4	3,4	3,4	75	80	78
III-2	8	2,7	6,8	5,1	75	95	89,4
IV	12	2,7	5,8	4,1	45	90	71,2

\*н/д — нет данных.

**Таблица 3.** СБГ и НКМТ у самцов *S. opilio* из группы с К% свыше 20

Состояние карапакса ШПС	№	Содержание белка в гемолимфе			Наполнение конечностей мышечной тканью		
		г/100 мл	г/100 мл	г/100 мл	%	%	%
		экз.	минимум	максимум	средняя	минимум	максимум
II	–	н/д*	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
III-0	7	1,9	4,5	3,0	40	85	67,3
III-1	55	2,8	8,0	4,7	60	98	87,8
III-2	89	2,8	8,7	5,3	55	100	88,8
IV	7	1,8	5,7	3,1	40	90	74,6

\*н/д — нет данных.



**Рис. 7.** Биохимические и физиологические показатели краба-стригуна опилио для двух групп — с коэффициентом К% 18–20 и более 20:

А — среднее значение содержания белка в гемолимфе (СБГ); Б — среднее значение наполнения конечностей мышечной тканью (НКМТ) (точечными линиями показан тренд на снижение концентрации СБГ и НКМТ к предполагаемому минимуму на постлиночных стадиях I–II (Моисеев и др., 2012; 2013))

для крабов, совершающих межлиночные циклы. Для самцов, входящих в группу с коэффициентом К% более 20, характерен быстрый темп синтеза белка до 3-й стадии и значительное снижение СБГ в 4-й стадии (рис. 7 А), подобное снижение СБГ в 4-й стадии характерно для крабов, прошедших терминальную линьку.

Наполнение мышечной массой конечностей в зависимости от состояния крапакса у обеих групп *S. orilio* (К% 18–20 и К% >20) самцов развивается сходно, как и концентрации СБГ — быстрый темп увеличения мышечной массы до 3-й стадии, но уже в 4-й стадии снижение НКМТ происходит незначительно и практически синхронно для двух групп (рис. 7 Б). Как отмечалось выше, для группы самцов с К% 18–20 НКМТ в 4-й стадии была характерна гидратация мышечной массы, а у самцов группы с К% >20 гидратации мышц не было. На рисунке 7 видно, что у крабов с К% >20 синтез белка в гемолимфе и наращивание мышечной массы происходит значительно быстрее, чем у крабов из буферной зоны с К% 18–20. По-видимому, в группу с К% 18–20 входили в основном узкопалые особи, а во вторую группу с К% >20 входили в основном широкопалые особи.

Полученные результаты по вариативности содержания белка в гемолимфе и степени наполнения конечностей мышечной массой (табл. 2–3, рис. 7) могут служить дополнительными критериями установления принадлежности самцов краба-стригуна опилио из группы осо-

бей с К% 18–20 к узкопалым самцам, а с К% выше 20 — к широкопалым самцам.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

*Граничные значения коэффициента К%.* Использование коэффициента К% позволяет более или менее надежно разделять широкопалых и узкопалых самцов различных видов крабов-стригунов (см. рис. 1–5). Однако, за исключением краба-стригуна ангулятуса, для каждой единицы запаса существует зона перекрытия, куда может входить от 13 до 52% узкопалых самцов и — от 1 до 29% широкопалых самцов. Это означает, что для значительной части крабов применение коэффициента К% с учётом этой зоны не позволяет надежно идентифицировать морфометрическую половозрелость. Поэтому вместо зон перекрытия мы попытались использовать граничные значения, позволяющие увеличить надежность идентификации.

При установлении границы первоначально было выбрано значение, соответствующее середине зоны перекрытия и округлённое с точностью до 0,5. Для краба-стригуна ангулятуса было установлено значение К%, равное 16,5, которое располагалось посередине между «вывернутыми» границами (см. выше). Все особи *S. angulatus* (100%), для которых К% был выше этого значения, относились к широкопалым самцам, а ниже — к узкопалым.

Для краба-стригуна Бэрда Берингова моря такой границей было значение 15,5%, которая

также соответствовала середине зоны перекрытия. Свыше 95% крабов, для которых К% был больше этой величины, относилось к широкопалым самцам, а меньше или равной ей — к узкопалым самцам. Для крабов *S. bairdi* Юго-Западной Камчатки аналогичным образом было установлено значение в 18,0%.

Наибольшее затруднение вызвало установление границы для краба-стригуна опилио. Так для широкопалых самцов границы, проведённые посередине зон перекрытия, отсекали от 98 до 100% всех измеренных особей. Но для узкопалых самцов *S. opilio* эта величина варьировала от 88 до 99%, т. е. — для некоторых районов обитания (единиц запаса) средняя граница перекрытия отсекала менее 95% особей. Введение единых значений К%, равных 20, 20,5 и 21, также не позволило удовлетворительно ( $\geq 95\%$ ) разделить эти группы самцов во всех единицах запаса (районах обитания).

Учитывая эти обстоятельства для каждой единицы запаса граничное значение подбирали индивидуально. По результатам подбора были оставлены две границы — 19 и 21% (табл. 4). При таких границах во всех случаях выше и ниже оказывалось  $\geq 95\%$  широкопалых и узкопалых самцов соответственно. Разные значения границ для крабов из двух районов, относящихся к одной единице запаса, могут свидетельствовать, что они принадлежат

к разным популяциям [Алексеев и др., 2017], в особенности, если учесть что скопления достаточно отчетливо разделяются [Буяновский, Алексеев, 2017].

Кроме того, для удобства дальнейшего применения коэффициенты К% для крабов-стригунов *S. angulatus* и *S. bairdi* были округлены до целочисленных значений.

Полученные значения К% могут вполне успешно использоваться для экспресс-анализа при необходимости оперативной оценки состояния запаса. Вместе с тем, для окончательной оценки соотношения между широкопалыми и узкопалыми особями, после формирования полного массива, требуется стандартная обработка с применением дискриминантного анализа.

*Аллометрия и половозрелость.* Размеры, при которых у крабов-стригунов происходит аллометрия и наблюдается терминальная (конечная) линька, варьируют в широком диапазоне от 4 до 13–14 см. Морфометрическая и физиологическая роль терминальной линьки, приводящей к формированию широкопалых самцов в онтогенезе крабов-стригунов, уже достаточно хорошо изучена. Показано, что разделение самцов на широкопалых и узкопалых приводит к более обоснованному и корректному расчёту промыслового запаса [Слиз-

**Таблица 4.** Граничные значения коэффициента К%, позволяющие разделять узкопалых (УПС) и широкопалых (ШПС) самцов крабов-стригунов

