

892  
Н61

На правах рукописи

УДК 595.384;57.08;591.16

НИЗЯЕВ Сергей Александрович

832a-

**БИОЛОГИЯ РАВНОШИПОГО КРАБА  
*LITHODES AEQUISPINUS* BENEDICT  
У ОСТРОВОВ КУРИЛЬСКОЙ ГРЯДЫ**

Специальность 03.00.18 – гидробиология

Автореферат диссертации  
на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва, 2003

Работа выполнена в лаборатории промысловых беспозвоночных Сахалинского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (СахНИРО).

Научный руководитель:  
старший научный сотрудник  
кандидат биологических наук

Борис Георгиевич Иванов

Официальные оппоненты:  
доктор биологических наук  
кандидат биологических наук

Николай Николаевич Смирнов  
Горелов Владимир Кузьмич

Ведущая организация: Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича (ПИНРО)

Защита состоится 28 мая 2003 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.213.02 при Институте проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцева РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский пр., 33. Тел. 954-75-53. Факс 954-55-34.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения общей биологии РАН.

Автореферат разослан 23 апреля 2003 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биологических наук

Л. Т. Капралова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Равношипый краб (*Lithodes aequispinus*) является единственным массовым промысловым видом из глубоководных крабов-литодид в северной части Тихого океана. По сравнению с шельфовыми видами крабов глубоководные виды до настоящего времени остаются малоизученными. Равношипый краб – один из первых глубоководных объектов этой группы, который с развитием техники ведения промысла на больших глубинах стал также доступен и для изучения. Интерес к нему определяется не только прикладной значимостью объекта, но и комплексом особенностей его биологии как представителя глубоководной фауны.

Проведение исследований с применением ловушек определяет дополнительный научный интерес, связанный с оценкой возможностей этих орудий лова для сбора научных данных. Использование пассивных орудий лова для изучения биологии промысловых объектов в последние годы стало очень актуальным в связи с тем, что в общем объеме первичных материалов преобладают данные, полученные с помощью ловушек.

Цель и задачи работы. Цель работы – на основе ловушечных данных изучить функциональную структуру ареала равношипного краба у Курильских островов, характерные особенности его биологии в сравнении с традиционными для промысла шельфовыми крабами и разработать меры по рациональному ведению промысла этого вида.

Для этого мы решали следующие задачи:

- изучение особенностей использования ловушечных данных для сбора информации по распределению объекта и его биологии;
- исследование пространственной структуры поселений равношипного краба у островов Курильской гряды, ее сезонной изменчивости;
- изучение основных биологических характеристик курильского равношипного краба, определение популяционного статуса его скоплений;
- анализ жизненного цикла равношипного краба, характеристика его жизненной стратегии в сравнении с наиболее изученными видами крабов;
- разработка рекомендаций по рациональной эксплуатации ресурсов равношипного краба на основе полученных данных о распределении запаса, особенностях его биологии и популяционной структуры.

Научная новизна. В работе впервые обобщены и представлены многолетние данные по распределению и биологии равношипного краба у островов Курильской гряды, дана характеристика жизненного цикла и биологических особенностей равношипного краба в сравнении с более изученными шельфовыми видами промысловых крабов, охарактеризованы основные отличия функционирования популяций этого вида в условиях островных районов, сформулированы основные рекомендации по рациональной экс-

592  
H61

838a

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Введение

Исследования равношипного краба (*Lithodes aequispinus* Benedict) не имеют такой продолжительной истории, как у традиционных объектов добычи – камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) и краба-стригуна опилио (*Chionoecetes opilio*). Равношипный краб относится к семейству Lithodidae (Anomura) отряда десятиногих раков Decapoda (Макаров, 1938; Виноградов, 1950). Их называют крабоидами в отличие от настоящих крабов Brachyura. В публикациях, за исключением работ, посвященных систематике, авторы обычно не придерживаются этой терминологии, называя представителей обеих групп крабами. В настоящее время равношипный краб изучен довольно слабо. Публикаций по этому виду не так много. За редким исключением, это работы зарубежных исследователей, посвященные изучению его популяций у берегов Северной Америки (Jewett et al., 1985; Sloan, 1985; Somerton, Otto, 1986; Blau et al., 1996). Отечественные публикации по биологии равношипного краба в российских водах единичны. До начала 1990-х годов научная информация поступала из редких научно-исследовательских рейсов по глубоководной части Охотского моря (Родин, 1970; Низяев, 1992) и наблюдений за иностранным промыслом (Михайлов, Овсянников, 1984).

Использование в работе ловушечных данных сделало необходимым проведение дополнительного методологического исследования относительно корректности применения этих данных для решения поставленной научной цели. Хотя исследования по-прежнему базируются на результатах траловых работ, основу накопленного в последние годы массива информации составляют данные ловушечных уловов. Кроме того, в некоторых районах характер грунтов не позволяет получать корректные данные по траловым уловам, а иногда ведение траловых работ вообще невозможно. Именно таким районом является материковый склон Курильской гряды. Поэтому для популяций, обитающих в таких районах, применение ловушечных орудий лова пока остается единственным способом их изучения.

### 1. Краткая географическая и гидрологическая характеристика района исследований

В Курильской гряде насчитывается около 30 крупных проливов. Наиболее глубокими являются проливы Крузенштерна (1700 м) и Буссоль (2700 м), делящие гряду на три группы островов, разделенных между собой более мелководными проливами (Удинцев, 1957; Леонов, 1960). Три части гряды – северная, средняя и южная – имеют отличия в макрорельефе. Так, в среднем

плуатации ресурсов равношипного краба, обобщены методические особенности использования ловушечных данных для изучения распределения и биологии промысловых видов крабов.

**Практическая и теоретическая значимость.** Полученные данные по пространственной структуре поселений равношипного краба, его биологическим характеристикам играют существенную роль для регулирования промысла и разработки рекомендаций по рациональному использованию его ресурсов. Представленная работа обобщает результаты исследований по распределению и биологии равношипного краба как одного из глубоководных объектов, что, несомненно, имеет значение для изучения донных ракообразных материкового склона. Кроме того, она основана на данных, полученных из ловушек, и может использоваться для анализа возможности их применения при изучении других промысловых объектов.

**Апробация работы.** Отдельные части и положения работы заслушаны на научно-практической конференции, посвященной 300-летию освоения Курильских островов русскими людьми (Южно-Сахалинск, 1997), отчетных сессиях ТИНРО-центра (2001, 2003 гг.) и СахНИРО (2001 г.), ученом совете СахНИРО (2002, 2003 гг.), на межлабораторном коллоквиуме ВНИРО (2003 г.) и объединенном коллоквиуме лаборатории экологии и морфологии морских беспозвоночных, лаборатории экологии пресноводных сообществ ИПЭЭ им. Северцева РАН (2003 г.).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 12 работ, из них 3 – за рубежом.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения и 7 глав: «Краткая географическая и гидрологическая характеристика района исследований», «Материал и методика», «Особенности использования данных ловушечного лова», «Пространственная структура поселений равношипного краба Курильских островов», «Основные черты биологии равношипного краба у Курильских островов», «Функциональная структура ареала равношипного краба Курильских островов», «Особенности жизненной стратегии равношипного краба и рекомендации по рациональному использованию его ресурсов», а также выводов, списка литературы, включающего 181 источник, из которых 87 – иностранные, и приложений.

Общий объем работы – 167 стр., включая рисунки, таблицы и приложения. Диссертация иллюстрирована 74 рисунками, 21 таблицей и 4 приложениями.

