

**А.Г.Слизкин, В.Н.Кобликов, В.Н.Долженков, В.Е.Родин,
В.И.Мясоедов, В.Я.Федосеев**

**КАМЧАТСКИЙ КРАБ (*PARALITHODES CAMTSCHATICA*)
ЗАПАДНОКАМЧАТСКОГО ШЕЛЬФА: БИОЛОГИЯ,
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ**

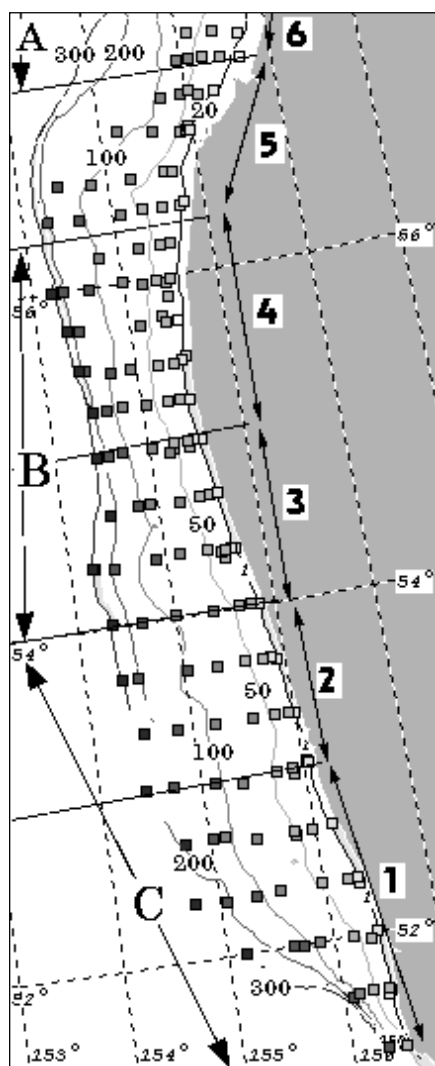
В последние годы возрос интерес к крабам и как к источнику высокоценной пищевой продукции, и как к объекту для получения новых ценных препаратов при комплексной обработке панциря, печени и крови. С интенсификацией промысла наметился постоянный рост его пресса практически на все эксплуатируемые популяции крабов шельфа и материкового склона дальневосточных морей. Это ведет к изменению численности многих популяций их биологии и воспроизводства. В этой обстановке возрастает значение углубленных исследований, призванных определять и прогнозировать объем допустимого улова.

Возрастающая интенсивность промысла, связанная с совершенствованием орудий лова и технической оснащенности краболовных судов, способствует усилению антропогенного воздействия на эти объекты промысла. Так, например, промысловая смертность крабов старших возрастов становится определяющей, и крабы не доживают до своего предельного возраста. Чтобы сохранить промысловые запасы крабов на стабильном среднемноголетнем уровне, необходимы глубокие научные знания об объектах промысла, строгое соблюдение правил рыболовства и рекомендаций по их эксплуатации.

Хорошо известно, что воды, омывающие п-ов Камчатка, являются наиболее продуктивными по сравнению с другими районами морей Дальнего Востока (Шунтов, 1985). Вместе с тем активное освоение ресурсов морских экосистем и рациональное использование их высокого биологического потенциала в прикамчатских водах должны сопровождаться детальными аутэкологическими исследованиями наиболее важных представителей донной биоты, какими являются крабы.

В настоящей работе рассматривается динамика биологических параметров наиболее важной в промысловом отношении западнокамчатской популяции камчатского краба за период с 1964 по 1998 г.

В работе анализируются материалы по камчатскому крабу, собранные специалистами лаборатории промысловых беспозвоночных ТИНРО-центра преимущественно донными (27,1 и 31,0-метровыми) тралами в летний и осенний периоды года. За рассматриваемый период траления выполнялись, за редким исключением, по стандартной сетке станций (рис. 1). Подвергнуто анализу около 4 тыс. траловых уловов крабов, оценена численность функциональных групп (промысловых, непромысловых самцов и самок) — свыше 100 позиций. В общей сложности в основу работы положены результаты анализа более 180 тыс. экз. краб-



бов. Наиболее детально рассматриваются результаты анализа за период с 1979 по 1998 г. Деление ареала популяции на пространственно-функциональные структуры осуществлялось согласно Л.Г.Виноградову (1969) и В.Е.Родину (1985), анализ биологических и биостатистических показателей проведен при соблюдении единой методики (Руководство..., 1979). Результаты оценки запасов и карты пространственного распределения получены с использованием компьютерной программы MapDesigner (Поляков, 1995). Методика сбора и обработки некоторых материалов, необходимых для анализа, изложена непосредственно в тексте.

Рис. 1. Положение станций стандартной траловой съемки на западнокамчатском шельфе: 1 — озерновский район; 2 — кихчикский; 3 — колпаковский; 4 — ичинский; 5 — северный запретный; 6 — хайрюзовский район; А — севернее 57°00' с.ш.; В — 56°20'–54°00' с.ш.; С — южнее 54°00' с.ш.

Fig. 1. Position of stations of a standard trawl survey on the West Kamchatka shelf: 1 — Ozernovsky area; 2 — Kihchiksky; 3 — Kolpakovsky; 4 — Ichinsky; 5 — Northern Zapretny; 6 — Hairyuzovsky area; А — to the north 57°00' N; В — 56°20'–54°00' N; С — to the south 54°00' N

Общая характеристика крабов

Из всех промысловых крабов дальневосточных морей камчатский краб является наиболее массовым и хорошо изученным видом. Его биология довольно подробно изложена в работах Л.В.Виноградова (1941, 1945, 1946, 1947, 1968, 1969, 1970), Л.Е.Румянцева (1945), М.М.Лаврентьева (1963, 1969), Л.Г.Виноградова, А.А.Нейман (1969), Ю.И.Галкина (1959, 1963, 1982), Р.Р.Макарова (1966), Такеути (Takeuti, 1967), В.Е.Родина (1969а, б, 1985), В.И.Чекуновой (1969а, б), Матсууры с соавторами (Matsuura et al., 1971, 1990), В.Я.Федосеева (1982, 1983), В.Я.Федосеева, В.Е.Родина (1986), В.Е.Родина с соавторами (1996) и др.

Прикамчатские воды по термической характеристике и структуре водных масс весьма неоднородны. Шельф западной Камчатки омывается сравнительно теплыми тихоокеанскими водами, проникающими в восточную часть моря через проливы Курильских островов, в то же время зал. Шелихова, расположенный в глубине Чукотского полуострова, является холодным. Обширная материковая отмель охотоморского побережья Камчатки полого понижается до глубины 400–450 м. Шельф западной Камчатки — высокопродуктивный, где обитают несколько массовых видов крабов.

Наряду с камчатским крабом на западнокамчатском шельфе обитают практически все дальневосточные шельфовые виды крабов (рис. 2). Участки наибольших скоплений различных видов обычно разделены пространственно, что обусловлено особенностями экологии и адаптации — ей их к неоднородным условиям среды. Иллюстрацией неоднородного распределения отдельных видов крабов служит их приуроченность к определенной глубине, что хорошо подтверждается данными летней траловой съемки 1997 г. (рис. 2). В левой колонке гистограмм показано распределение в пределах шельфа крабов сем. *Lithodidae*: камчатского, синего (*P. platypus*) и равношипого (*Lithodes aequispina*), а в правой — крабов сем. *Atelecyclidae*: четырехугольного волосатого (*Erimacrus isenbeckii*) и крабов — стригунов сем. *Majidae*. Как видно на гистограммах, в летний период камчатский и четырехугольный волосатый крабы располагаются преимущественно на глубинах 12–50 м, синий и краб — стригун Бэрда (*Chionoecetes bairdi*) — на глубинах 26–100 м. Основные скопления равношипого и краба — стригуна опилио (*Ch. opilio*) смещены в нижнюю часть шельфа. В летний период камчатский краб доминирует на малых глубинах (12–50 м), вместе с тем его отдельные особи в этот период встречаются до 300 м и глубже.

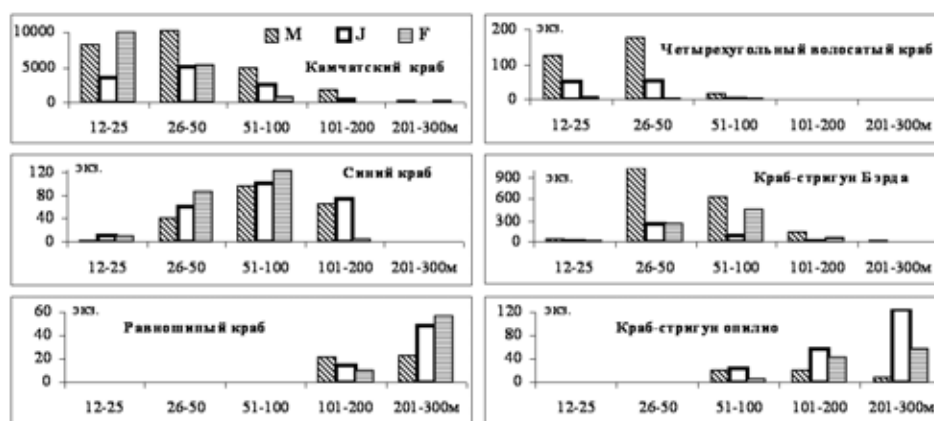


Рис. 2. Распределение по глубинам различных видов крабов на западнокамчатском шельфе в июле 1997 г. по данным траловой съемки СРТМ — К "Шурша": *M* — самцы промысловые; *J* — самцы непромысловые; *F* — самки. По оси абсцисс — диапазоны глубин (м), по оси ординат — уловы крабов за траление (экз.)

Fig. 2. Distribution in depths of various crab species on the West Kamchatka shelf in July, 1997 according to the trawling survey of fishing trawler "Shursha": *M* — commercial males trade; *J* — non-commercial males not trade; *F* — females. On x-axis — ranges of depths (m), on y-axis — number of crabs per trawling

Западнокамчатская популяция камчатского краба среди других дальневосточных крабов является наиболее продуктивной. По численности с ней была сравнима только бристольская популяция из юго-восточной части Берингова моря (Родин, 1985), однако в последнее десятилетие эта популяция находится в состоянии глубокой депрессии (Reves, 1990). В прикамчатских водах встречается камчатский краб также и у побережья восточной Камчатки от мыса Лопатка до южной части Карагинского залива, где в перспективе возможно искусственное разведение.