Вид	Район	УПС			ШПС		
		Граница, %	Доля, %	n	Граница, %	Доля, %	n
Ch. angulatus	Центральная часть Охотского моря	$\leq 16,0$	100,0	8	$> 16,0$	100,0	95
	Наваринский	$\leq 16,0$	100,0	26	$> 16,0$	98,8	81
Ch. bairdi	Корякский	$\leq 16,0$	100,0	44	$> 16,0$	97,8	1168
	Юго-Западная Камчатка	$\leq 18,0$	97,2	252	$> 18,0$	96,9	924
	Наваринский	$\leq 19,0$	96,6	59	$> 19,0$	99,9	1430
Ch. opilio	Корякский	$< 21,0$	96,3	27	$\geq 21,0$	95,6	567
	Западная Камчатка	$< 21,0$	100,0	84	$\geq 21,0$	99,1	1288
	Северная часть Охотского моря	$< 21,0$	97,0	66	$\geq 21,0$	97,7	1318
	Центральная часть Охотского моря	$\leq 19,0$	95,2	61	$> 19,0$	98,6	1540
	Восточный Сахалин	$< 21,0$	100,0	16	$\geq 21,0$	98,8	777

кин, Сафронов, 2000; Слизкин и др., 2001; 2010; Крылов, 2001; Михайлов и др., 2003; Первеева, 2005; Слизкин, 2008; Карасев, 2009; 2014; Иванов, 2010; Мельник и др., 2014; Слизкин, Кобликов, 2013; 2014; Алексеев, Буяновский, 2015; Алексеев и др., 2017; Sainte-Marie, 1993; Paul, Paul., 1995; Yoshio et al., 2007; Zheng, Pengilly, 2011; Rugolo, Turnock, 2012; Nichol, Somerton, 2015]. Группу узкопалых самцов с промысловой ШК исключают из расчётов промыслового запаса и из объёмов ОДУ, т. к. эти особи, линия очередной раз, продолжают рост до наступления терминальной линьки [Карасев, 2014; Слизкин, Кобликов, 2014; Буяновский, Горянина, 2018].

Согласно традиционным представлениям рост узкопалых самцов происходит изометрически, т. е. с сохранением постоянного соотношения между высотой клешни и шириной карапакса, а аллометрия регистрируется только при наступлении морфометрической зрелости, т. е. — при переходе к широкопалости. Анализ полученных данных показывает, что для краба-стригуна опилю это правило соблюдается не всегда — для части УПС соотношение между высотой клешни и шириной карапакса увеличивается по мере увеличения последнего (см. рис. 3 б, 4 б, г, е). В то же время для других УПС традиционное представление подтверждается, и по мере увеличения ширины карапакса соотношение между ВКл и ШК остаётся более или менее постоянным (см. рис. 3 г, 4 з).

Для того, чтобы понять, есть ли аллометрический переход при росте УПС, следует проанализировать частотное распределение значений К% (см. рис. 6). В целом, граница между когортами 3–4 (20%) близка к минимальным значениям К%, зарегистрированным для ШПС (табл. 4), которые являются потенциальными конкурентами морфологически зрелых УПС. Другая граница между когортами (1 и 2), при которой резко меняется форма суммарной траектории (14%), может отражать наступление физиологической половозрелости, когда у молоди развивается половая система, и она превращается в самца [Федосеев, Слизкин, 1988].

Каких-либо обоснований для границы 17% найти не удалось, и её наличие, скорее всего, связано с асимметрией распределения анализируемых частот, которое, при использовании данного метода их разделения, нередко является причиной формирования «ложных» возрастных когорт [Буяновский, Войдаков, 2011].

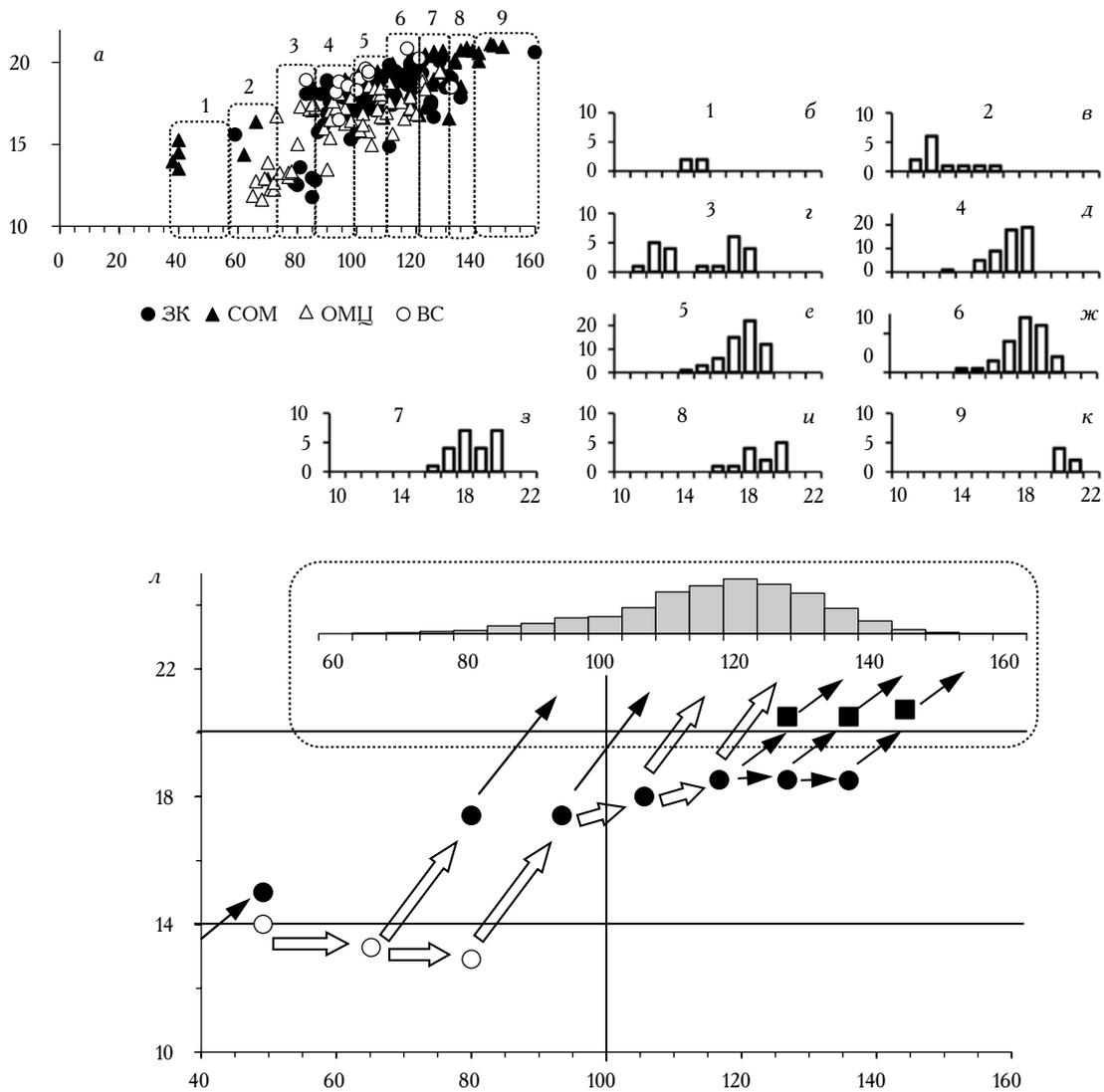
Таким образом, для разделения молоди и физиологически зрелых самцов краба-стригуна опилю можно принять границу К%, равной 14%, а для разделения физиологически и морфометрически зрелых (узкопалых) самцов — 20%.