звене отсутствует внешний хребет, тогда как в южном и северном звеньях он хорошо развит. С этим связано преобладание более глубоководных проливов в средней части гряды. Одной из основных черт подводного рельефа Курильской гряды является ее обособленность как с охотоморской, так и с океанской стороны большими глубинами.

О структуре течений в районе Курильских островов известно мало. До сих пор нет более или менее полного описания гидрологических процессов в районе Курильских островов, хотя работы в этом направлении не прекращаются (Бобков, 1991; Анцулевич, Бобков, 1992; Kawasaki, 1996; Кантаков, 2000).

По мнению многих исследователей (Леонов, 1960; Морошкин, 1966; и др.), температурный режим водной массы пацифического типа на глубинах 200–900 м в значительной мере постоянен. Температура воды находится в пределах 3,3–3,5°C. На меньших глубинах она опускается до 0–1,0°C. Со стороны Охотского моря температура на глубинах 150–600 м в среднем составляет 1,5°C, а с продвижением на глубину может достигать 2,4°C.

Из абиотических условий существования равношипого краба в районе Курильских островов наиболее важными являются изрезанность рельефа дна, позволяющая крабам концентрироваться только на плоскостях выравнивания, твердые и песчаные типы грунта и относительная стабильность температурного режима.

## 2. Материал и методика

Весь научный материал по равношипому крабу собирали модифицированными ловушки американского типа в виде усеченной пирамиды. Исходными данными для настоящей работы послужили материалы, собранные в 38 рейсах на промысловых судах в 1992–2001 гг. у Курильских островов. В этих рейсах на биоанализ было взято 115489 экз. равношипого краба, проведен анализ плодовитости у 377 самок.

Для сбора данных по распределению крабов учитывали порядки с застоем ловушек около 2–3 суток. При выборке порядка фиксировали координаты и глубину начала и конца порядка. На каждой научной станции улов сортировали по четырем размерно-функциональным группам (РФГ): промысловые самцы (>130 мм по ширине карапакса), непромысловые самцы ( $\leq 130$  мм), половозрелые самки (>100 мм), неполовозрелые самки ( $\leq 100$  мм). Всех особей просчитывали и для каждой РФГ определяли средний улов на ловушку.

При проведении биоанализов штангенциркулем измеряли ширину и длину карапакса, определяли пол, линочное состояние и, у самок, стадию зрелости икры (Родин и др., 1979). В некоторых рейсах дополнительно измеряли высоту клешни и проводили взвешивание. Каждую особь взвешивали индивидуально.

## 3. Особенности использования данных ловушечного лова

Поскольку в основу настоящей работы положены данные, собранные исключительно с помощью ловушек, мы сочли необходимым обсудить особенности ловушек как орудия для сбора научных данных по имеющимся сведениям из литературы и собственным исследованиям по равношипому и другим видам крабов.

Широкое варьирование эффективной площади облова ловушек (Miller, 1975; 1990) является основным препятствием для использования ловушечных данных в расчетах численности. Это же обстоятельство вызывает сомнение в корректности результатов, получаемых при проведении ловушечных съемок, когда о плотности поселения судят по однократной постановке ловушек. В целом, связь между ловушечными уловами и фактической численностью присутствует, но при незнании закономерностей изменения трофической активности у животных ее пропорциональность неоднозначна. Эта неопределенность в настоящее время не дает возможности пересчитать улов на ловушку в плотность запаса и, отсюда, оценить абсолютную численность по данным ловушечных уловов.

Данные, получаемые ловушками, «сглаживают» участки повышенной плотности поселения, что обуславливает некорректность их применения для получения детальных схем распределения. Увеличение размеров (объема) ловушек дает возможность получать более высокие уловы. Кроме того, мы отметили некоторую особенность в наступлении предела «насыщения» ловушек при уловах ниже и выше средней величины. Судя по нашим данным, даже при низких концентрациях крабов предел «насыщения» ловушки с меньшим объемом в среднем ниже, чем у ловушки с большим объемом при тех же условиях (табл. 1). Можно полагать, что уловы «маленьких» ловушек будут более низкими по сравнению с уловами «больших» ловушек при любых концентрациях объекта. Поэтому мы считаем, что на «насыщение» ловушки (предельный улов) оказывает влияние как ее функциональный объем, так и концентрация особей на участке облова.

Таким образом, отношение величины улова к плотности поселения на участках с высокой плотностью будет ниже, чем на участках с низкой плотностью, т. е. ловушки неадекватно облавливают плотные и разреженные скопления.

Зависимость между линочным состоянием крабов и ловушечным уловом, по нашему мнению, косвенно оказывает влияние на селективность ловушек в отношении размеров облавливаемых особей. Наши данные, полученные в период массовой линьки в популяции, подтверждают, что крупные особи, независимо от пола, в этот период лучше облавливались тралом, чем ловушками.

Учитывая все вышесказанное, можно резюмировать, что ловушки можно использовать для оценки относительной численности и построения генерализованных схем распределения исследуемых объектов при условии стандартизации сбора данных по типу ловушек, стратегии и условиям лова.

Таблица 1

Сравнительная характеристика «больших» (AR) и «маленьких» (AP) ловушек по уловам особей различных РФГ равношипого краба (соотношение средних уловов AR/AP)

	Промысловые самцы (>130 мм)	Непромысловые самцы (≤130 мм)	Половозрелые самки (>100 мм)	Неполовозрелые самки (≤100 мм)
Для всего объема выборки	2,01	3,55	2,53	2,69
Для части выборки с уловами меньше средней величины	1,46	2,10	1,78	1,36
Для части выборки с уловами больше средней величины	2,43	5,63	2,91	3,38

Обозначения: AR – прямоугольные ловушки американского типа, AP – пирамидальные ловушки американского типа.

#### 4. Пространственная структура поселений равношипого краба Курильских островов

**Распространение вида.** Равношипый краб *Lithodes aequispinus* Benedict, 1894 (Макаров, 1938; Виноградов, 1950; Dawson, Yaldwyn, 1985) является тихоокеанским широкобореальным батимальным видом. Он обитает в верхней части континентального склона и распространен на востоке от Британской Колумбии (Канада) до Берингова моря, на западе от зал. Суруга (Япония) до северной части Охотского моря (Butler, Hart, 1962; Слизкин, 1974; Suzuki, Sawada, 1978; Родин, 1970).

**Географическое распределение.** Скопления равношипого краба были обнаружены почти вдоль всех островов Курильской гряды. Самой северной границей промысловых скоплений этого вида, по полученным данным, является побережье о-вов Маканруши и Онекотан, а самой южной – прол. Екатерины.

Пространственное распределение скоплений равношипого краба практически неизменно из года в год. В каждом из районов (Северные, Средние и Южные Курилы) отмечено по одному крупному скоплению, на котором в основном и базируется промысел. В районе Северных Курил это скопление с тихоокеанской стороны о. Шиащкотан и скал Ловушки (рис. 1), у Средних Курил – около северной части о. Симушир и о. Кетой (рис. 2), у Южных Курил – с охотоморской стороны о. Итуруп (рис. 3). Около каждого из этих крупных скоплений краба расположены более мелкие поселения. Это позволило нам в ходе рассмотрения пространственного распределения равношипого краба выделить в пределах указанных выше районов участки, на каждом из которых, по нашему мнению, расположено одно относительно изолированное поселение.

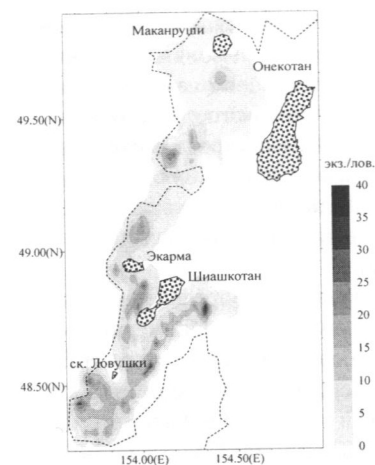


Рис. 1. Пространственное распределение промысловых самцов равношипого краба у Северных Курил по весенним данным 1992–1999 гг.