Основные этапы жизненного цикла

На западнокамчатском шельфе летом взрослые крабы и молодь в основном концентрируются на глубинах менее 75 м. На зиму они мигрируют

руют на глубины до 250–300 м. В Хайрюзовском районе в зимнее время мальки с шириной карапакса около 5 см и промысловые самцы обнаруживаются на глубинах 400–500 м. Весной из нижней части шельфа крабы перемещаются в район мелководья, где происходит выклев личинок, линька самок в присутствии самца, спаривание и нерест. Совершая циклические миграции с мелководья на глубину и наоборот, крабы в каждый сезон года избирают наиболее благоприятные для обитания условия внешней среды.

Выклюнувшиеся из икринок личинки живут в пелагиали примерно два месяца (Макаров, 1964, 1966). За это время личинки камчатского краба успевают четыре раза полинять и превратиться в малька. Немигрирующие молодые особи с шириной карапакса менее 70 мм концентрируются на мелководье в северных районах западнокамчатского шельфа и остаются в одном и том же районе на протяжении всего года. При этом они подвергаются воздействию меняющейся по сезонам температуры воды у дна от минус 1,6–1,8 °С зимой, до плюс 10–12 °С — летом. В течение летних месяцев малек линяет несколько раз и к началу зимы достигает размеров около 5–6 мм по ширине карапакса. Такие мелкие животные нуждаются в укрытии от хищников. И мальки находят для себя хорошие укрытия в районах северной части западнокамчатского шельфа. Донная биота этого региона богата представителями сесильного бентоса — прикрепленными к дну животными. Гидроиды, кораллы, губки, мшанки, балянусы создают непрерывный покров, в особенности в северной части шельфа и в зал. Шелихова (Нейман, 1965, 1969; Надточий, 1984).

В возрасте 6–7 лет молодые особи краба имеют размеры уже около 70 мм по ширине карапакса. Наблюдение за поведением крабов различных размерных и половых групп показывает, что примерно на таком размерно-возрастном рубеже у камчатского краба меняется характер поведения, молодь покидает свои убежища и начинает мигрировать подобно взрослым крабам на открытые участки морского дна. Видимо, по этой причине немигрирующие особи камчатского краба (менее 70 мм) не облавливаются тралами, поскольку они скрыты "зарослями" прикрепленных животных (Виноградов, 1968; Родин, 1985). Их удается поймать только при специальных исследованиях на жестких грунтах драгами. В то же время мальки крабов — стригунов, которые от оседания личинки на дно и до зрелого возраста живут на открытых участках дна, теми же тралами, по нашим наблюдениям, облавливаются начиная с размеров 20–30 мм по ширине карапакса.

Самые мелкие половозрелые самки западнокамчатской популяции имеют ширину карапакса около 80 мм. При достижении половозрелости (примерно на 7-м году жизни) они значительно отстают в росте от самцов. Значительная их часть с этого возраста начинает откладывать икру.

Самцы камчатского краба становятся физиологически половозрелыми также при размере карапакса 80 мм. Гистологические и гистохимические исследования показали, что крабы менее 80 мм по ширине карапакса имеют физиологически незрелые сперматозоиды. У крупных самцов (более 150 мм по ширине карапакса) в семяпроводах запас половых продуктов в среднем в четыре раза больше, чем у самцов меньше 130 мм (Федосеев, Родин, 1986).

Крабы разных размерных групп обладают разной половой продуктивностью и потенциальностью. Крупные самцы способны оплодотворить две и, возможно, более самок, маломерные — не более одной (Федосеев, Родин, 1986).

Зимой самцы держатся преимущественно отдельно от самок. Весной и летом при перемещении на мелководье самцы и самки образуют смешанные скопления при температуре воды около плюс 2–4 °С. На мелководье распространение камчатского краба обычно ограничивается температурой воды плюс 7–10 °С, где, как правило, преобладают самки и молодь самцов.

Весной камчатский краб с глубин 200–300 м начинает двигаться к берегу, проходя первый этап своего пути через полосу низких придонных температур — до минус 1,2 °С. В.И.Чекунова (1969а), анализируя миграции меченых крабов, установила, что низкие придонные температуры не являются непреодолимым препятствием для весенних миграций крабов.

По нашим наблюдениям, календарные сроки отдельных этапов весенней миграции крабов на мелководье колеблются. Выклев личинок на шельфе западной Камчатки происходит с конца апреля до середины мая. Спаривание и нерест начинаются с середины мая и заканчиваются в начале июня. По окончании спаривания происходит линька основной массы взрослых самцов.

После массовой линьки крабы перемещаются в районы концентрации мелких донных организмов, служащих им пищей (Кобликов и др., 1990). В желудках крабов, пойманных во время нагула, обнаруживаются фрагменты мелких двусторчатых моллюсков, плоских морских ежей, многощетинковых червей, амфипод, мелких баянусов. В посленерестовый период миграции краба связаны исключительно с поиском корма.

Особенности биологического состояния

Основная масса крупных самцов камчатского краба линяет после весеннего нереста, в мае–августе. Сроки весенней линьки варьируют в зависимости от районов: на севере они более поздние, чем на юге. Вместе с тем некоторая часть самцов линяет и в зимний период, что наиболее характерно для южной части западнокамчатского шельфа. На это явление в начале 40-х гг. обратил внимание Л.Е.Румянцев (1945). По данным исследований последних лет установлено, что в зимний период в районе южнее 54° с.ш. линяет не менее 50 % самцов (рис. 3).

В 90-е гг. расширились сроки исследования крабов на промысловых судах, которые проводят промысел практически весь год. Это позволило уточнить режим линьки и послелиночное состояние самцов камчатского краба. Установлено, что зимой и даже ранней весной повсеместно часть самцов имеет чистый, без обрастателей панцирь и обводненные мышцы, характерные для недавно полинявшего краба. Проблема "линялого", следовательно слабо упитанного, технологически некондиционного, краба возникла с переходом промышленности на выпуск из него варено-мороженой продукции. Материалы ловушечных уловов краболовных судов последних лет дополнили представление о современном биологическом состоянии камчатского краба.

Ловушки улавливают особей разного пола и размера, в чем можно убедиться по материалам полного биологического анализа ловушечных уловов (рис. 3). Так, в южной части западнокамчатского шельфа (озерновский район) в июле 1993 г. из общего улова крабов самцы II, III и IV линочных стадий составляли соответственно 52, 45 и 3 %. Вместе с тем технологически кондиционных самцов было только 38 % (III и IV линочные стадии промысловых самцов, рис. 3, А). Для этого района характерна низкая доля прилова непромысловых (менее 150 мм по ширине карапакса) самцов (17 %) и полное отсутствие самок. В сентябре 1994 г. в

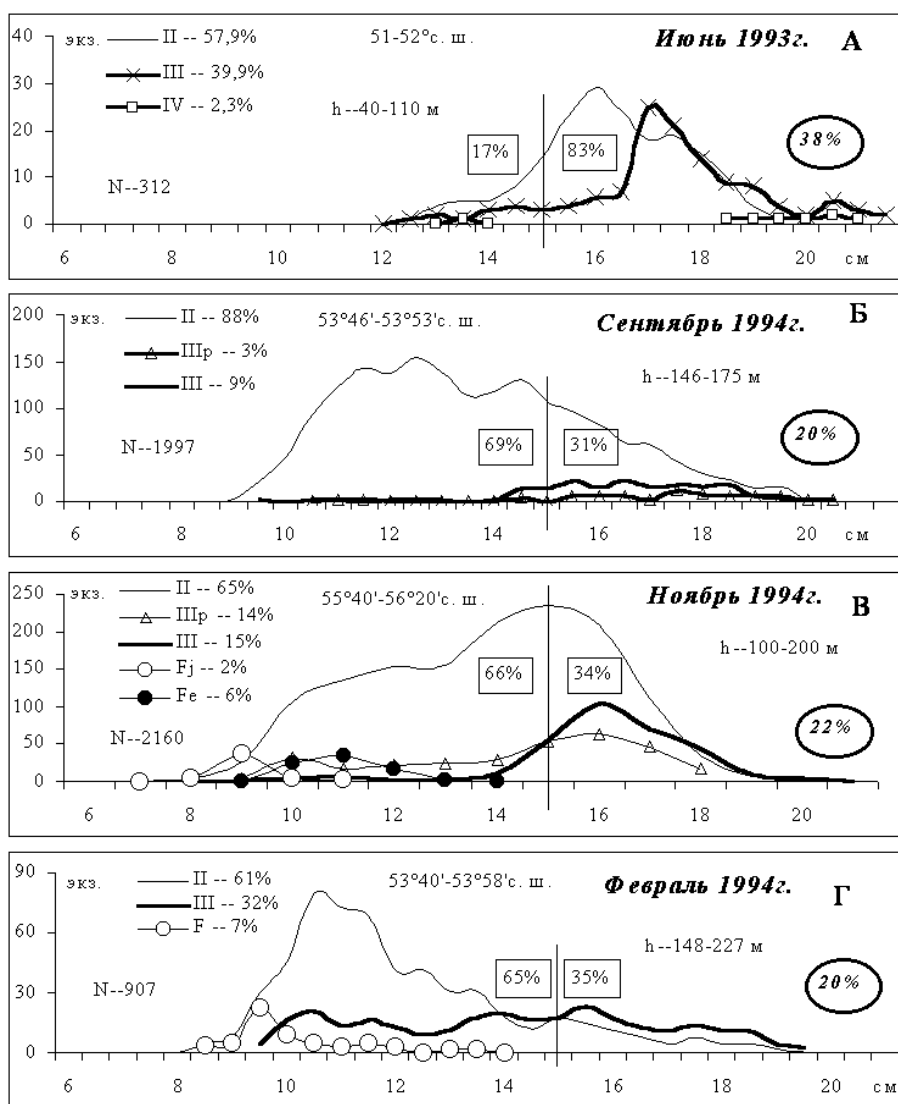


Рис. 3. Размерный состав и линочные стадии камчатского краба в июле 1993 г. в озерновском (А), в сентябре 1994 г. в кихчикском (Б), в ноябре 1994 г. в ичинском (В) и в феврале 1994 г. в кихчикском (Г) районах западнокамчатского шельфа по данным ловушечных уловов краболовных судов: II, III, IV – линочные стадии самцов, Fj – неполовозрелые, Fe – половозрелые самки и их доли, %; h – глубина, м; N – величина выборки; вертикальная черта – граница промысловой меры; цифра в рамке – доля промысловых самцов (справа) и прилова молоди и самок (слева), %; в овале – доля кондиционного краба в группе промысловых самцов, %