Для установления аналогичных границ у других видов данных пока недостаточно. Анализ эмпирических распределений (см. рис. 1–2) даёт основания предположить, что граница, разделяющая молодь и физиологически зрелых самцов краба-стригуна Бэрда, находится на уровне 13% или близка к значениям, установленным для краба-стригуна опилю (14%), а граница разделения физиологически и морфологически зрелых самцов *C. bairdi* располагается ниже, чем у краба-стригуна опилю, — в области 15–16%.

*Аллометрия и рост.* Согласно современным представлениям терминальная линька, приводящая к превращению узкопалых самцов в широкопалых, может происходить в широком возрастном спектре [Sainte-Marie et al, 1995; Иванов, Соколов, 1997; Слизкин Кобликов, 2014; Алексеев, Буяновский, 2015]. Поэтому, можно предположить, что аллометрическое изменение клешни при росте узкопалых самцов также происходит в разном возрасте. В этом случае возможно два сценария: когда клешня растёт изометрически, и когда увеличение ширины карапакса сопровождается её аллометрией.

Для того, чтобы понять происходящие изменения весь размерный ряд узкопалых особей краба-стригуна опилю Охотского моря был разбит на размерно-возрастные классы, которые были взяты из данных по Японскому морю [Кон, 1980]. Границы между возрастными классами были проведены посередине между их средними значениями (рис. 8 а).

Далее, в пределах каждого возрастного класса было проанализировано распределение значений К%. В большинстве классов



**Рис. 8.** Рост и аллометрия самцов краба-стригуна опилио в Охотском море

Обозначения: *a* — зависимость К% (ось ординат) от ШК (ось абсцисс, мм) для узкопалых самцов из разных районов (ЗК — Западная Камчатка, СОМ — северная часть Охотского моря, ОМЦ — центральная часть Охотского моря, ВС — Восточный Сахалин); (.....) — размерные границы возрастных классов; цифры — номера возрастных классов; *б-к* — частотное распределение К% (по оси абсцисс) в пределах возрастных классов; цифры в заголовках соответствуют номерам возрастных классов выделенных на фрагменте *a*; по оси ординат — частота, экз.; *л* — предполагаемая схема роста и изменения значения К% (ось ординат) в зависимости от ШК (ось абсцисс, мм); (○), (●), (■) средние значения К% соответственно для условно неполовозрелых, физиологически половозрелых и морфометрически половозрелых узкопалых самцов; ⇨ — основные направления роста, → — дополнительные направления роста; горизонтальные линии при К% 14 и 20 — пороговые значения К%, разделяющие условно неполовозрелых, физиологически половозрелых и морфометрически половозрелых узкопалых самцов; вертикальная линия — промысловая мера; (.....) — выделена область значений К%, где преобладают широкопалые самцы и их размерный состав по ШК, мм.

(рис. 8 в, д-ж, к) оно было мономодальным, однако в некоторых случаях бимодальность была выражена достаточно отчётливо (рис. 8 г, з-и). Соответственно, для классов, где распределение было мономодальным

считали одно среднее значение К%, а бимодальное — 2. При расчёте двух средних значений границу проводили по пороговым значениям — 14 и 20% (см. рис. 6). Для самого первого возрастного класса, из-за ма-

лого объема выборки (рис. 8 а, б), решение о вычислении двух значений  $K\%$  было принято экспертно, поскольку встречались особи, для которых  $K\%$  было как больше, так и меньше порогового значения (14%).

Полученные данные позволяют реконструировать схему зависимости аллометрического роста клешни от возраста и обозначить основные этапы наступления половозрелости. При реконструкции мы исходили из предположения [Буяновский, Горянина, 2018], что при линьке ШК увеличивается, независимо от того как по отношению к ней меняется высота клешни. Размер 49 мм достигается после IX линьки [Коп, 1980], что соответствует возрасту 6 лет [Буяновский, Горянина, 2018]. Наличие особей с  $K\% > 14$  указывает, что некоторые самцы могут достигать физиологической зрелости в возрасте, когда большинство из них ещё является молодью. Однако отсутствие моды выше 14% в следующем возрастном классе (7 лет, X линек, средняя ШК 65 мм) указывает, что такие особи немногочисленны и, возможно, нежизнеспособны. Основная часть молодежи растёт изометрически, переходя в следующий возрастной класс (рис. 8 а:2). Дальнейший рост может происходить поразному. Одна часть молодежи растёт изометрически, и это указывает на то, что она все ещё остаётся неполовозрелой, а другая часть растёт аллометрически, становясь после линьки физиологически зрелой.

В следующем возрасте (8 лет, XI линек, 80 мм) оставшаяся молодежь после очередной линьки превращается в физиологически половозрелых узкопалых самцов. Те же самцы, которые прошли этот этап годом ранее, претерпевают терминальную линьку, превращаясь в маломерных широкопалых самцов. Вопрос, превращается ли часть из них в узкопалых самцов следующего возраста путём изометрического роста, пока остается открытым. В последующие два года узкопалые самцы растут почти изометрически, но часть из них проходит терминальную линьку и превращается в морфометрически зрелых (широкопалых) самцов. Судя по размерному составу последних, наиболее активно

терминальная линька происходит в возрасте 10–11 лет. После следующей линьки (XV) в возрасте 12 лет среди узкопалых самцов появляются морфометрически зрелые особи, которые практически ничем не отличаются от широкопалых самцов с относительно узкой клешней. Их принципиальное отличие заключается в том, что эти особи способны линять и соответственно увеличиваться в размерах. Часть из них проходит терминальную линьку, превращаясь в крупных широкопалых самцов.

Предложенная схема, вероятно, может быть приложена не только к разным районам обитания и/или единицам запаса *S. opilio*, но и разным видам крабов-стригунов рода *Chionoecetes*. Различия могут заключаться, во-первых, в границах возрастных классов и, во-вторых, в основных направлениях роста и аллометрии. Например, среди широкопалых самцов центральной части Охотского моря доминировали крабы ШК 125 мм, а на Восточном Сахалине — 110 мм. Это может быть связано с тем, что в первом районе терминальная линька происходит преимущественно в возрасте 11 лет, а во втором — в 10 лет (без учёта возможных пропусков линьки [Иванов, Соколов, 1997]).

В Беринговом море (см. рис. 3) молодежь в возрасте 8 лет (80 мм,  $K\% \leq 14$ ) практически отсутствовала. Скорее, всего, здесь после 7 лет она проходит физиологическое созревание, отражением которого может быть аллометрическое увеличение клешни, и далее растёт изометрически. Среди широкопалых самцов доминируют особи ШК 100–110 мм, что указывает на терминальную линьку преимущественно в возрасте 10 лет (если, конечно, темпы роста здесь не ниже, чем в Охотском море).

Возможность изометрического роста молодежи существует для краба-стригуна Бэрда в Беринговом море (см. рис. 2), в то время как в Охотском море наоборот созревание (отражающееся в аллометрическом росте) происходит в более раннем возрасте (см. рис. 3).