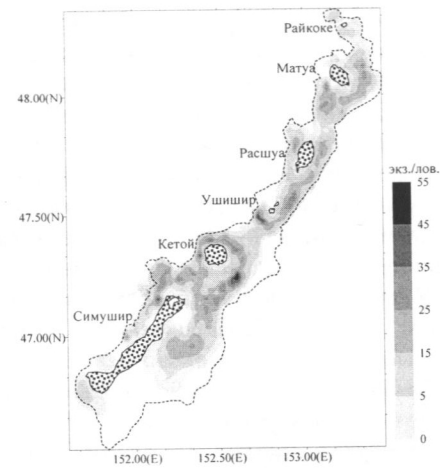


Рис. 2. Пространственное распределение промысловых самцов равношипого краба у Средних Курил по осенним данным 1992–1999 гг.

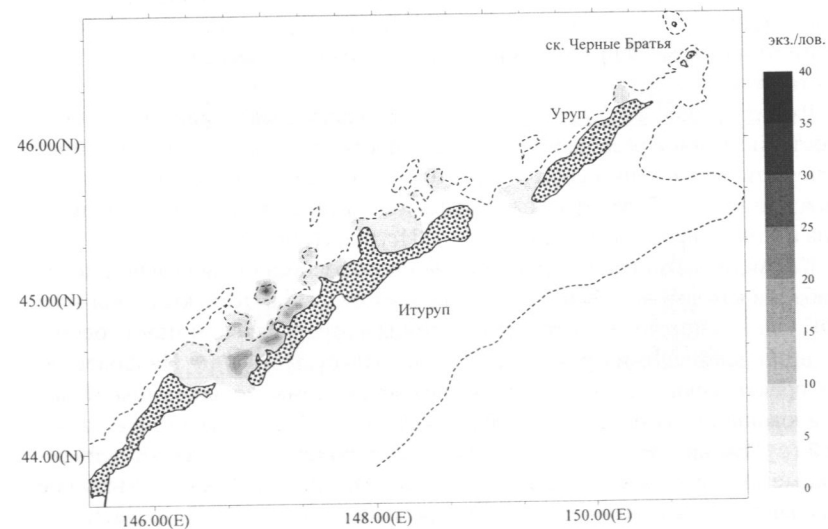


Рис. 3. Пространственное распределение промысловых самцов равношипого краба у Южных Курил по весенним данным 1992–1999 гг.

**Батиметрическое распределение.** В условиях Курильской гряды равношипый краб, по нашим данным, встречается во всем диапазоне исследованных глубин – от 50 до 1000 м. Распределение промысловых самцов во всех районах отличается равномерностью в пределах широкого диапазона глубин. Существенное снижение уловов отмечено только на краях исследованного батиметрического диапазона. У Шиашкотана высокие уловы отмечены на глубинах от 100 до 650 м, у Симушира – от 100 до 550 м, у Итурупа – от 250 до 850 м. Единственным отличием является варьирование батиметрических границ распространения высоких концентраций.

У непромысловых самцов также нет привязанности к определенным глубинам, хотя они и распределяются по глубинам менее равномерно, чем промысловые самцы. Половозрелые самки в большей степени тяготеют к глубинам 350–500 м. От района к району отмечено незначительное варьирование батиметрических границ в пределах этого диапазона. Батиметрическое распределение малоразмерных самок в большинстве случаев повторяет распределение половозрелых самок.

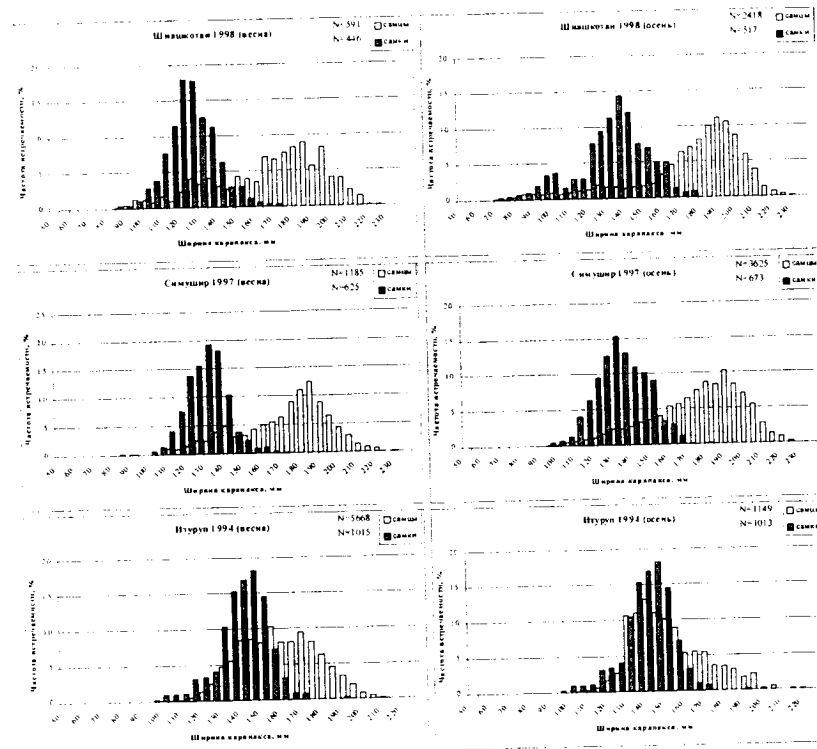
**Сезонные особенности распределения.** Сравнение пространственного распределения по весенним и осенним данным не выявило каких-либо кардинальных отличий. В целом, локализация основных скоплений как весной, так и осенью остается практически неизменной, но величина уловов по сезонам может существенно варьировать. Во всех трех районах различия в батиметрическом распределении краба по сезонам также нельзя назвать существенными.

**Размерно-половой состав.** На каждом участке, выделенном с учетом пространственной разобщенности и плотности поселений, в сопоставимых количествах отмечены особи обоих полов, как достигшие половозрелости, так и молодь. Наиболее крупными являются самцы, обитающие у Шиашкотана и Симушира, много мелочь самцы Итурупа (рис. 4).

Как видно из описания пространственного распределения равношипного краба, на каждом выделенном участке в уловах присутствуют особи всех РФГ. Однако можно заметить, что различия в распределении между особями, принадлежащими к разным РФГ, довольно существенны. Наиболее часто, практически в каждом улове, встречаются промысловые самцы. Их агрегированность в скопления колеблется от 66 до 78%, т. е. около 30% особей этой группы находятся вдали от основных скоплений и образуют периферийные зоны с низкой плотностью поселения. Промежуточное положение занимают половозрелые самки и непромысловые самцы. Встречаемость неполовозрелых самок самая низкая – от 11 до 45%, а агрегированность в скопления самая высокая – от 96 до 97%.

**Сравнительные особенности размерного состава.** При сравнении размерного состава самцов с разных участков по трем параметрам: среднему размеру взрослых особей, модальному и максимальному размеру, участ-

ки разделились на две группы. Различия в размерном составе в большей мере проявляются между «охотоморскими» и «тихоокеанскими» группировками, чем между группировками, населяющими акваторию с одной стороны гряды (рис. 5). Наши данные показывают, что различия в характеристиках размерного состава между особями, населяющими тихоокеанскую и охотоморскую стороны Курильской гряды, обусловлены немиграционными процессами и косвенно свидетельствуют об отсутствии массовых миграций как между разными сторонами гряды, так и между участками в широтном направлении.