Fig. 3. Size composition and moult stages of the Red King Crab in July, 1993 in Ozernovskiy (A); in September, 1994 in Kihchikskiy (B); in November, 1994 in Ichinskoy (B) and in February, 1994 in Kihchikskiy (Г) areas of the West Kamchatka shelf based on the data of trap yields of crab catching vessels: II, III, IV – moult stages of males, Fj – immature, Fe – mature females and their shares, %; h – depth, m; N – sampling number; vertical line – a border of a commercial measure; a figure in a frame – a share of commercial males (to the right) and juvenile bycatch females (to the left), %; in an oval – a share of the trade crab in a group of commercial males, %

кихчикском районе, расположенном севернее, наблюдался большой прилов непромысловых самцов (69 %) и крабов II линочной стадии – 88 %. Соответственно доля крабов, пригодных для обработки (кондиционных), была

низкой — 20 % (рис. 3, Б). В ноябре в следующем за кихчикским районом — ичинском — доля самцов II стадии была 65 %, прилов молоди и самок составлял 66 % (рис. 3, В), доля кондиционных крабов — 22 %. В феврале 1994 г. в кихчикском районе состав улова крабовых ловушек, как оказалось, мало отличался от осеннего. Доля непромысловых крабов составляла 65 %, самцов со слабым панцирем — 61 % и кондиционных — 20 % (рис. 3, Г).

Особенно высокий прилов непромысловых крабов наблюдался в мае — июне 1995 г. в хайрюзовском районе — 85—98 % (рис. 4). Примечательно, что в уловах ловушек на всех обследованных глубинах (20—30, 60—100 и 130—190 м) около 40 % прилова составляли самки. Промысловые самцы находились в хорошей технологической кондиции, однако доля их по сравнению с непромысловыми самцами и самками была весьма низкой — 2—15 %.

Современный ловушечный промысел крабов у западной Камчатки характеризуется чрезвычайным обилием выставленных в море ловушек с пищевой приманкой. В качестве приманки используются свежемороженые сельдь, минтай, треска и свежая рыба из прилова ловушек. Расстановка ловушек в море с нескольких десятков промысловых судов осуществляется на максимальных скоплениях крабов, при этом многочисленные порядки ловушек образуют так называемые промысловые поля, простирающиеся на 60 миль и более. Вследствие этого под влиянием пищевого раздражителя находится основная часть популяции. При промысле камчатского краба в ловушках, как правило, доминируют (60—80 %) непромысловые самцы, самки, а также некондиционные самцы промысловых размеров. С продвижением на север вдоль западнокамчатского шельфа "непромысловый" прилов возрастает в соответствии с распределением плотности скоплений различных размерно-возрастных групп крабов (см. рис. 3, 4). Следовательно, при вылове около 14 млн. экз. промысловых самцов камчатского краба (общий допустимый улов ОДУ на 1998 г.) вместе с ними ежегодно неоднократно извлекается из воды и возвращается обратно в море порядка 20—30 млн. экз. молоди, самок и некондиционных по технологическим нормам промысловых самцов. При этом травмируется и гибнет немалая часть такого прилова. Не вызывает сомнения тот факт, что круглогодичный масштабный ловушечный промысел нарушает естественный ход жизнедеятельности крабов, в частности процессы их воспроизводства, линьки и питания. Появление высокой доли линялых крабов и сокращение количества крупноразмерных самцов происходит на фоне интенсивного круглогодичного промысла (Родин и др., 1996). В связи с этим в 1996 г. по предложению ТИПРО — центра постановлением коллегии Роскомрыболовства был установлен запрет на промысел камчатского краба у западной Камчатки в основной личиночно-нерестовый период — с 1 мая по 31 августа. Эта мера должна служить сохранению репродуктивного потенциала самой многочисленной и важной в промысловом отношении популяции камчатского краба.

Динамика распределения

Анализируя графики размерного состава камчатского краба по отдельным районам западнокамчатского шельфа, исследователи отмечали "пульсирующие его миграции" вдоль побережья Камчатки в южном направлении (Marukawa, 1933; Виноградов, 1968, 1969; Родин, 1985). Подрастающие крабы закономерно смещаются из северных в центральные и южные районы западнокамчатского шельфа, обуславливая повышение в них численности (рис. 5). По данным исследований 1997 г., в хайрюзов —

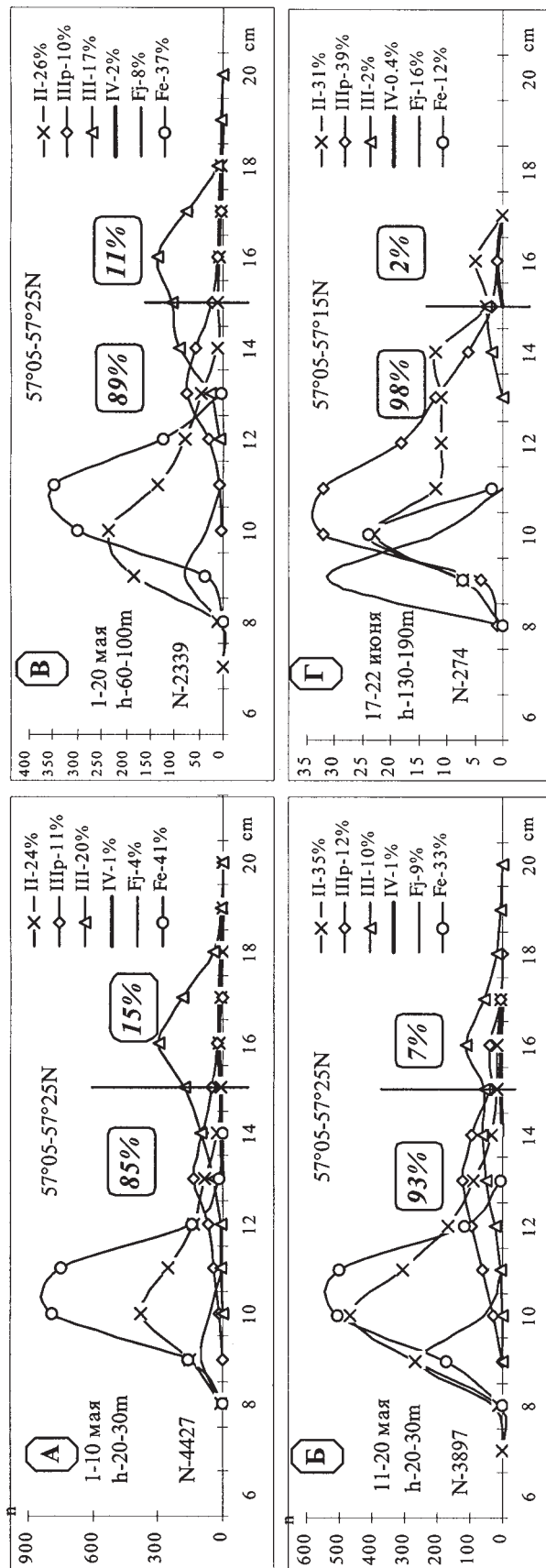


Рис. 4. Размерный состав и личинные стадии камчатского краба в хайрузовском районе по данным ловушечных уловов крабовых судов в первой половине мая (А, Б, В) и июне (Г) 1995 г. на глубинах 20–30 м (А, Б), 60–100 м (В) и 130–190 м (Г): II, III, IV – личинные стадии самцов, Fj – неполовозрелые, Fe – половозрелые самки и их доля, %; h – глубина выборки; N – величина выборки; вертикальная черта – граница промысловой меры; цифра в рамке – доля промысловых самцов (справа) и прилова молоди и самок (слева), %

Fig. 4. Size composition and moult stages of the Red King Crab in Hairyuzovsky area based on the data of trap yields of crab-fishing vessels in the first half of May (A, B, B) and June (Г) 1995 in depths 20–30 (A, B), 60–100 (B) and 130–190 m (Г): II, III, IV – moult stages of males, Fj – immature, Fe – mature females and their share, %; h – depth, m; N – size of sampling; vertical line – a border of a commercial measure; a figure in a frame – a share of commercial males (to the right) and juvenile bycatch and females (to the left), %

ском и северном запретном районах крабы были представлены как модами особями (модальные группы 110–120 мм), так и взрослыми (модальные группы 135–160 мм). Южнее, от ичинского до озерновского района, размеры доминирующей группы особей возрастали (моды 110–160 мм, рис. 5, самцы). Среди самок такой четкой закономерности увеличения размеров с севера на юг не наблюдалось, тем не менее и в кихчикском, и в озерновском районах самки имели максимальные размеры (моды 110–125 мм, рис. 5). Закономерность смещения пиков урожайных поколений, хорошо просматриваемых на графиках, не всегда соотносится с повышением численности промысловых самцов в том или ином районе.