По каждому из рассмотренных районов и/или единиц запаса требуется проведение дополнительных исследований, но, в целом, предложенная схема может быть основой, в пределах которой будут усовершенствованы

отдельные детали, специфичные для каждой популяции крабов-стригунов.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время сложился устойчивый взгляд на онтогенез самцов крабов-стригунов: 1) *созревающие физиологически неполовозрелые узкопалые самцы*, не участвующие в воспроизводстве; 2) *физиологически зрелые узкопалые самцы*, которые при отсутствии морфометрически зрелых самцов могут участвовать в воспроизводстве; 3) *морфометрически зрелые узкопалые самцы*, которые при малочисленности широкопалых самцов могут участвовать в воспроизводстве; 4) *морфометрически зрелые широкопалые самцы*, совершившие аллометрический рост при терминальной линьке и активно участвующие в воспроизводстве [Федосеев, Слизкин, 1988; Слизкин, Сафронов, 2000; Михайлов и др., 2003; Слизкин, 2008; Карасев, 2009; 2014; Слизкин и др., 2001 а, б; 2010; Иванов, 2010; Шагинян и др., 2012; Мельник и др., 2014; Слизкин, Кобликов, 2013; 2014; Comeau, Copan, 1992; Sainte-Marie et al., 1995; Tamone et al., 2005]. А.Г. Слизкин с В.Н. Кобликовым [2014] отдельно выделяют половозрелых узкопалых самцов с промысловой ШК, полагая, что, такие функционально зрелые самцы, оставаясь узкопалыми и морфометрически незрелыми, обладают большим потенциалом к воспроизводству и в то же время не востребуются промышленностью.

Для краба-стригуна опилили границы внутри функциональных групп узкопалых самцов (номера 1–3, см. выше) можно провести по значениям К%, равным 14 и 20% (см. рис. 6). Границы, позволяющие удовлетворительно (с точностью свыше 95%) разделять узкопалых и широкопалых самцов *S. Opilio*, для большинства районов и единиц запаса проходят по значению К%, равному 21, а для группировок Корякского района Берингова моря и центральной части Охотского моря — 19 (см. табл. 4).

Для краба-стригуна Бэрда границы между функциональными группами узкопалых самцов точно не установлены, но предположительно они соответствуют значениям К%, равным 14 и 18 (см. рис. 3–4). Границы, позволяю-

щие удовлетворительно разделять узкопалых и широкопалых самцов *S. bairdi* в Беринговом море, проходят по значению К%, равному 16, в Охотском море — 18 (см. табл. 4).

Для краба-стригуна ангулятуса (из западной части Охотского моря) границы, позволяющие удовлетворительно разделять узкопалых и широкопалых самцов, проходят по значению К%, равному 16 (см. рис. 5). Для разделения функциональных группировок узкопалых самцов данных пока недостаточно.

Аллометрия роста клешни проявляется не только во время терминальной линьки, но и на более раннем этапе, вероятно, при физиологическом созревании (см. рис. 8 л). В общей схеме роста и созревания самцов существует несколько альтернативных вариантов, один из которых, в зависимости от условий существования краба-стригуна в районе обитания (единицы запаса), становится наиболее предпочтительным.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность экипажам крабовловных судов «Ивнин Стар», «Шурвинд», «Рубиновый», «Дукат», «Орлан» и их администрациям соответственно — ООО «Камчатимпекс», ООО «Каммаг», ООО «Север» и ООО «Пилигрим», за понимание и помощь при сборе материала в период с 2006 по 2016 гг.

### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Д.О., Буяновский А.И. 2015. Крабы-стригуны: проблемы определения промыслового запаса и пополнения // Промысловые беспозвоночные. VIII Всерос. науч. конф. по промысловым беспозвоночным. Мат. докл. Калининград: КГТУ. С. 49–51.
- Алексеев Д.О., Буяновский А.И., Бизиков В.А. 2017. Принципы единой стратегии регулирования промысла крабов и крабидов в морях России // Вопросы рыболовства. Т. 18. № 1. С. 21–41.
- Антонов Н.П., Кловач Н.В., Орлов А.М., Датский А.В., Лепская В.А., Кузнецов В.В., Яржомбек А.А., Абрамов А.А., Алексеев Д.О., Моисеев С.И., Евсеева Н.А., Сологуб Д.О. 2016. Рыболовство в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне в 2013 г. // Труды ВНИРО. Т. 160. С. 133–211.
- Буяновский А.И. 2004. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях

- двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных. М: Изд-во ВНИРО. 306 с.
- Буяновский А.И., Алексеев Д.О. 2017. Промысловая статистика как индикатор состояния запаса промысловых беспозвоночных // Вопросы рыболовства. Т. 18. № 3. С. 368–382.
- Буяновский А.И., Войдаков Е.В. 2011. Возрастной состав травяной креветки *Pandalus latirostris* (Decapoda, Pandalidae) у островов Малой Курильской Гряды // Вопросы рыболовства. Т. 12. № 2 (46). С. 274–292.
- Буяновский А.И., Горянина С.В. 2018. Возрастной состав самцов краба-стригуна опилио в ловушечных уловах в Баренцевом море // Вопросы рыболовства. Т. 19. № 3. С. 327–342.
- Иванов Б.Г., Соколов В.И. 1997. Краб-стригун *Chionoecetes opilio* (Crustacea Decapoda, Brachyura Majidae) в Охотском и Беринговом морях // Arthropoda Selecta. Т. 6, вып. 3–4. С. 63–86.
- Иванов П.Ю. 2010. К вопросу оценки численности пополнения промыслового запаса краба-стригуна Бэрда (*Chionoecetes bairdi* Rathbun) по данным учетных ловушечных съёмок // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 18. С. 18–21.
- Карасев А.Н. 2009. Краб-стригун *Chionoecetes opilio* северной части Охотского моря: особенности биологии, запасы, промысел // Дисс. ... канд. биол. наук. М. 268 с.
- Карасев А.Н. 2014. Краб-стригун опилио северной части Охотского моря (особенности биологии, запасы, промысел). Магадан: Новая полиграфия. 194 с.
- Крылов В.В. 2001. Отношение годовой продукции к биомассе промысловых самцов краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 92–93.
- Мельник А.М., Абаев А.Д., Васильев А.Г., Клинушкин С.В., Метелёв Е.А. 2014. Крабы и крабоиды северной части Охотского моря. Магадан: МагаданНИРО. 198 с.
- Михайлов В.И., Бандурин К.В., Горничных А.В., Карасев А.Н. 2003. Промысловые беспозвоночные шельфа и континентального склона северной части Охотского моря. Магадан: МагаданНИРО. 284 с.
- Моисеев С.И., Моисеева С.А. 2017. Мониторинг промысловых крабов в Охотском море в осенне-зимний период 2016 г. // Труды ВНИРО. Т. 165. С. 176–184.
- Моисеев С.И., Моисеева С.А., Лаптева А.М. 2012. Изменение показателей гемолимфы у крабов-стригунов вследствие стресса, вызываемого ловушечным промыслом // Вопросы рыболовства. Т. 13. № 1 (49). С. 125–144.
- Моисеев С.И., Моисеева С.А., Лаптева А.М. 2013. Сравнительные исследования концентрации меди в гепатопанкреасе крабов-стригунов опилио и Бэрда при воздействии промыслового стресса и при голдании // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Сб. науч. Тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 30. С. 105–110.
- Первеева Е.Р. 2005. Распределение и биология стригуна опилио *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) в водах, прилегающих к острову Сахалин // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 22 с.
- Слизкин А.Г. 2008. Некоторые черты биологии и проблемы рационального использования глубоководного краба-стригуна *Chionoecetes japonicus* // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр. 24 с.
- Слизкин А.Г., Кобликов В.Н. 2013. Динамика биологических параметров, распределение и некоторые вопросы прогнозирования состояния запасов краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* в южной части подзоны Приморье // Известия ТИНРО. Т. 175. С. 26–41.
- Слизкин А.Г., Кобликов В.Н. 2014. Морфометрический критерий половой и функциональной зрелости, прогнозирование запасов и пополнения краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* в южной части подзоны приморье // Известия ТИНРО. Т. 178. С. 124–134.
- Слизкин А.Г., Сафронов С.Г. 2000. Промысловые крабы прикамчатских вод. Петропавловск-Камчатский: Северная Пацифика. 180 с.
- Слизкин А.Г., Борисовцев Е.Э., Згуровский К.А. 2001а. Сравнительный анализ габитуса некоторых видов крабов рода *Chionoecetes* (Crustacea, Decapoda) // Известия ТИНРО. Т. 128. С. 582–610.
- Слизкин А.Г., Кобликов В.Н., Шагинян Э.Р. 2001б. Краб-стригун Бэрда *Chionoecetes bairdi* Rathbun северо-западной части Тихого океана: динамика численности, размерный состав и особенности воспроизводства // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 75–97.
- Слизкин А.Г., Кобликов В.Н., Федотов П.А. 2010. К методике оценки запасов и доли изъятия глубоководных крабов рода *Chionoecetes* по данным ловушечных съёмок // Известия ТИНРО. Т. 160. С. 24–43.
- Федосеев В.Я., Слизкин А.Г. 1988. Воспроизводство и формирование популяционной структуры у краба-стригуна *Chionoecetes opilio* в дальневосточных морях // Морские промысловые беспозвоночные. М.: ВНИРО. С. 24–35.
- Федотов П.А. 2017. Распределение, состояние запасов и некоторые биологические характеристики синего краба *Paralithodes platypus* в северо-западной части Берингова моря // Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление (Мат. Всерос. научн. конф.). Петропавловск-Камчатский. С. 13–19.
- Шагинян Э.Р., Иванов П.Ю., Михайлова О.Г. 2012. Состояние и перспективы освоения запасов про-

- мысловых ракообразных в прикамчатских водах // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 25. С. 123–144.
- Comeau M., Conan G.Y. 1992. Morphometry and gonad maturity of male snow crab, *Chionoecetes opilio* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 49. P. 2460–2468.
- Conan G., Comeau M. 1986. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 43. P. 1710–1719.
- Dawe E.G., Mullowney D.R., Moriyasu M., Wade E. 2012. Effects of temperature on size-at-terminal molt and molting frequency in snow crab *Chionoecetes opilio* from two Canadian Atlantic ecosystems // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 469. P. 279–296.
- Donaldson W.E., Johnson B.A. 1988. Some remarks on “functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio*” by Conan and Comeau // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 45. P. 1499–1501.
- Gayanilo F.C. Jr, Sparre P., Pauly D. 2005. FAO-ICLARM stock assessment tools II. User’s guide. Computerized Information Series. Fisheries. № 8. Rome. (<http://www.fao.org/docrep/009/y5997e/y5997e00.htm>)
- Jadamec L.S., Donaldson W.E., Cullenberg P. 1999. Biological field techniques for *Chionoecetes* crabs // Alaska Sea Grant College Program Report AK-SG-99–02. (Univ. Alaska, Fairbanks, AK. doi:10.4027/bftcc.1999). 80 p.
- Kon T. 1980. Studies on the life history of the zuwai crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) // Spec. Publ. Sado Mar. Biol. Stn., Niigata Univ. Ser. 2. 64 p.
- Moiseev S.I., Moiseeva S.A., Ryazanova T.V., Lapteva A.M. 2013. Effects of pot fishing on the physical condition of snow crabs (*Chionoecetes opilio*) and southern Tanner crabs (*Chionoecetes bairdi*) // Fish. Bull. V. 111. P. 233–251.
- Nichol D.G., Somerton D.A. 2015. Seasonal migrations of morphometrically mature male snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the eastern Bering Sea in relation to mating dynamics // Fish. Bull. V. 113. P. 313–326.
- Paul A.J., Paul J.M. 1995. Molting of functionally mature male *Chionoecetes bairdi* Rathbun (Decapoda: Majidae) and changes in carapace and chela measurements // J. Crustac. Biol. Vol. 15. № 4. P. 686–692.
- Sainte-Marie B. 1993. Reproductive cycle and fecundity of primiparous and multiparous female snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the northwest Gulf of Saint Lawrence // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 50. P. 2147–2156.
- Sainte-Marie B., Raymond S., Brêthes J.C. 1995. Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 52. P. 903–924.
- Otto R.S. 1998. Assessment of the eastern Bering Sea snow crab *Chionoecetes opilio* stock under the terminal molting hypothesis // Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management: Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. № 125. P. 109–124.
- Rugolo L.J., Turnock B.J. 2012. Alaska Fisheries Science Center: Stock Assessment and Fishery Evaluation Report for the Tanner Crab Fisheries of the Bering Sea and Aleutian Islands Regions // Anchorage: Alaska Fisheries Science Center. 147 p.
- Tamone S.L., Adams M.M., Dutton J.M. 2005. Effect of Eyestalk-Ablation on Circulating Ecdysteroids in Hemolymph of Snow Crabs, *Chionoecetes opilio*: Physiological Evidence for a Terminal Molt // Integr. Comp. Biol. V. 45. P. 166–171.
- Yosho I., Shirai S., Hirose T. 2007. Changes in relative growth and probability of terminal molt of male *Chionoecetes japonicus* // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 73(4). P. 668–673.
- Zheng J., Pengilly D. 2011. Overview of proposed harvest strategy and minimum size limits for Bering sea district tanner crab // special publication № 11–02. Anchorage, Alaska: Alaska Department of Fish and Game Division of Sport Fish, Research and Technical Services. 26 p.

Поступила в редакцию 11.05.2018 г.  
Принята после рецензии 30.05.2018 г.

## Commercial species and their biology

**Determination of the terminal molt of the snow and tanner crabs in the field**S.I. Moiseev<sup>1</sup>, A.I. Buyanovsky<sup>1</sup>, S.A. Moiseeva<sup>2</sup><sup>1</sup> Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI «VNIRO»), Moscow<sup>2</sup> Institute of Cell Biophysics (FSBSI «ICB RAS»), Pushchino, Moscow reg.