**Рис. 4.** Размерный состав равношипного краба из трех основных промысловых скоплений у Курильских островов.

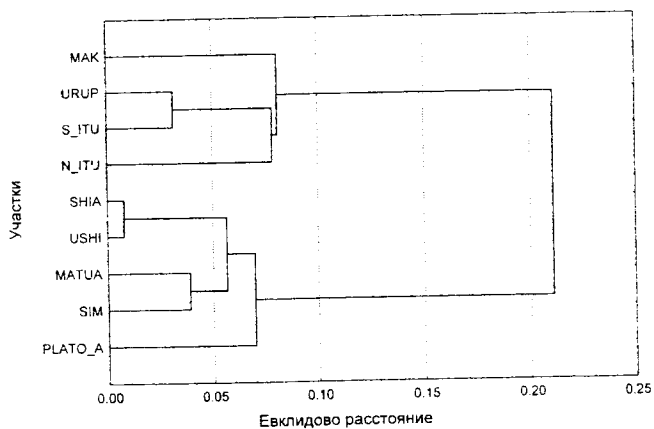


Рис. 5. Сходство выделенных поселений равношипого краба по размерным характеристикам населяющих их самцов.

Обозначения: MAK – Маканруши, URUP – Уруп, S\_ITU – юг Итурупа, N\_ITU – север Итурупа, SHIA – Шиашкотан, MATUA – Матуа, SIM – Симушир, PLATO\_A – Плато А.

## 5. Основные черты биологии равношипого краба Курильских островов

**Размерно-весовые зависимости.** Для описания формы тела крабов наиболее часто используются соотношение длины и ширины карапакса, размерно-весовые соотношения. Нами были определены только важнейшие функциональные зависимости, которые либо представляют практическую значимость, либо могут быть использованы для сравнения наших данных с имеющимися в литературе.

**Размер наступления половозрелости.** Размер «морфометрической половозрелости» (SMM) рассчитывали для самцов равношипого краба из трех районов (рис. 6). Полученные данные свидетельствуют об однородности размера морфометрической половозрелости на всем протяжении мест обитания у Курильской гряды. Выполненный нами t-тест по сравнению регрессий, как среди молодых, так и среди взрослых особей, показал различия между дисперсиями и коэффициентами  $a$ , при сходстве коэффициентов  $b$ . Во всех случаях различия между регрессиями оказались незначимыми.

У самок имеются хорошо заметные признаки, по которым можно определить их участие в нересте. Это позволяет оценить размер функциональной половозрелости (SFM), т. е. размер, при котором особи начинают размножаться. Наименьший размер, при котором самка становится функционально половозрелой, составил 79 мм (у о. Маканруши). На всех других участках он был примерно одинаков и варьировал около 100 мм по ширине карапакса (табл. 2).

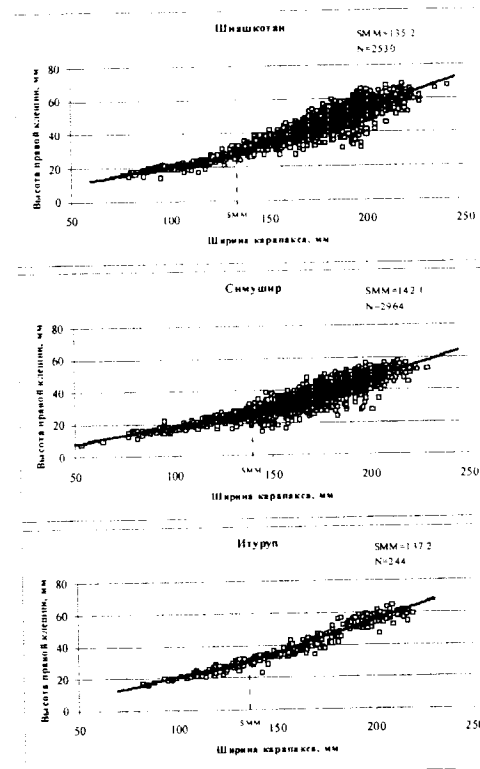


Рис. 6. Размер морфометрической половозрелости (SMM) самцов равношипого краба у Курильских островов.

**Линочный цикл.** Самцы «II» стадии линочного цикла, т. е. с неокрепшим панцирем после недавно прошедшей линьки, в более или менее существенных количествах отмечены только у Южных Курил. Причем по годам их доля значительно варьировала (от 5 до 37%). При этом высокий процент таких самцов был отмечен как в весенний, так и в осенний период. Самцы в стадиях «III-P» и «III-II» встречались без определенной системы. Эти стадии у крабов во всех районах преобладали и весной, и осенью. Самцы в «IV» стадии линочного цикла, как и во «II», встречались не очень часто. Их максимальные значения в уловах весной достигали 29% от числа самцов, а осенью – 33%. Такое варьирование послелиночных и предлиночных стадий в межгодовом аспекте и присутствие их в уловах на протяжении всего года свидетельствуют об отсутствии у равношипого краба сезонной зависимости в линочном цикле (Низяев, 2002а).

Таблица 2

**Параметры расчетов и размеры 50%-ной половозрелости самок равношипого краба по участкам (ширина карапакса)**

Участок	50% SFM	a	±a	b	±b	r	±r	min CW	max CW
$Y = \max / (1 + 10^{(a-bx)})$ (уравнение Ферхольста) (Лакин, 1990)									
Маканруши	116,8	16,6354	1,4726	-0,1424	0,0133	-0,803	0,0751	79	130
Шиашкотан	113,6	10,1956	1,8365	-0,0897	0,0092	-0,9318	0,0457	96	136
Плато А	109,7	28,3585	1,9642	-0,2584	0,0178	-0,8779	0,0603	106	124
Матуа	109,3	27,2933	1,1862	-0,2498	0,0107	-0,9465	0,0406	98	121
Ушишир	112,7	25,9718	1,1461	-0,2304	0,0104	-0,9418	0,0423	100	127
Симушир	111,5	10,1441	2,1235	-0,0909	0,0106	-0,9161	0,0505	98	137
Юг Итурупа	115,3	12,7761	1,8291	-0,1108	0,0098	-0,9259	0,0476	101	137

Обозначения: min CW, max CW – минимальный и максимальный размер ширины карапакса половозрелой особи в выборке; a, b – коэффициенты регрессии, r – коэффициент регрессии, 50% SFM – размер 50%-ной функциональной половозрелости.

**Нерестовый цикл.** По нашим данным, самки равношипого краба, имеющие на плеоподах недавно отложенную икру, в больших количествах встречались в уловах и весной, и осенью. Так, на участке около о-вов Ушишир и Расшуа в 1998 г. весной их доля достигала 52%, а осенью – 49%, у Симушира – 31 и 33%, у Шиашкотана – 26 и 61% соответственно. Это свидетельствует об отсутствии сезонности в сроках нереста. Кроме того, столь высокий процент отсутствию сезонности в сроках нереста. Кроме того, столь высокий процент отсутствию сезонности в сроках нереста. Кроме того, столь высокий процент отсутствию сезонности в сроках нереста. Кроме того, столь высокий процент отсутствию сезонности в сроках нереста. Кроме того, столь высокий процент отсутствию сезонности в сроках нереста. Кроме того, столь высокий процент отсутствию сезонности в сроках нереста.