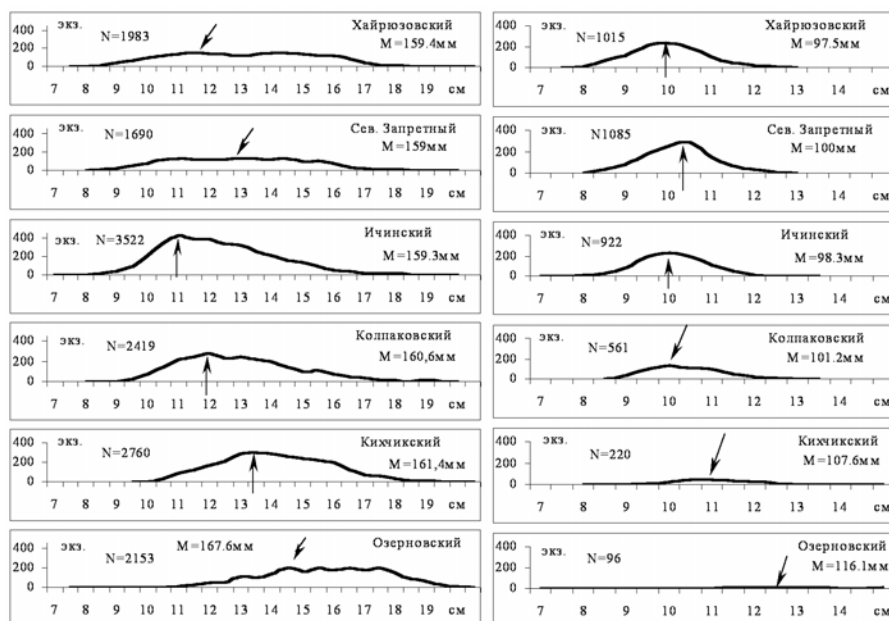
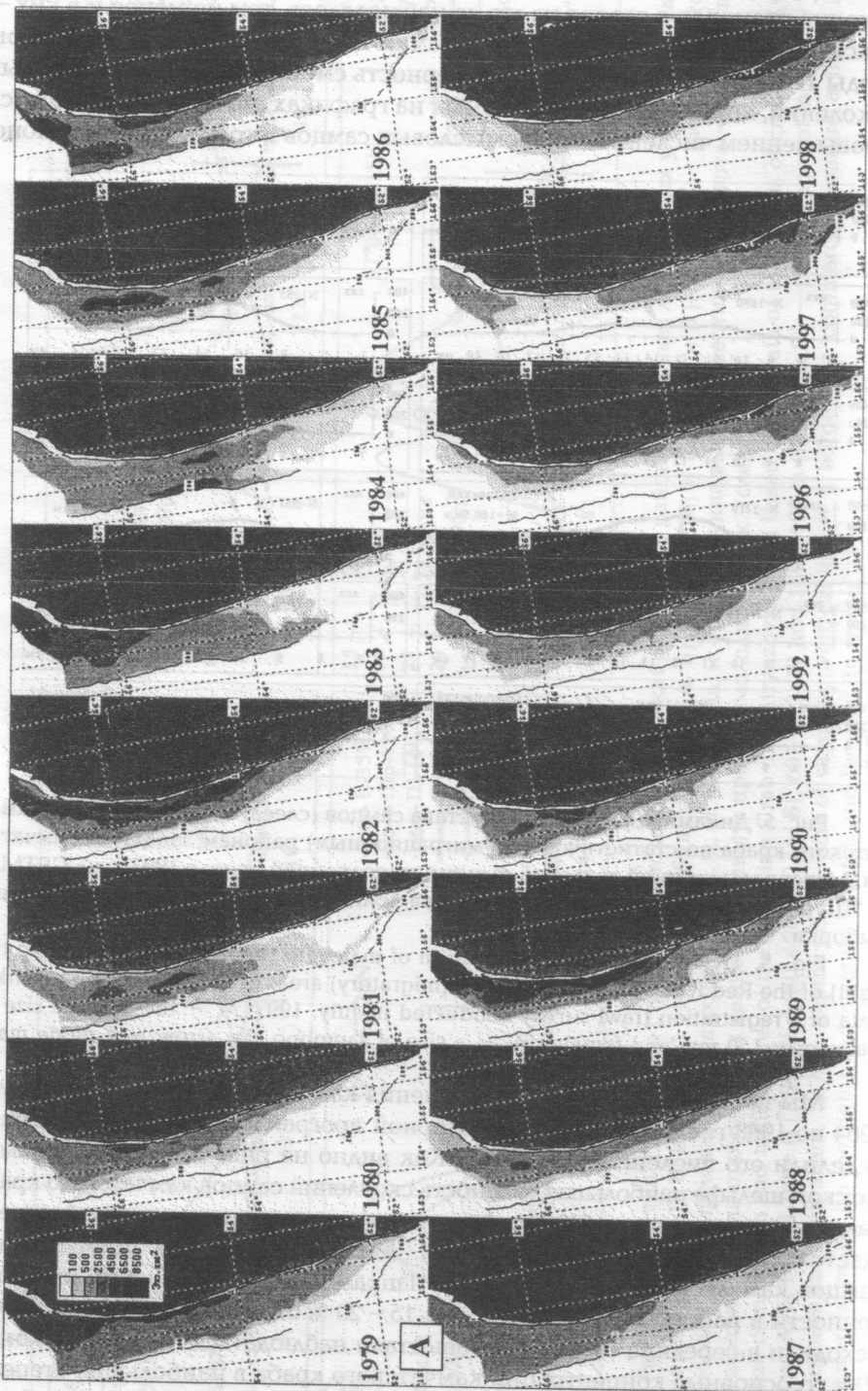


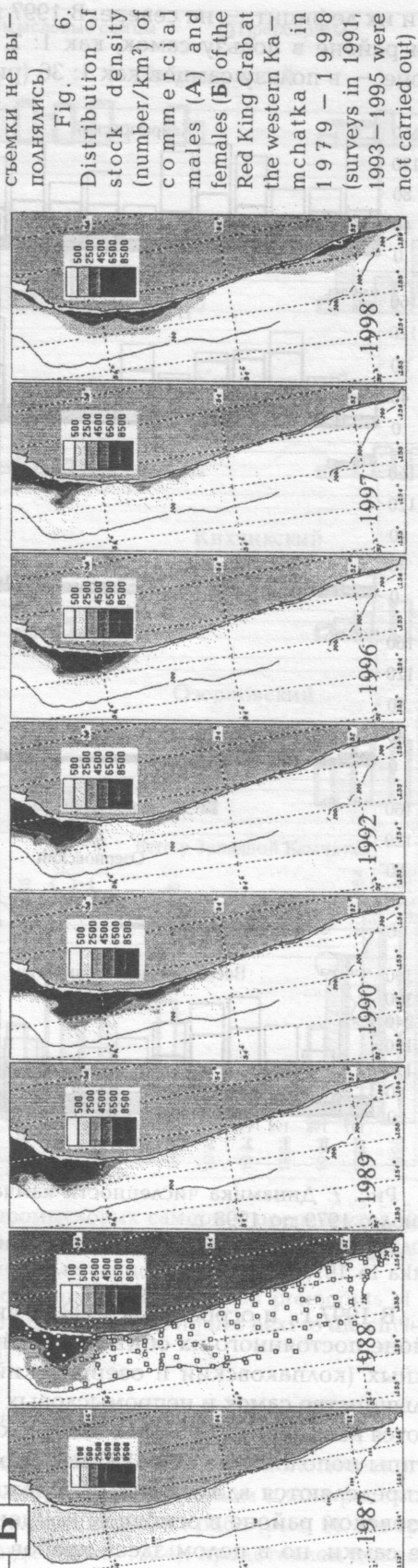
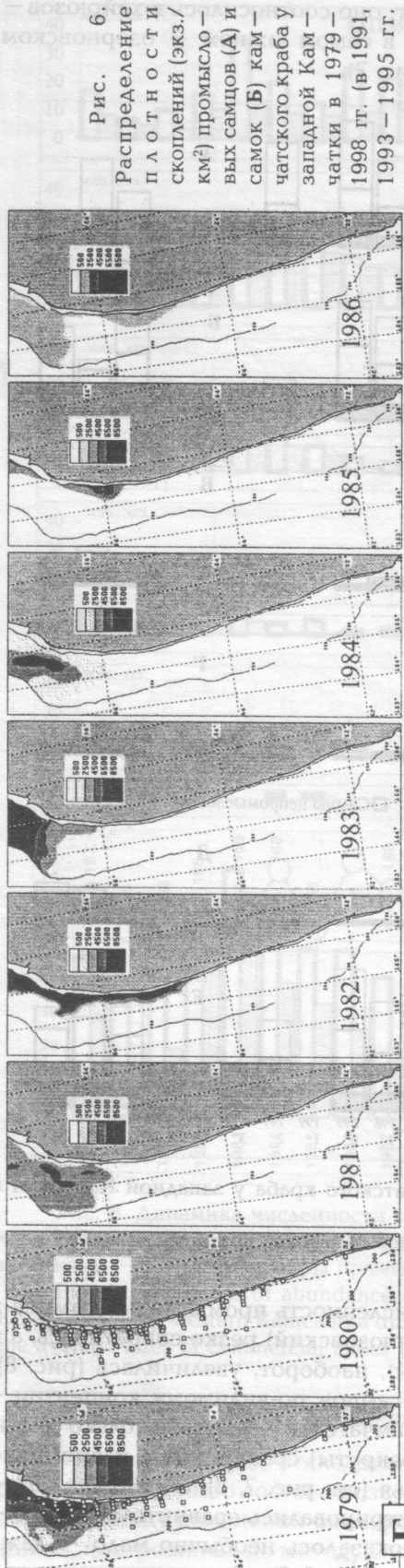
Рис. 5. Динамика размерного состава самцов (слева) и самок (справа) камчатского краба по статистическим (миграционным) районам западной Камчатки. Материалы учетной траловой съемки, выполненной в июле 1997 г. на СРТМ–К "Шурша": М – средний размер самцов более 150 мм и самок; N – величина выборки. Стрелка – отметка моды

Fig. 5. Dynamics of size composition of males (to the left) and females (to the right) of the Red King Crab in statistical (migratory) areas of the western Kamchatka. Data of a registration trawl survey conducted in July, 1997: M – the average size of males over 150 mm and females; N – a size of sampling. An arrow – a mode mark

Мы построили карты распределения камчатского краба за период с 1964 по 1998 г. с помощью компьютерной программы MapDesigner и определили его численность (рис. 6). Как видно на рис. 6, на западнокамчатском шельфе наибольшая плотность скоплений самцов камчатского краба располагается севернее 54° с.ш. Лишь в некоторые годы часть самцов смещается южнее указанной параллели. Активная миграция промысловых самцов камчатского краба в южном направлении и повышение их численности в районе южнее 54° с.ш. на 15–20 % от общего их запаса происходили в середине 60-х гг. и вновь стали наблюдаться в 90-е гг. В конце 90-х гг. основные концентрации камчатского краба в наибольшей степени сместились на юг и впервые с 1964 г. составили более половины общей численности этого вида на западнокамчатском шельфе (рис. 6, А; 7).