Data on correlation between the claw height (CH) and carapace width (CW) of the males of the crabs *Chionoecetes* from the Okhotsk and the Bering seas are evaluated. The coefficient of morphometric maturity (K%) is suggested for division of morphometrically mature and immature males. K% is calculated as percent relation of the CH to CW. The boundary value which allows divide mature and immature males with the probability more than 95% is equal to 16 for *C. bairdi* and *C. angulatus*. For the majority populations of the snow crab *C. opilio* (West Kamchatka, the Northern part of the Okhotsk Sea, East Sakhalin, Navarin area of the Bering Sea) it is equal to 21, while for 2 populations (the Central part of the Okhotsk Sea; Koryaksky area of the Bering Sea) it is equal to 19. It is proposed that immature males of the snow crab become physiologically mature when K% exceeds 14, and they become morphometrically mature while it exceeds 20. Correlations between morphometrically maturity, hemolymph biochemistry and muscle development are discussed. The general pattern of the snow and tanner crabs males growth with account of alternatives in the age of both physiological and morphometric maturities and terminal molt is proposed

**Keywords:** terminal moult, broad-shouldered and narrow-shouldered males, *C. bairdi*, *C. opilio*, *C. angulatus*, the coefficient of morphometric maturity, the width of the carapace, the height of the claw, hemolymph, muscle, areas, the Bering and Okhotsk Seas.

## REFERENCES

- Alekseev D.O., Buyanovskiy A.I. 2015. Kraby-striguny: problemy opredeleniya promyslovogo zapasa i popoleniya [Snow crabs: stock & recruitment estimation problem] // Promyslovye bespozvonochnye. VIII Vseross. nauch. konf. po promyslovyim bespozvonochnym. Mat. dokl. Kaliningrad: KGTU. S. 49–51.
- Alekseyev D.O., Buyanovskiy A.I., Bizikov V.A. 2017. Printsipy edinoj strategii regulirovaniya promysla krabov i kraboidov v moryakh Rossii [General organizing principles of a unified strategy for managing crabs and king crabs fishery in the seas of Russia] // Voprosy rybolovstva. 2017. T. 18. № 1. S. 21–41.
- Antonov N.P., Klovatch N.V., Orlov A.M., Datsky A.V., Lepskaya V.A., Kuznetsov V.V., Yarzombek A.A., Abramov A.A., D.O. Alekseev, S.I. Moiseev, Evseeva N.A., Sologub D.O. 2016. Rybolovstvo v Dal'nevostochnom rybohozyajstvennom bassejne v 2013 g. [Fishing in the Russian Far East fishery basin in 2013] // Trudy VNIRO. T. 160. S. 133–211.
- Buyanovskiy A.I. 2004. Prostranstvenno-vremennaya izmenchivost' razmernogo sostava v populyaciyah dvustvorchatyh mollyuskov, morskikh ezhej i desyatinogih rakoobraznyh [Spatio-temporal variability of size structure in populations of bivalves, sea urchins and decapod crustaceans]. M: Izd-vo VNIRO. 306 s.
- Buyanovskiy A.I., Alekseev D.O. 2017. Promyslovaya statistika kak indikator sostoyaniya zapasa promyslovyh bespozvonochnyh [Fisheries statistics as indicator of stock assessment of marine invertebrates] // Voprosy rybolovstva. T. 18. № 3. S. 368–382.

- Buyanovskij A.I., Vojdakov E.V.* 2011. Vozrastnoj sostav travyanoy krevetki *Pandalus latirostris* (Decapoda, Pandalidae) u ostrovov Maloj Kuril'skoj Gryady [Age-structure of the habomai islands populations of grass shrimp *Pandalus latirostris* (Decapoda, Pandalidae)] // Voprosy rybolovstva. T. 12, № 2 (46). S. 274–292.
- Buyanovskij A.I., Goryanina S.V.* 2018. Vozrastnoj sostav sam'cov kraba-striguna opilio v lovshechnyh ulovah v Barencevom more [Age composition of the male snow crabs in the trap catches of the Barents sea] // Voprosy rybolovstva. T. 19, № 3. S. 327–342.
- Ivanov B.G., Sokolov V.I.* 1997. Krab-strigun *Chionoecetes opilio* (Crustacea Decapoda, Brachyura Majidae) v Ohotskom i Beringovom moryah [Snow crab *Chionoecetes opilio* (Crustacea Decapoda Brachyura Majidae) in the Okhotsk and Bering Seas] // Arthropoda Selecta. T. 6. Vyp. 3–4. S. 63–86.
- Ivanov P. Yu.* 2010. K voprosu ocenki chislennosti popolneniya promyslovogo zapasa kraba-striguna Behrda (*Chionoecetes bairdi* Rathbun) po dannym uchetyh lovshechnyh s'emok [On the issue of the evaluation of recruitment abundance and the forecast of stock abundance of tanner crab (*Chionoecetes bairdi* Rathbun) on the data of trap surveys] // Issledovaniya vodnyh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoj chasti Tihogo okeana. Vyp. 18. S. 18–21.
- Karasyov A.N.* 2009. Krab-strigun *Chionoecetes opilio* severnoj chasti Ohotskogo morya: osobennosti biologii, zapasy, promysel [Snow crab *Chionoecetes opilio* of the northern part of the Sea of Okhotsk: features of biology, stocks, fishery] // Diss. ... kand. biol. nauk. M. 268 s.
- Karasyov A.N.* 2014. Krab-strigun opilio severnoj chasti Ohotskogo morya (osobennosti biologii, zapasy, promysel) [Snow crab *Chionoecetes opilio* of the northern part of the Sea of Okhotsk (features of biology, stocks, fishery)]. Magadan: Novaya poligrafija. 194 s.
- Krylov V.V.* 2001. Otnoshenie godovoj produkcii k biomasse promyslovyh samcov kraba-striguna *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) [Ratio of annual production to biomass of snow crab, *Chionoecetes opilio* O. Fabricius, commercial males] // Issledovaniya biologii promyslovyh rakoobraznyh i vodoroslej morej Rossii. M.: Izd-vo VNIRO. S. 92–93.
- Mel'nik A.M., Abaev A.D., Vasil'ev A.G., Klinushkin S.V., Metelev E.A.* 2014. Kraby I kraboidy severnoj chasti Okhotskogo moray [Crabs and king crabs of the northern part of the Okhotsk Sea]. Magadan: MagadanNIRO. 198 s.
- Mikhajlov V.I., Bandurin K.V., Gornichnykh A.V., Karasev A.N.* 2003. Promyslovye bespozvonochnye shel'fa i materikovogo sklona severnoj chasti Okhotskogo morya [Commercial invertebrates of shelf and continental slope of the northern part of the Okhotsk sea]. Magadan: MagadanNIRO. 284 s.
- Moiseev S.I., Moiseeva S.A.* 2017. Monitoring promyslovykh krabov v Okhotskom more v osennezimnij period 2016 g. [Monitoring of commercial crabs in the Sea of Okhotsk during the autumn-winter period 2016] // Trudy VNIRO. T. 165. S. 176–184.
- Moiseev S.I., Moiseeva S.A., Lapteva A.M.* 2012. Izmenenie pokazatelej gemolimfy u krabov-strigunov vsledstvie stressa, vyzyvayemogo lovshechnym promyslom [Change of hemolymph parameters in Tanner crabs due to the stress caused by fishing with crab pots] // Voprosy rybolovstva. T. 13, № 1 (49). S. 125–144.
- Moiseev S.I., Moiseeva S.A., Lapteva A.M.* 2013. Sravnitel'nye issledovaniya koncentracii medi v gepatopankrease krabov-strigunov opilio i behrda pri vozdeystvii promyslovogo stressa i pri golodanii [Comparative studies of the concentration of copper in the hepatopancreas of snow crabs and tanner crabs exposed fishing stress and starvation] // Issledovaniya vodnyh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoj chasti Tihogo okeana. Sb. nauch. Tr. Kamchat. NII ryb. hoz-va i okeanografii. Vyp. 30. S. 105–110.
- Perveeva E.R.* 2005. Raspredelenie i biologiya striguna opilio *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) v vodah, prilagayushchih k ostrovu Sahalin [Distribution and biology of the strigun opilio *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) in the waters adjacent to Sakhalin island] // Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M. 22 s.
- Slizkin A.G.* 2008. Nekotorye cherty biologii i problemy racional'nogo ispol'zovaniya glubokovodnogo kraba-striguna *Chionoecetes japonicus* [Some features of biology and the problem of the rational use of deep-sea crab-clinging crab *Chionoecetes japonicus*] // Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Vladivostok: TINRO-centr. 24 s.
- Slizkin A.G., Koblikov V.N.* 2013. Dinamika biologicheskikh parametrov, raspredelenie i nekotorye voprosy prognozirovaniya sostoyaniya zapasov kraba-striguna opilio *Chionoecetes opilio* v yuzhnoj chasti podzony Primor'e [Dynamics of biological parameters, distribution, and some problems of forecasting the state of resources for snow crab *Chionoecetes opilio* in the southern part of the subzone Primorye] // Izvestiya TINRO. T. 175. S. 26–41.
- Slizkin A.G., Koblikov V.N.* 2014. Morfometricheskij kriterij polovoj i funkcional'noj zrelosti, prognozirovanie zapasov i popolneniya kraba-striguna opilio *Chionoecetes opilio* v yuzhnoj chasti podzony primor'e [Morphometric criterion of sexual and functional maturity; forecasting of stocks and recruitment for snow crab *Chionoecetes opilio* in the southern part of