**Взаимосвязь линочного и нерестового циклов.** Для многих шельфовых ракообразных можно говорить о взаимосвязанных линочно-нерестовых процессах, которые синхронизируются, исходя из необходимости обеспечения личинок пищей и поддержания достаточного количества готовых к воспроизводству самцов в период нереста. Некоторые работы указывают на температурную зависимость этих процессов (Винокурова, 1975; Кауфман, 1976; Хмелева, 1988). Ракообразные, обитающие на больших глубинах, где температура утрачивает определяющую роль в координации биологических процессов, как правило, не имеют сезонности нереста и линьки. В частности, у равношипого краба наличие лецитотрофной личинки (Shirley, Zhou, 1997) снимает необходимость сезонного выпуска личинок. По-видимому, зависимость личинок от наличия пищи является определяющим в синхронизации линочно-нерестовых процессов. При отсутствии такой зависимости необходимость в координации процессов отпадает. У равношипого краба при асин-

хронности линьки и нереста всегда имеются готовые к размножению самцы, что и снимает ту проблему, которую шельфовые виды решают путем синхронизации этих процессов.

**Плодовитость.** Изучение плодовитости самок проводили с целью освещения следующих вопросов: 1) определение вида зависимости между плодовитостью и размером особей, 2) варьирование плодовитости на разных стадиях эмбрионального развития, 3) различия в плодовитости между участками, 4) варьирование диаметра яиц.

Результаты показали, что индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) у равношипого краба закономерно возрастает с увеличением размеров самок. По нашим данным, минимальная и максимальная ИАП отличались больше чем на порядок – от 2,0 до 40,7 тыс. яиц (табл. 3). Изменение ИАП, связанное с потерей яиц в процессе их инкубации, было незначительным и в среднем не превышало 6%. Средние значения как ИАП, так и индивидуальной относительной плодовитости (ИОП) самок у о. Итурупа были значительно ниже, чем таковые на северных участках. Подобная широтная зависимость, хотя и не в таком масштабе, отмечена Сомертоном и Отто (Somerton, Otto, 1986) для равношипого краба западной части Берингова моря.

Таблица 3

**ИАП самок равношипого краба в водах Курильских островов**

Район	Категория	N, экз.	ИАП <sub>130</sub>	ИАП (min–max), тыс. шт.
Шиашкотан	ИО	42	15,0	2,7–27,9
	НГ	25	15,0	6,1–26,7
	ИГ	30	14,1	5,9–28,3
Симушир	ИО	114	14,8	7,5–40,7
	НГ	23	15,7	10,7–32,6
	ИГ	29	14,5	7,4–31,8
Итурупа	ИО	71	8,2	2,9–20,9
	НГ	24	8,1	2,0–21,1
	ИГ	19	7,6	2,3–12,6

Обозначения: ИАП<sub>130</sub> – индивидуальная абсолютная плодовитость при ширине карапакса 130 мм, ИО – икра оранжевая, новая, НГ – икра в стадии начального глазка, ИГ – икра в стадии развитого глазка.

Размеры яиц слабо связаны с размером тела самок. Форма яиц меняется в процессе инкубации. Можно отметить слабые тенденции к увеличению размеров яйца при развитии эмбриона и к увеличению его ширины с уменьшением длины, т. е. стремление к шаровидной форме. В нашем случае связь



имела линейную зависимость и для эмбрионов в стадиях «НГ» и «ИГ» описывалась следующими уравнениями (Низяев, 2002б):

$$E_L = 1,1041E_W + 0,1309 \quad (\text{НГ}) (N=19, r=0,6046, P=0,05);$$

$$E_L = 0,6444E_W + 1,0368 \quad (\text{ИГ}) (N=29, r=0,6440, P=0,05),$$

где  $E_L$  – длина яйца,  $E_W$  – ширина яйца.

К основным результатам наших исследований следует отнести установленные существенных отличий в плодовитости самок равношипного краба между Шиашкотаном и Симуширом, с одной стороны, и Итурупом – с другой; отсутствие значимых потерь эмбрионов при инкубации, а также сходство всех районов по линейным размерам яиц, независимо от стадии их инкубации.

## 6. Функциональная структура ареала равношипного краба Курильских островов

Популяционный статус скоплений. Судя по отсутствию различий в сезонном распределении, ядра скоплений являются стационарными. Существенные различия в размерных характеристиках особей соседних скоплений подтверждают сделанное ранее предположение (Nizyaev, 1996) об отсутствии массовых миграций даже между близлежащими скоплениями. Еще одним доводом в поддержку этого мнения может служить общая тенденция в сезонном изменении улова на усилии. Не было такого случая, чтобы снижение уловов на одном участке происходило за счет их повышения на другом.

Каждое из обнаруженных скоплений равношипного краба, даже самое малочисленное, имеет свой репродуктивный потенциал для поддержания численности стада. В составе каждого скопления как весной, так и осенью в достаточном количестве присутствуют особи всех размерно-функциональных групп, что говорит об отсутствии жизненной необходимости в протяженных нерестовых миграциях. Самодостаточный размерно-функциональный состав скоплений не позволяет считать их только частью какой-то единой суперпопуляционной структуры. Тот факт, что равношипный краб имеет в своем жизненном цикле не планктотрофную, а морфологически продвинутую лецитотрофную личинку (Shirley, Zhou, 1997), ставит под сомнение возможность пополнения одного локального скопления за счет дрейфа личинок из другого.

Таким образом, есть немало оснований полагать, что жизнедеятельность каждого из упомянутых нами поселений краба может происходить без существенного влияния со стороны других. Скопления в достаточной степени изолированы друг от друга наличием между ними физических барьеров и особенностями репродуктивной и поведенческой биологии особей. Поэтому пространственная изолированность взрослой части крабовых стад, отсутствие между ними массовых миграций взрослых особей и личиночного дрейфа, а также длительность существования поселений дают основание сделать вывод

о нарушении панмиксии между скоплениями. Первичное возникновение любой формы изоляции вследствие нарушения панмиксии автоматически ведет к развитию более высокой степени изоляции внутри популяции или между группами популяций (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). В данном случае обнаруженная мозаичность ареала равношипного краба (для простоты изложения под термином «ареал» понимается часть видового ареала, ограниченная районом исследования), независимо от механизмов ее образования, позволяет полагать существование или становление нескольких популяций в пределах акватории Курильских островов. Если это справедливо, то каждое из этих скоплений, по терминологии В. Н. Беклемишева (1960), является независимой популяцией или, в крайнем случае, что кажется нам маловероятным, полувисимой популяцией. Поэтому на основании приведенных выше фактов и в соответствии с традиционными работами по популяционной биологии (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1987) мы определяем каждое такое образование как популяцию – структуру, способную функционировать самостоятельно. В общей сложности в пределах Курильской гряды мы выделяем девять популяций: у о. Маканруши, у о. Шиашкотан и скал Ловушки, на плато юго-восточнее о. Шиашкотан, у о-вов Матуа и Райкоке, у о-вов Ушишир и Расшуа, у о-вов Симушир и Кетой, у о. Уруп, у северо-восточной части о. Итуруп, у северо-западной части о. Итуруп. Поскольку выделение популяций основано на косвенных фактах, мы не считаем его окончательным.

Сравнение популяций. Обсуждаемые популяции явно неравнозначны. Для изучения их сходства нами был применен кластерный анализ по двум группам признаков. В основу первой группы вошли признаки, отражающие количественные характеристики популяций. Вторая группа включает в себя малофлюктуирующие признаки, характеризующие в большей степени биологические параметры особей, входящих в состав популяций.

Анализ сходства по количественным индексам выявил две большие группы. В одну вошли крупные популяции, характеризующиеся высокими уловами с большой долей крупных особей (Шиашкотан, Матуа, Ушишир, Симушир и южная часть Итурупа), в другую – мелкие популяции (Маканруши, Плато А, Уруп, северная часть Итурупа). Первые в большей степени пригодны для промысла, эксплуатация вторых не даст значительных результатов.