Вследствие этого соотношение полов изменилось. В 1996 и 1997 гг. наблюдалось резкое преобладание самцов по сравнению с самками на





юге и их дефицит — на севере. В 1997 г. оно соотносилось в хайрюзовском районе в пользу самок, как 1: 2, в самом южном — озерновском районе — в пользу самцов как 1: 36 (рис. 7).

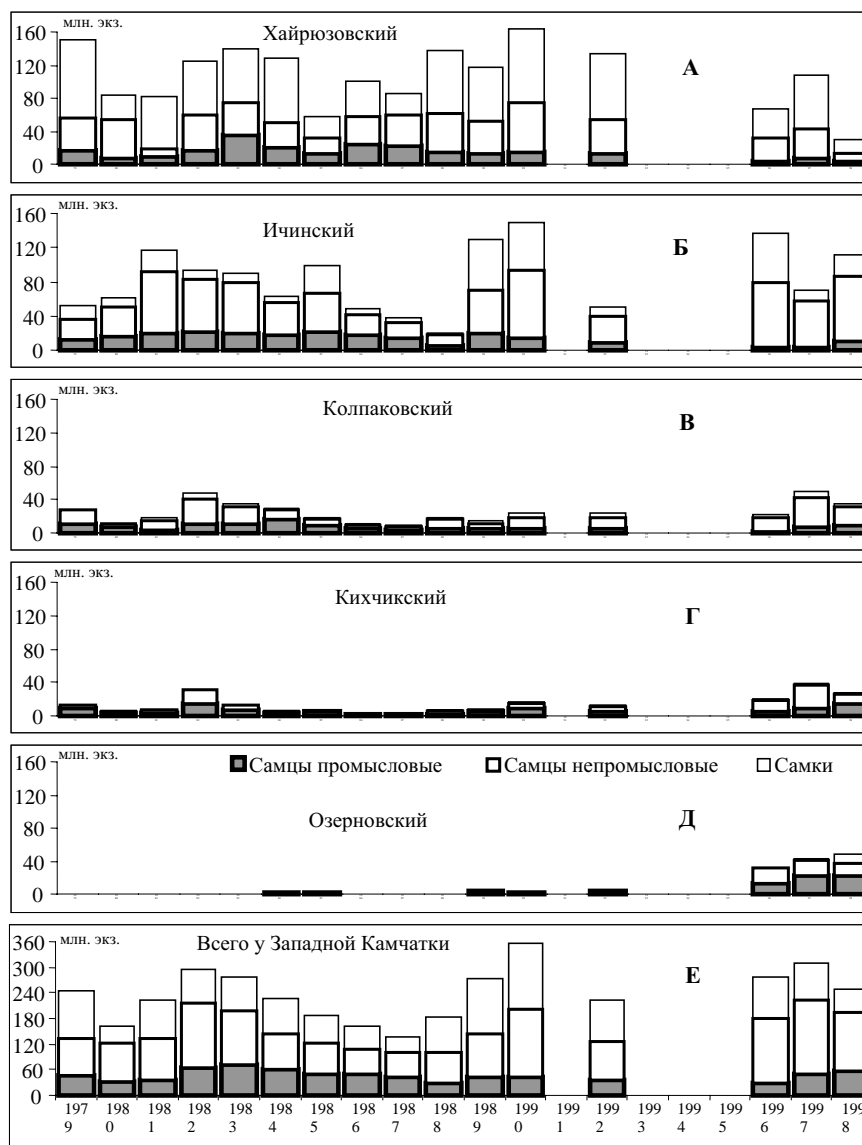


Рис. 7. Динамика численности камчатского краба у западной Камчатки в период с 1979 по 1998 г.

Fig. 7. Dynamics of abundance of the Red King Crab at the western Kamchatka in 1979–1998

В 1997 г., и особенно в 1998 г., численность промысловых самцов в районе постоянного их обитания (хайрюзовский) резко сократилась, а в южных (колпаковский и озерновский), наоборот, увеличилась (рис. 8). Большинство самок и непромысловых самцов, по-видимому, концентрируются на северных участках западнокамчатского шельфа, и только самцы группы пополнения (130–150 мм — рекруты) сравнительно равномерно распределяются вдоль всего побережья (см. рис. 7, 8). В 1998 г. в хайрюзовском районе в основном концентрировались сравнительно молодые самки, но в целом здесь крабов оказалось необычно мало — даже меньше, чем в озерновском районе (см. рис. 5, 8).

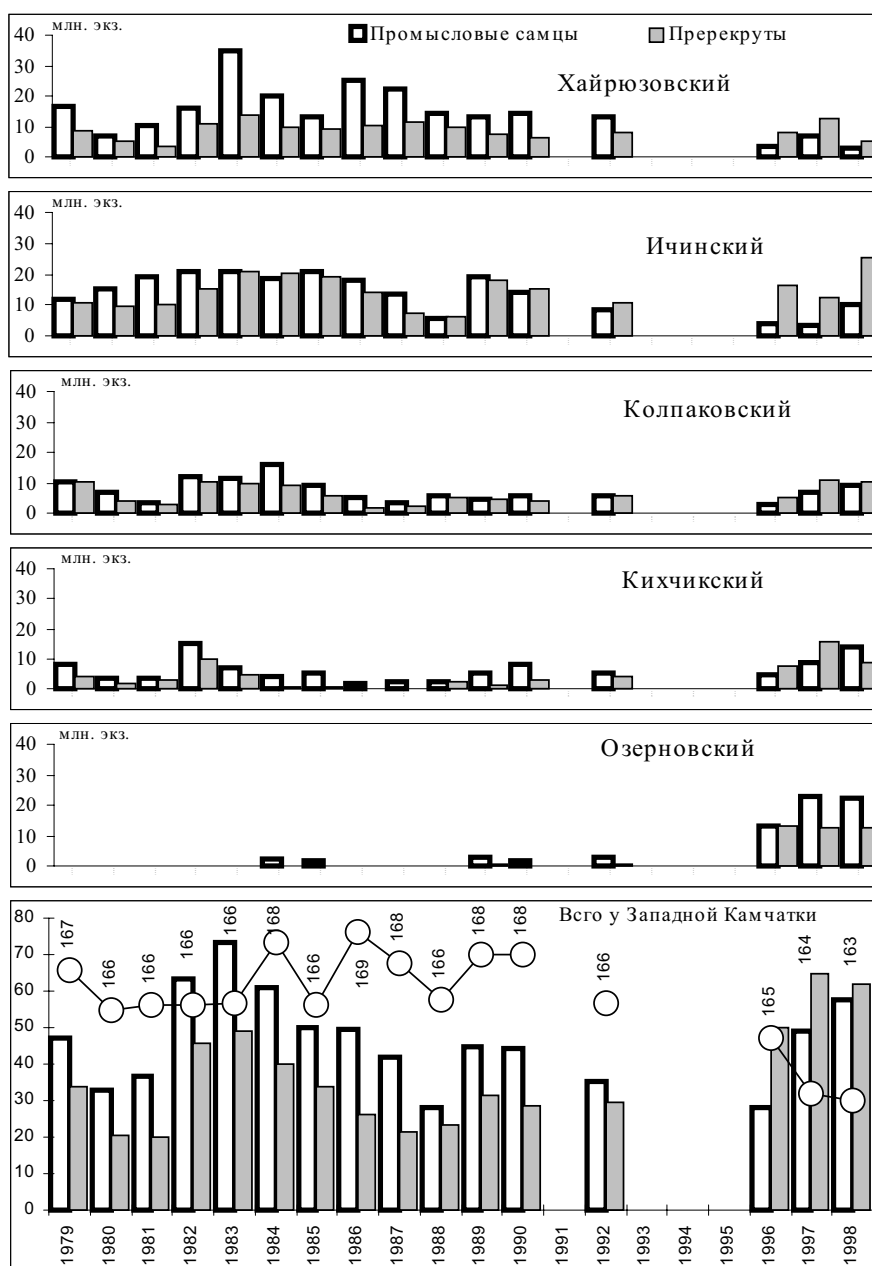


Рис. 8. Динамика численности промысловых самцов и пререкрутов камчатского краба у западной Камчатки в период 1979–1998 гг.: цифры рядом с кружками – средние размеры промысловых самцов (мм)

Fig. 8. Dynamics of abundance of commercial males and prerecruits of Red King Crab at the western Kamchatka during 1979–1998: figures next to the circles – the average sizes of commercial males (mm)

Размерный состав

Многолетний ряд исследований (1979–1998 гг.) биологического и размерно-массового состава позволяет в сравнительном плане рассмотреть динамику изменений размеров камчатского краба (рис. 9). На графиках, построенных по методу Сунда (Sund, 1924), представлен диапазон размеров особей камчатского краба, облавливаемых донными тралами при

выполнении учетных траловых съемок — от 75 до 225 мм по ширине карапакса.