- the Primorye subarea] // *Izvestiya TINRO*. T. 178. S. 124–134.
- Slizkin A.G., Safronov S.G. 2000. Promyslovye kraby prikamchatskih vod. [Fishing crab in Kamchatka waters]. Petropavlovsk-Kamchatskij: Severnaya Patsifika. 180 s.
- Slizkin A.G., Borisov E. Eh., Zgurovskij K.A. 2001a. Sravnitel'nyj analiz gabitusa nekotoryh vidov krabov roda *Chionoecetes* (Crustacea, Decapoda) [A comparative analysis of the habit of some species of crabs of the genus *Chionoecetes* (Crustacea, Decapoda)] // *Izvestiya TINRO*. T. 128. S. 582–610.
- Slizkin A.G., Koblikov V.N., Shaginyan E.R. 2001b. Krab-strigun Behrda *Chionoecetes bairdi* Rathbun severo-zapadnoj chasti Tihogo okeana: dinamika chislennosti, razmernyj sostav i osobennosti vosproizvodstva [Snow crab, *Chionoecetes bairdi* Rathbun, of the Northwestern Pacific: Abundance dynamics, size composition and reproduction features] // *Issledovaniya biologii promyslovyh rakoobraznyh i vodoroslej morej Rossii*. M.: Izd-vo VNIRO. S. 75–97.
- Slizkin A.G., Koblikov V.N., Fedotov P.A. 2010. K metodike ocenki zapasov i doli iz'yatiya glubokovodnyh krabov roda *Chionoecetes* po dannym lovushechnyh s'emok [To technique of the stocks estimation and the shares of withdrawal definition for deep-water crabs of genus *Chionoecetes* on the base of crab-pots catches data] // *Izvestiya TINRO*. T. 160. S. 24–43.
- Fedoseev V. Ya., Slizkin A.G. 1988. Vosproizvodstvo i formirovanie populyacionnoj struktury u kraba-striguna *Chionoecetes opilio* v dal'nevostochnyh moryah [Reproduction and formation of the population structure in the crab-shigon *Chionoecetes opilio* in the Far Eastern seas] // *Morskie promyslovye bespozvonochnye*. Sb. nauchn. trudov VNIRO. M.: VNIRO. S. 24–35.
- Fedotov P.A. 2017. Raspreделение, sostoyanie zapasov i nekotorye biologicheskie karakteristiki sinego kraba *Paralithodes platypus* v severo-zapadnoj chasti Beringova morya v 2005–2016 [The distribution, the state of the stock and some of biological characteristics of blue crab *Paralithodes platypus* in the northwest part of the Bering sea in 2005–2016] // *Vodnye biologicheskie resursy Rossii: sostoyanie, monitoring, upravlenie* (Mat. Vseros. nauchn. konf.). Petropavlovsk-Kamchatskij. S. 13–19.
- Shaginyan E.R., Ivanov P. Yu., Mikhaylova O.G. 2012. Sostoyanie i perspektivy osvoeniya zapasov promyslovyh rakoobraznyh v prikamchatskih vodah [Stock condition and fishery prospects of commercial crustaceans in the waters off Kamchatka] // *Issledovaniya vodnyh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoj chasti Tihogo okeana*. Vyp. 25. S. 123–144.
- Comeau M., Conan G.Y. 1992. Morphometry and gonad maturity of male snow crab, *Chionoecetes opilio* // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 49. P. 2460–2468.
- Conan G., Comeau M. 1986. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio* // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 43. P. 1710–1719.
- Dawe E.G., Mullowney D.R., Moriyasu M., Wade E. 2012. Effects of temperature on size-at-terminal molt and molting frequency in snow crab *Chionoecetes opilio* from two Canadian Atlantic ecosystems // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 469. P. 279–296.
- Donaldson W.E., Johnson B.A. 1988. Some remarks on “functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio*” by Conan and Comeau // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 45. P. 1499–1501.
- Gayanilo F.C. Jr, Sparre P., Pauly D. 2005. FAO-ICLARM stock assessment tools II. User's guide. Computerized Information Series. Fisheries. № 8. Rome. (<http://www.fao.org/docrep/009/y5997e/y5997e00.htm>)
- Jadamec L.S., Donaldson W.E., Cullenberg P. 1999. Biological field techniques for *Chionoecetes* crabs // Alaska Sea Grant College Program Report AK-SG-99-02. (Univ. Alaska, Fairbanks, AK. doi:10.4027/bftcc.1999). 80 p.
- Kon T. 1980. Studies on the life history of the zuwai crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) // *Spec. Publ. Sado Mar. Biol. Stn., Niigata Univ.* Ser. 2. 64 p.
- Moiseev S.I., Moiseeva S.A., Ryazanova T.V., Lapteva A.M. 2013. Effects of pot fishing on the physical condition of snow crabs (*Chionoecetes opilio*) and southern Tanner crabs (*Chionoecetes bairdi*) // *Fish. Bull.* V. 111. P. 233–251.
- Nichol D.G., Somerton D.A. 2015. Seasonal migrations of morphometrically mature male snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the eastern Bering Sea in relation to mating dynamics // *Fish. Bull.* V. 113. P. 313–326.
- Paul A.J., Paul J.M. 1995. Molting of functionally mature male *Chionoecetes bairdi* Rathbun (Decapoda: Majidae) and changes in carapace and chela measurements // *J. Crustac. Biol.* Vol. 15. № 4. P. 686–692.
- Sainte-Marie B. 1993. Reproductive cycle and fecundity of primiparous and multiparous female snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the northwest Gulf of Saint Lawrence // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* Vol. 50. P. 2147–2156.
- Sainte-Marie B., Raymond S., Brêthes J.C. 1995. Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* Vol. 52. P. 903–924.
- Otto R.S. 1998. Assessment of the eastern Bering Sea snow crab *Chionoecetes opilio* stock under the terminal molting hypothesis // *Proceedings of the North Pacific*

- Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management: Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. № 125. P. 109–124.
- Rugolo L.J., Turnock B.J. 2012. Alaska Fisheries Science Center: Stock Assessment and Fishery Evaluation Report for the Tanner Crab Fisheries of the Bering Sea and Aleutian Islands Regions // Anchorage: Alaska Fisheries Science Center. 147 p.
- Tamone S.L., Adams M.M., Dutton J.M. 2005. Effect of Eyestalk-Ablation on Circulating Ecdysteroids in Hemolymph of Snow Crabs, *Chionoecetes opilio*: Physiological Evidence for a Terminal Molt // Integr. Comp. Biol. V. 45. P. 166–171.
- Yosho I., Shirai S., Hirose T. 2007. Changes in relative growth and probability of terminal molt of male *Chionoecetes japonicus* // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 73(4). P. 668–673.
- Zheng J., Pengilly D. 2011. Overview of proposed harvest strategy and minimum size limits for Bering sea district tanner crab // special publication № 11–02. Anchorage, Alaska: Alaska Department of Fish and Game Division of Sport Fish, Research and Technical Services. 26 p.

#### TABLE CAPTIONS

**Table 1.** Areas and terms of work, the amount of material.

**Table 2.** The protein content in hemolymph (СБГ) and the filling of limbs with muscle tissue (HKMT) in males *C. opilio* from group K% = 18–20.

**Table 3.** The protein content in the hemolymph (СБГ) and the filling of limbs with muscle tissue (HKMT) in males *C. opilio* from the group with K% over 20.

**Table 4.** The boundary values of the coefficient K%, which allow the separation of narrow-shouldered (УПТС) and broad-shouldered (ШПТС) males of snow crabs.

#### FIGURE CAPTIONS

**Fig. 1.** The ratio of broad-shouldered (○) and narrow-shouldered (●) males crabs *C. bairdi* in the Koryak (a-б) and Navarino (в-г) regions of the Bering Sea. Left — the results of discriminant analysis, on the right — measurements of the coefficient K%.

Notation: the dotted lines (upper and lower) are given a zone with a maximum coefficient K% limit for narrow-shouldered males (upper bound) and with a minimum K% boundary for broad-shouldered males (lower boundary); in Figures б and г dark and light circles denote the same individuals that were isolated by the method of discriminant analysis (a and в, respectively); on the abscissa axis — the width of the carapace, mm; the ordinate is the height of the claw, mm (a, в) or K% (б, г).

**Fig. 2.** The ratio of broad-shouldered (○) and narrow-shouldered (●) males crabs *C. bairdi* in the Sea of Okhotsk according to the results of discriminant analysis (a) and measurement of the coefficient of morphometric maturity K% (б). The designations are the same as in Figure 1.

**Fig. 3.** The ratio of broad-shouldered (○) and narrow-shouldered (●) males crabs *C. opilio* in Navarino (a-б) and Koryak (в-г) areas of the Bering Sea. Figures based on the results of discriminant analysis are on the left, and measurements of the coefficient of morphometric maturity K% on the right. The designations are the same as in Figure 1.

**Fig. 4.** The ratio of broad-shouldered (○) and narrow-shouldered (●) males crabs *C. opilio* in Western Kamchatka (a-б), in the northern part of the Sea of Okhotsk (в-г), in the central part of the Sea of Okhotsk (д-е) and Eastern Sakhalin (ж-з). Figures based on the results of discriminant analysis are on the left, and measurements of the coefficient of morphometric maturity K% on the right. The designations are the same as in Figure 1.

**Fig. 5.** The ratio of broad-shouldered (○) and narrow-shouldered (●) males crabs *C. angulatus* according to the results of discriminant analysis (a) and measurement of the coefficient of morphometric maturity K% (б). The designations are the same as in Figure 1.

**Fig. 6.** Dimensional cohorts obtained by splitting the mixture of normal distributions of K% values (along the abscissa axis). The y-axis is the smoothed frequencies.

Notation: 1 — empirical values (at a step size of 0.5, smoothed by the moving average method); 2 — Are normal distributions; 3 — Is the total trajectory; vertical lines indicate the conditional boundaries between cohorts 1–2 and 3–4.

**Fig. 7.** Biochemical and physiological characteristics males crabs *C. opilio* for two groups — with a coefficient of K% 18–20 and more than 20, A — the average value of protein content in hemolymph (СБГ), B — the average value of filling limbs with muscle tissue (HKMT).

**Fig. 8.** Growth and allometry of male snow crabs in the Sea of Okhotsk.

Notation:  $a$  — K% dependence (ordinate axis) from the CW (axis of abscissae, mm) for narrow-shouldered males from different regions (ЗК - western Kamchatka, COM — northern part of the Sea of Okhotsk, ОМЦ — central part of the Sea of Okhotsk, BC — eastern Sakhalin); (.....) — dimensional boundaries of age classes; numbers — numbers of age classes;  $b-\kappa$  — the frequency distribution of K% (along the abscissa axis) within the age classes; the numbers in the headings correspond to the numbers of the age classes identified in the fragment in  $a$ ; ordinate — frequency, number of specimens;  $\lambda$  — the assumed scheme of growth and change in the value of K% (ordinate axis) as a function of the LC (abscissa axis, mm); (○), (●), (■) mean values of K%, respectively, for conditionally immature, physiologically mature and morphometrically mature male narrow-shouldered males;  $\Rightarrow$  — the main directions of growth,  $\rightarrow$  — additional growth directions; horizontal lines at K% 14 and 20 — threshold values of K%, separating the conditionally immature, physiologically mature and morphometrically mature male narrow-shouldered males; vertical line — field gauge; (.....) — the range of values of K% is distinguished, where the broad-shouldered males and their size composition according to the CW prevail, mm.