Анализ сходства популяций по биологическим параметрам входящих в их состав особей показал, что различия между биологическими характеристиками особей, обитающих с разных сторон гряды, более существенны, чем различия между северными и южными популяциями. Популяции, обитающие у Маканруши, северной части Итурупа, Урупа и южной части Итурупа, значительно отличаются от всех остальных. Нетрудно заметить, что все перечисленные популяции обитают с охотоморской стороны Курильских островов. Остальная часть популяций также неоднородна. Несколько обособлены популяции Матуа и Симушира. По распределению уловов можно

заметить, что в этих районах с охотоморской стороны островов локализуется большая часть особей, чем в районах о-вов Шиашкотан и Ушишир. Исходя из этих данных, мы предполагаем, что различие популяций по биологическим параметрам населяющих их особей в первую очередь связано с их обитанием у охотоморской или тихоокеанской стороны островов.

**Функциональная структура.** Структура ареала отдельно взятой популяции вида из сем. Lithodidae в большинстве случаев представлена функционально связанными друг с другом зонами. Для описания функциональной структуры ареала популяции равношипного краба мы выделяли репродуктивную, питомную («ясля»), периферийную зоны и, дополнительно введенную, зону преобладания промысловых самцов (рис. 7).

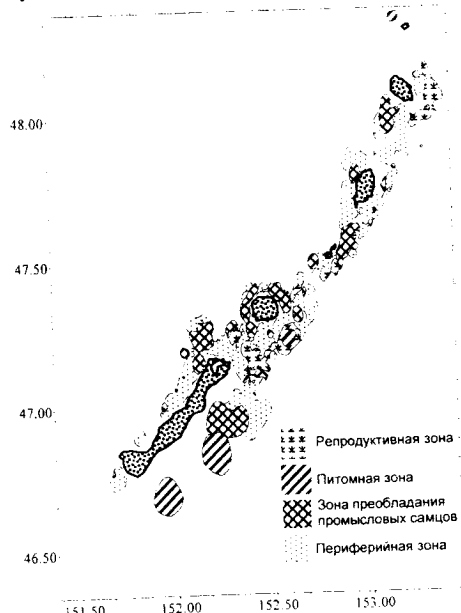


Рис. 7. Функциональная структура популяций равношипного краба у Средних Курил.

уловами половозрелых самок и самцов-прекрутов. Зона преобладания промысловых самцов была выделена, когда стало очевидно, что значительная часть станций по структуре уловов не подходит ни к одной из определенных ранее градаций. Все эти станции имели одно общее свойство – взрослые самцы в них составляли основу улова, преобладая над суммарным уловом остальных РФГ. Однако величина уловов не позволила причислить их к периферийным станциям, отличающимся низкими уловами.

**Репродуктивная зона** определяется нами как плотные стационарные или образующиеся сезонно скопления половозрелых самок. В литературе чаще упоминается «репродуктивное ядро», видимо, чтобы отразить возможность пространственного перемещения этих скоплений, связанного с сезонными миграциями. Таким скоплениям обычно не сопутствуют высокие уловы взрослых самцов.

**Питомная зона** (нагула молоди) характеризуется плотными скоплениями немигрирующей молоди (до 70 мм по ширине карапакса) и является своеобразными «яслями» популяции.

**Периферийная зона** включает в себя участки с низкими уловами взрослых самцов и штучными

По данным многолетних уловов у Средних Курил мы оценили принадлежность каждой станции к той или иной функциональной зоне. Результат выделения функциональных зон у Средних Курил представлен на рисунке 7. Как видно, на каждом из участков существует локальная репродуктивная зона, расположение которой должно быть приемлемым для оседания выклюнувшихся личинок в питомной зоне. Не следует понимать, что репродуктивные усилия вне репродуктивной зоны тратятся впустую. Более правильно представлять, что в пределах ареала популяции существуют зоны выклева личинок, различающиеся по вероятности выживания потомства, из которых наиболее высокие вероятности приходятся на репродуктивную зону. Это особенно актуально для островных районов, где сила течений очень велика. Видимо, по этой причине на большей части акватории Курильской гряды, от о. Итуруп до о. Парамушир, отсутствуют какие-либо скопления крабов-литодид, имеющих в своем развитии планктотрофную личинку (Клитин, Низяев, 1999). Хаотичность и изменчивость течений у Курильских островов, а также узость шельфа, особенно в центральной части гряды (2–5 км), препятствуют расселению шельфовых видов крабов в этом районе. Механизм воспроизводства нарушается, поскольку пелагические стадии сносятся сильными течениями за пределы зон, пригодных для нагула молоди и обитания взрослых особей. Наличие у равношипного краба лецитотрофных личинок в районах с сильным течением позволяет этому виду существовать в районах с сильным течением на узких ступенях материкового склона и заселять участки, где он может не опасаться конкуренции со стороны других близкородственных видов. В первую очередь, это позволяет снизить конкуренцию с видами, имеющими такой же спектр питания, как у равношипного краба (Tarverdieva, Zgurovsky, 1985), и избежать соперничества за жизненное пространство.

Плотность заселения периферийной зоны служит ориентиром благополучия популяции. Во-первых, это показатель плотности заселения центра, поскольку механизм образования периферийной зоны основан на превышении экологической емкости ядра популяции, а во-вторых, – показатель готовности популяции к расселению (Бигон и др., 1989). Перенасыщение взрослыми особями периферийной зоны приводит к оттоку крупных самцов и самок с целью поиска новых участков, пригодных для заселения. Существование зон преобладания промысловых самцов, по нашему мнению, обусловлено непригодностью этих зон (по каким-то условиям) для нагула молоди и создания репродуктивных центров. По сути, это та же периферийная зона, но находящаяся ближе к ядру популяции и, возможно, имеющая хорошую кормовую базу.

Подводя итоги этой главы, можно сказать, что скопления равношипного краба, обнаруженные вдоль островов Курильской гряды, представляют собой независимые или полунезависимые группировки популяционного ранга (по терминологии В. Н. Беклемишева, 1960). Мы полагаем, что они объединены в единую цепь, каждое звено которой самостоятельно и может поддерживать генетический транспорт только с соседними звеньями. Сложность функциональной

структуры ареала равношипого краба у Курильских островов во многом определяется многочисленными разломами и поднятиями континентального склона, которые существенно ограничивают свободное перемещение краба. Хотя исследования показали, что у равношипого краба функциональная необходимость в массовых миграциях отсутствует, мы склонны считать, что отдельные перемещения крабов из одной популяции в другую имеют место в виде расселения взрослых особей, что необходимо для поддержки генетического разнообразия. Возможно, что ряд мелких популяций (северная часть Итурупа, Плато А, Маканруши) являются дополнительными источниками пополнения взрослыми особями более крупных (южная часть Итурупа, Шиашкотан).