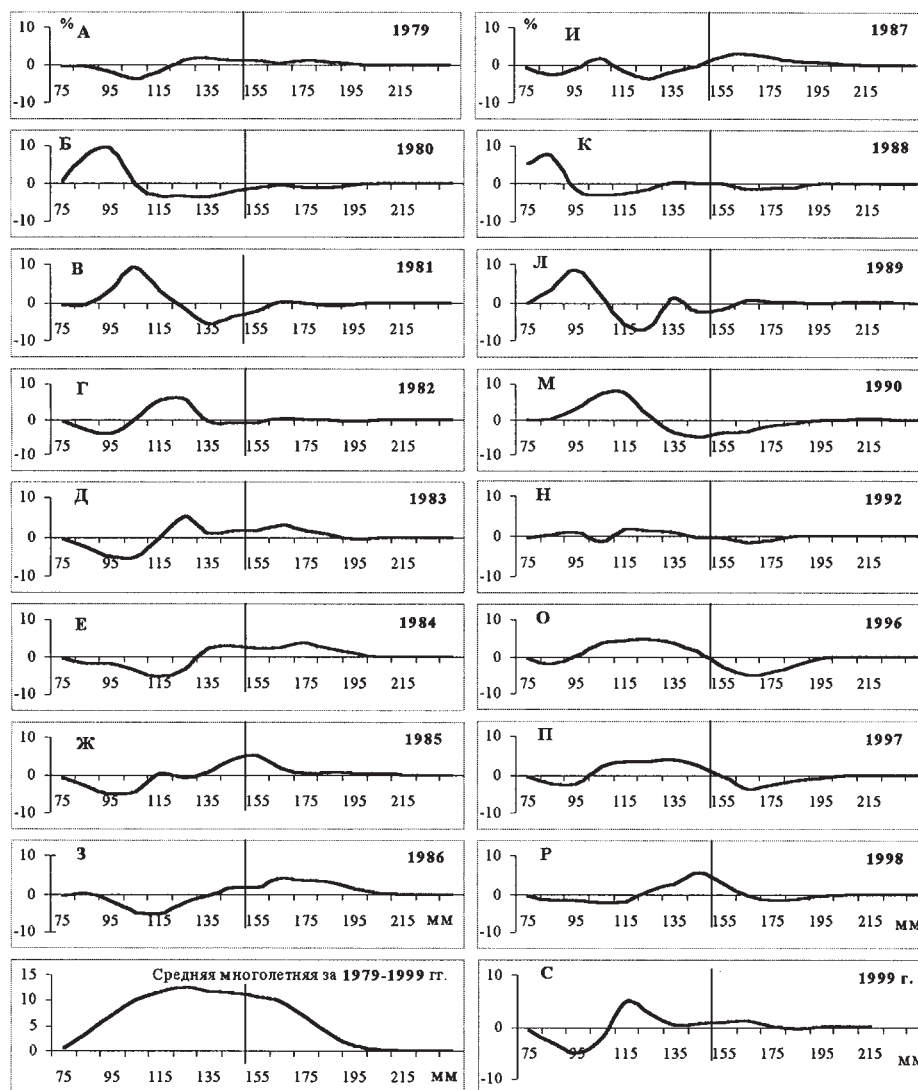


Рис. 9. Динамика размерного состава (отклонение от среднемноголетнего значения по Сунду (Sund, 1924) самцов камчатского краба за период с 1979 по 1998 г. По оси абсцисс — ширина карапакса, мм; по оси ординат — %; вертикальная черта — отметка промысловой меры

Fig. 9. Dynamics of size composition a deviation from average long-standing values by Sund (1924) of the Red King Crab males in 1979–1998. On x-axis — width of carapace, mm; on y-axis of — %; vertical line — a commercial of a trade measure

Анализируя степень отклонения в размерном ряду самцов конкретного года от среднего многолетнего значения, легко проследить "появление" и "исчезновение" урожайных поколений. Первый пик численности самцов размерами 75–95 мм был отмечен в 1980 г., второй — в 1988 г.* Урожайное поколение, выявленное в 1980 г., в дальнейшем четко про-

* Ниже мы называем "урожайные поколения" по году их обнаружения в траловых уловах, поскольку данные по молоди камчатского краба, как правило, менее 70 мм по ширине карапакса нам недоступны.

смачивается в виде ежегодных пиков, последовательно смещающихся в правую часть графиков по мере подрастания самцов. Последний раз это поколение просматривалось в 1987 г. в размерных классах 155–175 мм, т.е. наблюдалось в течение семи лет. Групповой прирост самцов за этот период составил около 75 мм, а среднегодовой ~11 мм, что вполне согласуется с литературными данными (Виноградов, 1941).

Следующее, второе, урожайное поколение 1988 г. проявилось в виде пика на графике 1988 г., через 7 лет после появления предыдущего (рис. 9, К). Как и в предыдущем цикле, четко прослеживается смещение пика в правую часть графиков, что особенно заметно в 1998–1999 гг. В 1992 г. пик урожайного поколения практически исчезает, во всяком случае не прослеживается, а сама "кривая" Сунда имеет большое сходство с графиком 1979 г. — года, предшествующего появлению урожайного поколения 1980 г. К сожалению, данные за 1991, 1993–1995 гг. отсутствуют, поскольку в эти годы учетных траловых съемок у западной Камчатки не проводилось.

Исходя из 5–7-летней цикличности появления урожайных поколений, что иллюстрируется графиками лет, предшествующих годам их появления (1979, 1987), можно предположить, что новое поколение появилось в 1992 либо в 1994 г. Оно не было выявлено из-за отсутствия данных. Тем не менее по прошествии двух или трех лет, а именно в 1996 г., на графике оно, действительно, проявляется в размерных классах 120–140 мм (рис. 9). В месте с тем размерный диапазон доминирующих по численности самцов был значительно шире — 100–140 мм (рис. 9, О).

Следовательно, с большой долей вероятности можно предполагать, что в 1993 и 1994 гг. западнокамчатская популяция камчатского краба была пополнена двумя новыми поколениями крабов. Ниже, при анализе динамики численности самцов камчатского краба, это предположение будет подтверждено.

Как видно на рис. 9 (Р), в 1998 г. подростки самцы урожайного поколения 1993 г. начали пополнять промысловую часть популяции аналогично тому, как это происходило в 1985 г. с урожайным поколением 1980 г. В обоих случаях такое пополнение отмечалось через 4 года после появления в траловых уловах нового поколения. По аналогии с 1986 и 1987 гг. пополнение промыслового запаса урожайными поколениями 1993 и 1994 гг. должно продолжаться в 1999 и 2000 гг., но этого не просматривается на фоне крупномасштабного перелова западнокамчатской популяции в последние годы. Так, по данным Камчатрыбвода, перелов камчатского краба в этом районе составил в 1998 г. — 187 %, а в 1999 г. — 159 %, что привело к значительному снижению интенсивности пополнения промыслового запаса.

Учитывая закономерность появления урожайных поколений камчатского краба, очередное урожайное поколение следует ожидать в 2001–2002 гг. в размерной группе — 75–85 мм.

Таким образом, за период с 1958 по 1983 г. в популяции камчатского краба было выявлено пять относительно урожайных поколений следующих лет рождения: 1958, 1963, 1970, 1975 и 1980 (Родин, Лаврентьев, 1974; Родин, 1985). По нашим данным, такие поколения зафиксированы в 1980, а также в 1988, 1993 и 1994 гг.

Численность и воспроизводство

Численность промысловых самцов западнокамчатской популяции составила за период 1979–1992 гг. в среднем: в хайрюзовском (включая и северный запретный) районе — 16,9, в ичинском — 15,9, в колпаковском

– 7,7, в кихчикском – 5,5 и в озерновском – 0,9 млн. экз. (см. рис. 7, 8). В последние три года (1996–1998) положение коренным образом изменилось, и этот показатель в указанных районах составил в среднем соответственно 4,5; 5,7; 6,2; 9,1 и 19,5 млн. экз. По-видимому, с 1993 г. промысловые самцы начали интенсивно мигрировать из северных районов западнокамчатского шельфа в южные, особенно в озерновский район, где их численность в среднем увеличилась в 22 раза. Если до 1992 г. большинство промысловых самцов западнокамчатской популяции (86 %) было сосредоточено в трех северных районах, то в 1996–1998 гг. – в двух южных (64 %).

В период 1996–1998 гг. доля промысловых самцов размерами >150 мм в двух самых северных районах западной Камчатки снизилась до критического уровня: в хайрюзовском до 6,6 %, в ичинском до 5,4 %. В первом из них преобладали самки (56,2 %) и непромысловые самцы размерами <150 мм (37,2 %), во втором – непромысловые самцы (65,3 %) и самки (29,3 %). В центральном, колпаковском, районе в 1996–1998 гг. доля промысловых самцов также уменьшилась (с 34,2 до 17,5 %) и возросло количество непромысловых самцов (с 52,4 до 67,9 %). Можно констатировать, что с середины 90-х гг. южные участки шельфа (колпаковский, кихчикский и озерновский) стали более важными в промысловом отношении, чем северные (хайрюзовский и ичинский). Кстати, до 30-х гг. основной промысел камчатского краба велся именно в южных районах западнокамчатского шельфа (Румянцев, 1945).

Как видно на рис. 7, в последние 3 года в южном направлении перемещались не только промысловые, но и непромысловые самцы, а также самки.

Количество непромысловых самцов в 1996–1998 гг. наиболее заметно уменьшилось в самом северном хайрюзовском районе и возросло в остальных, особенно в двух самых южных. Средняя их численность, по сравнению с периодом 1979–1992 гг., увеличилась в кихчикском районе почти в 5, в озерновском – в 35 раз, достигнув соответственно 18,4 и 17,3 млн. экз.

До 1992 г. численность самок в хайрюзовском районе практически всегда была выше, чем в ичинском. В последние три года дважды (в 1996 и 1998 гг.) большинство самок оказывалось в ичинском районе (рис. 7, Б). В колпаковском их количество в сравниваемые периоды почти не изменилось, в кихчикском увеличилось в среднем в 2 раза. В самом южном озерновском районе до 1992 г. численность самок не превышала 0,2 млн. экз., а в 1996–1999 гг. возросла соответственно до 0,8, 1,2, 9,6 и 2,2 млн. экз. Увеличение количества самок в этом районе отмечено впервые с 1964 г.

В озерновском районе самки всегда имеют более крупные размеры, чем в северных районах. Средняя их плодовитость здесь выше в 3–4 раза, чем у самок ичинского и хайрюзовского районов (Родин, 1985). Учитывая это, можно считать, что южные миграционные группировки западнокамчатского шельфа становятся важнейшими в воспроизводстве камчатского краба всего ареала западнокамчатской популяции.

За последние 20 лет общая численность камчатского краба западнокамчатской популяции изменялась от 136,5 (1987 г.) до 357,7 млн. экз. в 1990 г. (рис. 7, Е). Среднее ее значение составляет 236,8 млн. экз., причем на промысловых самцов приходится 46,5, непромысловых – 106,6 и на самок – 83,7 млн. экз. Следовательно, в среднем доля промысловых самцов в популяции составляет 20 %, доля непромысловых самцов – 45 % и доля самок 35 %.