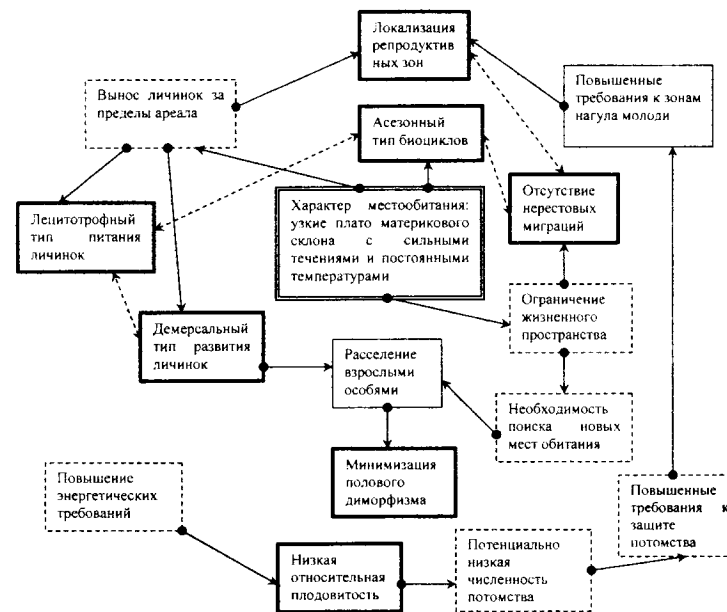
### 7. Особенности жизненной стратегии равношипого краба и рекомендации по рациональному использованию его ресурсов

**Значение жизненной стратегии.** Характеристика жизненной стратегии вида в значительной степени может служить ориентировочной оценкой устойчивости популяций к промысловому прессу и является исходным знанием для разработки рекомендаций по рациональному использованию ресурсов. Адаптационные «ответы», составляющие сущность жизненной стратегии вида, выработывались в длительном эволюционном процессе как приспособление к условиям окружающей среды, что подразумевает «оптимальность» комплекса адаптаций для существования популяций вида в нативных условиях обитания. Воздействие промысла не всегда совпадает с направленностью естественного отбора. В частности, в результате селективного промысла изымаются наиболее приспособленные крупные взрослые особи, тогда как в естественных условиях максимальная смертность приходится на мелких молодых (Никольский, 1974). Это отрицательно влияет на «оптимальность» жизненной стратегии, т. е. делает наиболее защищенные от влияния окружающей среды стадии жизненного цикла наиболее уязвимыми, особенно с развитием производительности орудий лова.

**Этапы жизненной стратегии.** Жизненный цикл крабов, в том числе и равношипого краба, включает в себя стадии, каждая из которых характеризуется различной продолжительностью, смертностью особей и их ролью в жизненной стратегии.

Многочисленные «уступки» давлению отбора привели к созданию у каждого организма уникального адаптивного комплекса физиологических, поведенческих и экологических особенностей, дополняющих друг друга и способствующих его успешному размножению. К особенностям жизненной стратегии равношипого краба можно причислить низкую относительную плодовитость, лецитотрофный тип питания и демерсальный тип развития личинок, повышенные требования к участкам нагула молоди, независимый от сезона тип биоциклов (нерест, линька), отсутствие сезонных миграций. В свою очередь, это

сужает типы возможных местообитаний, пригодных для существования популяций равношипого краба, т. е. приводит к ограниченности его экологической ниши. Рассмотрим элементы жизненной стратегии этого вида с точки зрения возможности заселения им узких плато материкового склона (рис. 8).



**Рис. 8.** Схема взаимосвязности адаптивных признаков жизненной стратегии равношипого краба, возникших под влиянием ограничений среды обитания. В прямоугольниках со сплошной линией – признаки, развивающиеся под давлением отбора (жирным выделены определяющие стратегию признаки, рассмотренные в данной работе); в пунктирных линиях – негативные последствия воздействия факторов; стрелки обозначают неизбежные причинные следствия (пунктирными стрелками показано сопряжение признаков с невыясненными причинно-следственными отношениями).

Эта упрощенная схема не претендует на точное соблюдение очередности развития тех или иных адаптивных качеств. Ее целью является лишь иллюстрация причинно-следственных отношений при «выборе» именно этой жизненной стратегии. В сущности, любые организмы в процессе эволюции решают две основные задачи: поддержание численности (воспроизводство) и расширение ареала (расселение) (см., напр., Одум, 1986). У Курильских островов планктотрофные личинки, обитающие в фотической зоне, не имеют преимуществ для расселения вида из-за их выноса в неблагоприятные для оседания районы. В этих условиях значительные преимущества получают виды с леци-

тотрофной демерсальной личинкой. Это решает задачу повышения выживания потомства, но в качестве компенсации возросших репродуктивных затрат приводит к снижению плодовитости. Последствием этой смены также является практически полная потеря роли личиночной стадии в расселении. Дополнительной защитой от выноса личинок в неблагоприятные для развития молодые участки является отказ от миграций и локализация репродуктивных зон.

Потеря возможности переноса личинок на дальние расстояния существенно ограничивает действенность стратегии расселения, но за счет снижения полового диморфизма у особей обоих полов имеется равная способность перемещаться на значительные расстояния и образовывать новые колонии.

Все эти особенности биологии равношипного краба определяют его жизненную стратегию. Для понимания специфики жизненной стратегии отдельного вида, в нашем случае равношипного краба, удобно провести сравнение с другими видами в рамках концепции *r/K* стратегии.

Жизненная стратегия равношипного краба в свете *r/K* концепции. В соответствии с признаками, наиболее часто применяемыми для анализа *r*- и *K*-стратегий (Пианка, 1970; Пианка, 1981; Одум, 1986; Бигон и др., 1989; Касьянов, 1989; Гиляров, 1990), мы попытались выявить преимущественные предпочтения в жизненной стратегии у трех видов промысловых крабов: стригуна опилио, камчатского и равношипного.

Как и предполагалось, наибольшее количество признаков *K*-стратегии отмечено у равношипного краба. Он обитает в условиях наиболее постоянной и предсказуемой среды; характеризуется низкой смертностью, т. е. относительно высокой защищенностью особей на всех стадиях жизненного цикла, низкой плодовитостью и более крупными размерами личинок, чем у камчатского краба и, тем более, у крабов-стригунов.

Характеристика промысла и рекомендации по рациональному использованию ресурсов равношипного краба. Общий объем изъятия равношипного краба у Курильских островов с начала проведения исследований по мере открытия новых промысловых скоплений увеличился с 300 до 1000 и более т. История освоения прикурильского равношипного краба непродолжительна (Низяев, 2002в). К моменту написания работы прошло всего 7 лет, как в районе Курильской гряды было открыто последнее промысловое скопление краба. Для объекта с продолжительностью жизненного цикла около 20 лет этот срок очень короткий. Поэтому рекомендации по использованию ресурсов равношипного краба на основании этих предварительных данных ни в коей мере не могут быть окончательными.

На основании анализа имеющихся данных можно полагать, что равношипный краб имеет минимальные флуктуации численности поколений. Поэтому доля изъятия краба при рациональном использовании ресурсов не должна существенно меняться год от года. Популяции равношипного краба Курильских островов удобны для промысла, но слабо защищены от переловов. С одной стороны, локальность местообитания предполагает высокую

концентрацию особей, что облегчает процесс добычи, с другой стороны эти же особенности при нерациональном использовании ресурсов и отсутствии оперативного контроля способствуют перелову. В случае перелова низкая плодовитость и отсутствие между популяциями массового обмена особями не позволит им быстро восстановиться. Поэтому для промысловых популяций этого вида рекомендуются щадящий режим эксплуатации и ежегодный контроль за состоянием запасов.

## ВЫВОДЫ

1. Связь между ловушечными уловами и плотностью поселений не является постоянной, а уловистость ловушек в значительной степени подвержена влиянию различных факторов. Отношение величины улова к плотности поселений на участках с высокой плотностью ниже, чем на участках с низкой. Это приводит к «сглаживанию» распределения плотности поселений при отображении таких участков по данным ловушечных уловов. Существенные различия в сезонных и годовых величинах среднего улова на усилии свидетельствуют о том, что связь величины ловушечных уловов с фактической плотностью поселений изменяется в зависимости от биологического состояния крабов. Кратковременное использование ловушек для сбора данных не дает надежных оценок среднего улова, что ставит под сомнение результативность выполнения ловушечных съемок при разовых постановках ловушек. Наиболее оправданной стратегией сбора данных ловушками является контрольный лов, т. е. сбор научной информации при проведении государственного мониторинга запасов.

2. У Курильских островов крупные скопления равношипного краба отмечены в районе Северных Курил (с тихоокеанской стороны о. Шнишкотан и скал Ловушки), у Средних Курил (с тихоокеанской и охотоморской сторон северной части о. Симушир и о. Кетой), у Южных Курил (с охотоморской стороны о. Итуруп). Около каждого из этих крупных скоплений краба расположены более мелкие. В состав скоплений входят как половозрелые, так и неполовозрелые особи. Локализация всех скоплений как весной, так и осенью остается неизменной, но величина среднего улова на усилии существенно меняется.

3. Различия в размерной структуре в большей мере проявляются между «охотоморскими» и «тихоокеанскими» популяциями, чем между популяциями, обитающими на разных географических широтах Курильской гряды.

4. Размер морфометрической половозрелости самцов варьирует от 135,3 до 142,1 мм по ширине карапакса. В масштабах видовой ареала его изменчивость обнаруживает зависимость от географической широты. Размер функциональной половозрелости у самок изменяется от 109,3 до 116,8 мм и слабо связан с географической широтой обитания популяции.

5. Процессы линьки и нереста у равношипного краба протекают асинхронно, наблюдаются в течение всего года, и их интенсивность мало связана с сезоном.

6. Плодовитость равношипного краба зависит от размеров самок и варьирует от 2,7 до 40,7 тыс. яиц. Отмечено значимое различие между плодовитостью самок Северных и Средних Курил, с одной стороны, и Южных Курил – с другой. Плодовитость южнокурильских самок почти в два раза ниже, чем в более северных районах. Не обнаружено достоверное снижение числа яиц в процессе их инкубации.

7. Скопления равношипного краба у островов Курильской гряды представляют собой независимые или полузависимые популяции. Мы полагаем, что они объединены в единую цепь, каждое звено которой самостоятельно и поддерживает генетический обмен только с соседними звеньями. Сложность функциональной структуры ареала равношипного краба у Курильских островов во многом определяется неровностью континентального склона, которая существенно ограничивает свободное перемещение краба вдоль Курильской гряды.

8. Функциональная структура ареала отдельно взятой популяции состоит из репродуктивного ядра, питомной зоны, зоны преобладания промысловых самцов и периферии, которые различаются по соотношению размерно-функциональных групп и плотности поселений. Из них только для первых двух характерна локализация на постоянных участках, обусловленная биологическими особенностями объекта. У равношипного краба наблюдается как совмещение репродуктивной и питомной зон, так и раздельное их расположение. В последнем случае расстояние между зонами массового скопления самок и молоди невелики. Это подтверждает отсутствие роли в расселении у лецитотрофных личинок равношипного краба, развивающихся в придонном слое.

9. Равношипный краб в большей мере, чем другие промысловые крабы Дальневосточного бассейна, проявляет признаки *K*-стратегиста. Это выражается в сравнительно низкой плодовитости, демерсальном типе развития личинок, асинхронности нерестового цикла и ассоциированности особой с районами со стабильными условиями обитания. Данные факты свидетельствуют о сравнительно высокой защищенности краба на протяжении всего жизненного цикла, что, в свою очередь, предполагает минимальную флюктуацию численности его поколений. Поэтому доля изъятия краба при рациональном ведении промысла не должна существенно изменяться год от года.

10. Равношипный краб образует ряд популяций, разделенных глубоководными проливами на три большие группы. Каждая из популяций представляет собой самостоятельную единицу запаса, имеющую собственный промысловый потенциал. Вследствие этого ОДУ должен оцениваться для каждой из популяций, что распределит промысловую нагрузку в соответствии с их запасами и продуктивностью. Популяции равношипного краба Курильских островов наиболее чувствительны к промысловому прессу. Отсутствие между ними массовых миграций не позволит им быстро восстановиться в случае перелова, а ограниченность жизненного пространства делает популяцию уязвимой для промысла и при отсутствии оперативного контроля может привести к перелову. Поэтому для промысловых популяций этого вида рекомендуется щадящий режим эксплуатации.

## Список работ автора по теме диссертации

Клитин А. К., Низяев С. А. Особенности распространения и жизненной стратегии некоторых промысловых видов дальневосточных крабидов в районе Курильских островов // Биология моря. – 1999. – Т. 25. – С. 221–228.

Низяев С. А., Букин С. Д. Методические аспекты использования траловых и ловушечных данных для научных целей // Изв. ТИНРО. – 2001. – Т. 128, ч. 2. – С. 644–658.

Низяев С. А. Общие закономерности распределения глубоководных крабов Охотского моря // V Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоноч., Минск, 9–13 окт. 1990 г. – М.: ВНИРО, 1990. – С. 38–39.

Низяев С. А. Особенности протекания линьки и нереста у равношипного краба (*Lithodes aequispinus*) Курильских островов // VI Всерос. конф. по промысловым беспозвоноч., Калининград (пос. Лесное), 3–6 сент. 2002 г.: Тез. докл. – М.: Изд-во ВНИРО, 2002а. – С. 54–56.

Низяев С. А. Плодовитость равношипного краба (*Lithodes aequispinus*) Курильской гряды // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов Сах.-Курил. рег. и сопред. акваторий: Тр. СахНИРО. – Ю-Сах.: СахНИРО, 2002б. – Т. 4. – С. 192–201.

Низяев С. А., Клитин А. К. Пространственная структура поселений равношипного краба (*Lithodes aequispinus*) Курильских островов // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов Сах.-Курил. рег. и сопред. акваторий: Тр. СахНИРО. – Ю-Сах.: СахНИРО, 2002. – Т. 4. – С. 173–191.

Низяев С. А. Равношипный краб // Под созвездием Персея: СахНИРО – 70 лет. – Владивосток: Рубеж, 2002в. – С. 94–96.

Низяев С. А. Распределение и численность глубоководных крабов Охотского моря // Промыслово-биол. исслед. мор. беспозвоноч. – М.: ВНИРО, 1992. – С. 26–37.

Низяев С. А. Ресурсы равношипного краба Курильских островов // Курил. о-ва: история, современность, перспективы: Тез. науч. докл. науч.-практ. конф., посвящ. 300-летию освоения Курил. о-вов рус. людьми, Ю-Сах., 16–17 дек. 1997 г. – Ю-Сах., 1998. – С. 67–70.

Nizyaev S. A., Fedoseev V. Ya. Causes of reduction in crab brood abundance and role in reproductive strategy // Proc. of the Intern. Symp. Biology, Management, and Economics of Crabs from High Latitude Habitats, Anchorage, Alaska, USA, Oct. 11–13, 1995. – Fairbanks, 1996. – P. 365–382.

Nizyaev S. A. Difference of dwelling conditions of golden king crab (*Lithodes aequispinus*) in the open areas of the Okhotsk Sea and near Kuril Islands // Proc. of the Workshop on the Okhotsk Sea and Adjacent Areas. PICES Scientific Report. – 1996. – Vol. 6. – P. 371–373.

Nizyaev S. A., Bukin S. D. Methodological problems associated with assessing crab resources based on trap catch data // Proc. of the Intern. Symp. Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics, Jan. 17–20, 2001, Anchorage, Alaska, USA. – Fairbanks, 2001. – P. 521–536.

Подписано в печать 10.04.2003. Объем 1,75 п. л. Тираж 100. Заказ № 10

---

СахНИРО, 693023, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196