Как видно на рис. 7 (Е), максимальной численности популяция в целом и ее самцы, в частности, достигали в 1982–1983, 1989–1990 и 1996–1997 гг., т.е. через каждые 6 лет. Учитывая это, очередной максимум численности можно ожидать в 2003–2004 гг.

Колебания численности промысловых самцов происходили не столь закономерно: ее высокие значения отмечались в 1982–1984, 1989–1990 и, вероятно, в 1991, а также в 1997–1998 гг., т.е. через 6–7 лет. По-видимому, такая периодичность связана с вступлением в популяцию урожайных поколений, о чем уже говорилось выше. Примечательно, что минимальная численность промысловых самцов наблюдалась в 1980, 1988 и в 1993–1994 гг., т.е. в годы, когда в популяции появлялись новые урожайные поколения.

Как отмечалось выше, появление очередного урожайного поколения самцов следует ожидать в 2001 г., однако, по аналогии с "урожайными" 1980, 1988 и 1993–1994 гг., в этом году численность промысловых самцов краба должна быть ниже среднего уровня (см. рис. 9). Напротив, в 2000 и тем более в 1999 г. этот показатель должен быть на уровне или выше среднего многолетнего значения.

Динамика численности промысловых самцов камчатского краба до-статочно полно рассмотрена выше. Соотношение численности самцов-рекрутов (130–149 мм), непосредственно пополняющих промысловую часть популяции, в 1979–1998 гг. распределялось по районам западной Камчатки весьма неравномерно (см. рис. 8). В период 1979–1992 гг. они имели более высокую численность в ичинском районе. Севернее (в хай-рюзовском районе) и южнее (в колпаковском, кихчикском и озерновском) их количество заметно снижалось, особенно на самом юге (рис. 8). Следует отметить, что в этот период численность рекрутов, за редким исключением, была ниже численности промысловых самцов.

В период 1996–1998 гг. картина кардинально изменилась: численность рекрутов почти во всех районах западной Камчатки, особенно в южных, увеличилась. Они стали доминировать над промысловыми самцами везде, кроме самого южного озерновского района, куда более крупные промысловые самцы мигрировали из северных смежных районов, вероятно, более интенсивно, чем самцы-рекруты. Такая необычная ситуация наблюдалась у западной Камчатки впервые.

В 1996–1998 гг. численность рекрутов популяции была самой высокой за последние 20 лет – более чем в 1,5 раза выше средней многолетней. Это можно объяснить только тем, что популяция камчатского краба в эти годы пополнялась подростками самцами не одного, как обычно, а двух урожайных смежных поколений – 1993 и 1994 гг.

На рис. 7 и 8 видно, что заметное, но не столь масштабное, как в 1996–1998 гг., перемещение самцов в южные районы западной Камчатки наблюдалось и раньше – в годы их максимальной численности в популяции, например в 1982, 1983 и 1990. В эти годы численность самцов достигала 180–224 млн. экз. Вполне вероятно, что главной причиной экспансии самцов на юг является их высокая (критическая) численность, особенно численность самцов-рекрутов. Действительно, как уже отмечалось выше, именно при максимальной численности рекрутов (50–65 млн. экз.) в 1996–1998 гг. наблюдались наиболее массовые и продвинутые на юг миграции самцов у западной Камчатки (рис. 7 и 8).

По-видимому, интенсивный ловушечный промысел краба, проводившийся до 1996 г. главным образом в северных районах, также способствовал накоплению камчатского краба на юге западной Камчатки, где его негативное влияние было не столь масштабным.

Об изменении размерного состава камчатского краба в 90-х гг. можно судить по сокращению средних размеров промысловых самцов: с 1990 по 1998 г. средняя ширина их карапакса уменьшилась с 167,7 до 163,4 мм (рис. 8). В 80-х гг. такого явления не наблюдалось. Приведенные данные указывают на чрезмерно высокое изъятие в 90-х гг. наиболее крупных самцов из промысловой части популяции. Этот факт отмечался нами ранее (Родин и др., 1996), и его можно рассматривать как тревожный симптом в состоянии западнокамчатской популяции краба, поскольку именно наиболее крупные самцы играют решающую роль в ее воспроизводстве.

Вылов камчатского краба практически за весь исторический период промысла, начиная с 1924 г., свидетельствует о том, что в последнее десятилетие его уровень составляет менее половины исторически достигнутого максимального годового изъятия (рис. 10). В 1929–1930 и 1937–1938 гг. вылов камчатского краба у западной Камчатки достигал 32 млн. экз., когда крабы добывались преимущественно японскими краболовами. В послевоенные годы максимум вылова приходился на два периода: 1956–1957 и 1965–1966 гг., — по 28–29 млн. экз. С середины 70-х гг. промысел стабилизировался на среднем уровне — около 9–10 млн. экз. К этому времени был прекращен иностранный промысел камчатского краба, регулярно по стандартной методике проводились исследования на шельфе западной Камчатки, на основании чего объем допустимого улова этого ценнейшего промыслового объекта был научно обоснован. После 1974 г., при переходе с сетного на ловушечный вид промысла, повышение вылова до 14,0–14,5 млн. экз. пришлось на 1987, 1994 и 1998 гг.

Обсуждение полученных данных

Анализ океанологических материалов показал, что в 1998 г. термический режим придонных вод у западной Камчатки в прибрежной зоне (изобаты 15–100 м) по отношению к среднегодовому характеризовался как "холодный", а в мористой части шельфа (130–200 м и глубже) — как "теплый". В отличие от предыдущих лет холодное компенсационное течение практически изолировало почти всю прибрежную зону западной Камчатки от доступа туда теплых вод Западно-Камчатского течения. Температура придонных вод в прибрежье, по нашим данным, была на 2–4 °С ниже, чем в 1997 г.

Сильное развитие и устойчивость холодного компенсационного течения весной и летом 1998 г. определили аномальность океанологических условий в прибрежной репродуктивно-выростной для многих гидробионтов зоне шельфа. Эти необычные условия среды вызвали целый ряд изменений в распределении и биологическом состоянии донных гидробионтов.

Устойчивое похолодание придонных вод у побережья западной Камчатки инициировало перемещение камчатского краба из хайрюзовского в ичинский район, следствием чего явилось резкое сокращение его численности в самых северных районах шельфа. Большинство самок переместилось из северных районов в более южные.

В 1998 г. положение усугубилось тем, что в хайрюзовском районе численность камчатского краба понизилась до предельно низкого уровня. По гидрометеорологической ситуации на западнокамчатском шельфе аналогом 1998 г. был 1983 г., который по ледовитости в зимний период, по характеру распределения и значениям придонной температуры в летний

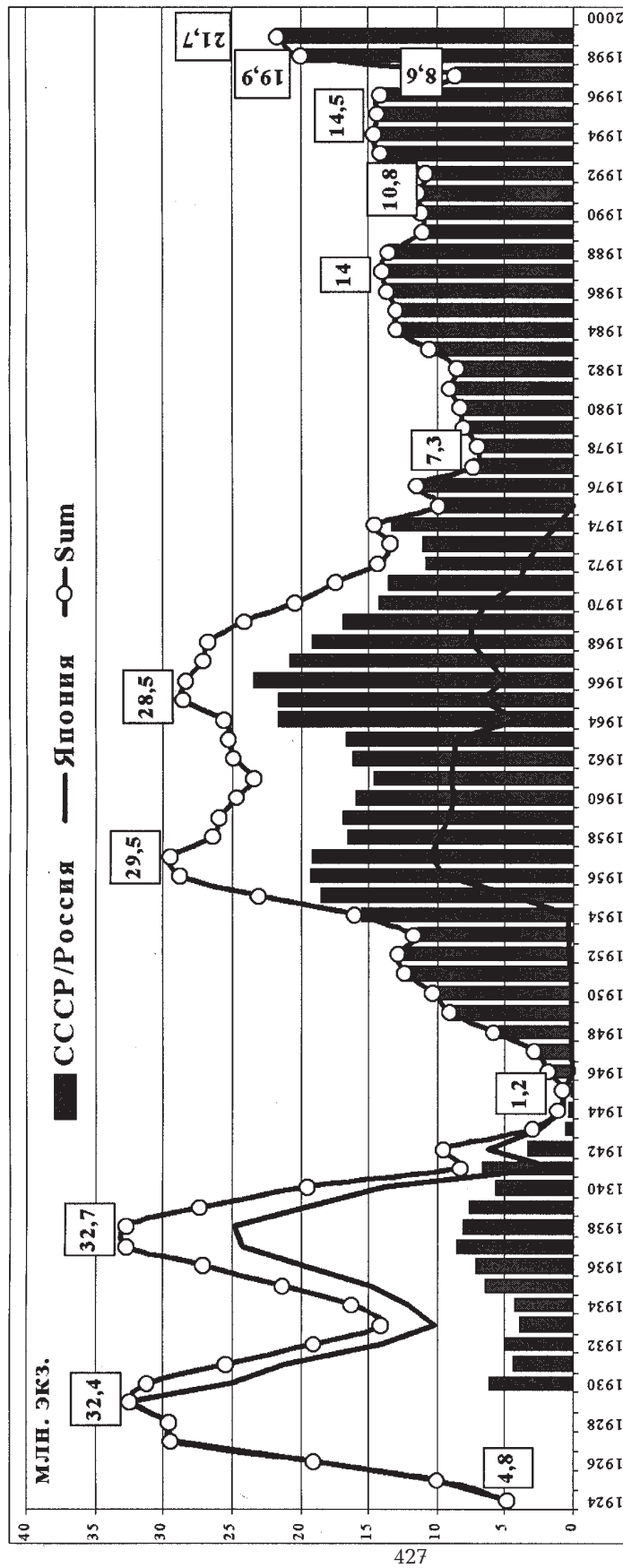


Рис. 10. Динамика вылова камчатского краба (млн. экз.) СССР/Россией и Японией у западной Камчатки в 1924 – 1998 гг. (по Ю.И.Галкину (1959) и И.Е.Локшиной (1974) с добавлениями авторов). Цифры в прямоугольниках – суммарный вылов в соответствующие годы. За 1996 – 1998 гг. приведены данные прогноза Допустимого улова

Fig. 10. Dynamics of USSR/Russia and Japan Red King Crab landings (a million of individuals) at the western Kamchatka in 1924 – 1998 (Галкин, 1959; Локшина, 1974; authors included). Figures in rectangulars – total catch in the appropriate years. The allowable catch forecast data are given for 1996 – 1998

период наиболее близок к условиям этого года. По биологическим пока-зателям, однако, эти годы различаются весьма существенно (см. рис. 7, 8). Общая численность камчатского краба в 1983 г. была примерно в два раза выше, чем в 1998 г., а картина ее распределения по районам запад-нокамчатского шельфа имела прямо противоположный характер (рис. 8). Поведение крабов, в особенности на популяционном уровне, сильно завуалировано другими биотическими и абиотическими факторами, пока недостаточно изученными. Не следует забывать также, что западно-камчатская популяция камчатского краба находится под большим ант-ропогенным влиянием.

Как видно из данных пространственного распределения камчатс-кого краба (см. рис. 6) и его численности (рис. 7), с 1964 по 1998 г. периодически наблюдалось смещение значительной части крабов в юж-ные районы, в частности на участок шельфа южнее 54° с.ш. Подобное явление отмечено в конце 60 и начале 70-х гг., а затем в конце 70 – начале 80-х. Между этими периодами относительно высокой численности доля самцов и самок камчатского краба в этих районах снижалась до 1–5 млн. экз., а самок – до 0,1–3,0 млн. экз.

За рассматриваемый почти 40-летний период наблюдений попу-ляцию камчатского краба пополнили 8 относительно урожайных поко-лений, которые появлялись через 4 или 6–7 лет. Появление двух "смеж-ных" урожайных поколений (1993–1994 гг.) отмечено впервые и сви-детельствует о нестандартной ситуации, сложившейся в структуре по-пуляции камчатского краба в начале 90-х гг.

Поколения, появившиеся в 90-е гг., начинают пополнять промысло-вую часть популяции. Эти поколения и в дальнейшем будут пополнять группу промысловых крабов примерно до 2000 г. После его элиминации ожидается сокращение численности и запасов крабов промысловых раз-меров. Это обуславливается тем, что в последние годы по данным трало-вых уловов не выявлено нового урожайного поколения крабов мини-мальных размеров, а в период 1996–1998 гг. постепенно возрастал де-фицит крабов размерами 75–115 мм (рис. 9, О–Р).

Заключение

Накопленные в ТИНРО – центре с начала 50-х гг. уникальные био-логические и биостатистические данные, характеризующие динамику биологических параметров камчатского краба, позволяют выявить пе-риодичность изменений в характере его распределения и численности. Сочетание биотических и абиотических факторов среды его обитания периодически приводит к расширению либо к сокращению ареала по-пуляции, появлению "пульсирующих" миграций крабов из северных в южные районы. Отмечено, что при достижении промысловыми самцами численности более 50–60 млн. экз. заметно возрастает их доля в южных районах западнокамчатского шельфа. Для самок подобная закономер-ность не отмечена, что может характеризовать северные участки запад-нокамчатского шельфа как основные районы воспроизводства популя-ции.

В 90-е гг. выявлено необычное поведение крабов, когда более по-ловины промысловых самцов и значительное количество самок было со-средоточено в кихчикском и озерновском районах. Так, в 1996–1998 гг. более половины общего запаса промысловых самцов концентрировалось южнее 54° с.ш., а в 1998 г. впервые с 1964 г. здесь было обнаружено около 20 % самок. В эти же годы севернее 57° с.ш., где ранее концент-рировалась основная масса молоди и самок камчатского краба, плотность

их скоплений резко сократилась. Таким образом, наблюдалась тенденция расширения районов воспроизводства камчатского краба.

В промысловых уловах краболовных судов отмечен очень высокий прилов молоди самок и некондиционных промысловых самцов (II личинная стадия), максимальная величина которых наблюдалась в северных участках популяции, т.е. в хайрюзовском районе. Понижался прилов упомянутых особей только в зимний период в кихчикском и озерновском районах, когда и где доля кондиционных самцов возрастала до 30–50 %. В остальные сезоны года у западной Камчатки доля кондиционных крабов составляла 20–22 %. Эта особенность имеет важное практическое и биологическое значение. Во-первых, вследствие низкого наполнения кобачек мясом при их низкой упитанности выпускается низкосортная продукция, соответственно снижается эффективность эксплуатации промыслового ресурса. Во-вторых, ведение промысла в сроки высокого прилова молоди и самок нарушает естественный процесс жизнедеятельности крабов. Таким образом, в целях сокращения негативного влияния на популяцию продолжительного периода промысла камчатского краба предлагается ограничить сроки лова до 4–5 мес в год и ориентировать промысел на самый благоприятный для этой цели зимне-весенний период.

В 80 и 90-е гг. было отмечено только два высокоурожайных поколения камчатского краба, появлявшихся с периодичностью в восемь лет. В 1996–1998 гг. в популяции наблюдался дефицит в группе промысловых самцов и немигрирующей молоди. Наиболее массовой размерно-возрастной группой в конце 90-х гг. являлись рекруты и пререкруты (самцы размерами 110–145 мм по ширине карапакса), которые эффективно обеспечили пополнение промысловой части популяции только до 2001 г. После 2001 г. следует ожидать сокращения интенсивности пополнения самцов размерами более 150 мм по ширине карапакса и соответственно снижения запасов промысловых крабов.

Причиной необычного пространственного перемещения камчатского краба и накопления его южнее 54° с.ш., по нашему мнению, являются долгопериодные изменения условий среды, а также высокий пресс промысла.

Одним из существенных факторов в управлении запасами камчатского краба является продолжение запрета на его промысел в период нереста и массовой линьки (май–август). Вместе с тем требуется совершенствование всего комплекса мер регулирования рыболовства в прикамчатских водах, особенно в части ограничения воздействия на запасы крабов тралового промысла донных рыб.

Литература

- Виноградов Л.Г.** Камчатский краб. — Владивосток, 1941. — 94 с.
- Виноградов Л.Г.** Годичный цикл жизни и миграций краба в северной части западнокамчатского шельфа // Изв. ТИНРО. — 1945. — Т. 19. — С. 3–54.
- Виноградов Л.Г.** О географическом распространении камчатского краба // Изв. ТИНРО. — 1946. — Т. 22. — С. 195–232.
- Виноградов Л.Г.** Опыт решения некоторых прикладных зоогеографических задач на примере распространения камчатского краба: Дис... докт. биол. наук. — Владивосток, 1947. — 469 с.
- Виноградов Л.Г.** Камчатское стадо крабов // Природа. — 1968. — № 7. — С. 43–50.
- Виноградов Л.Г.** О механизме воспроизводства запасов камчатского краба (*Paralithodes camtschatica*) в Охотском море у западного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. — 1969. — Т. 65. — С. 337–344.

Виноградов Л.Г. О расположении и связях популяций камчатского краба *Paralithodes camtschatica* (Til.) в пределах его видового ареала // Основы биол. продуктив. океана и ее использ. — М.: Наука, 1970. — С. 201–205.

Виноградов Л.Г., Нейман А.А. Донное население шельфа восточной части Охотского моря и некоторые черты биологии камчатского краба // Океанол. — 1969. — Т. 9, № 2. — С. 329–340.

Галкин Ю.И. О причинах сокращения численности камчатского краба у западного побережья Камчатки // Рыб. хоз-во — 1959. — № 4. — С. 9–12.

Галкин Ю.И. О продолжительности межлиночного периода у камчатского краба // Зоол. журн. — 1963. — Т. 42, вып. 5. — С. 763–766.

Галкин Ю.И. Изменения гидрологического режима, естественное воспроизводство и культивирование камчатского краба у западного побережья Камчатки // Фауна и гидробиология шельфовых вод Тихого океана. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. — С. 29–34.

Кобликов В.Н., Павлючков В.А., Надточий В.А. Бентос континентального шельфа Охотского моря: состав, распределение, запасы // Изв. ТИНРО. — 1990. — Т. 111. — С. 27–38.

Лаврентьев М.М. О состоянии запасов камчатского краба у западного побережья Камчатки. // Рыб. хоз-во. — 1963. — № 2. — С. 19–25.

Лаврентьев М.М. Численность самок камчатского краба у западного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. — 1969. — Т. 65. — С. 378–381.

Локшина И.Е. Динамика промысла камчатского краба в Охотском море у западного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. — 1974. — Т. 99. — С. 46–53.

Макаров Р.Р. Распределение пелагических личинок камчатского краба у западного побережья Камчатки // Рыб. хоз-во. — 1964. — № 7. — С. 23–27.

Макаров Р.Р. Личинки креветок, раков — отшельников и крабов западно — камчатского шельфа и их распределение. — М.: Наука, 1966. — 163 с.

Надточий В.А. О многолетней изменчивости в количественном распределении бентоса на западнокамчатском шельфе // Изв. ТИНРО. — 1984. — Т. 109. — С. 126–130.

Нейман А.А. Количественное распределение бентоса на шельфе западной Камчатки и некоторые вопросы методики исследований // Океанол. — 1965. — Т. 5, вып. 6. — С. 1052–1059.

Нейман А.А. Бентос западнокамчатского шельфа // Тр. ВНИРО. — 1969. — Т. 65. — С. 223–232.

Поляков А.В. Программа построения карт распределения запаса и планирования съемки. — М.: ВНИРО, 1995.

Родин В.Е. Особенности распределения скоплений камчатского краба у западного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. — 1969а. — Т. 65. — С. 243–254.

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

Родин В.Е. Пространственная и функциональная структура популяций камчатского краба // Изв. ТИНРО. — 1985. — Т. 110. — С. 85–97.

Родин В.Е., Кобликов В.Н., Долженков В.Н., Слизкин А.Г. Динамика биологического состояния и временные меры регулирования промысла камчатского краба // Рыб. хоз-во. — 1996. — № 4. — С. 43–45.

Родин В.Е., Лаврентьев М.М. К изучению воспроизводства камчатского краба у западной Камчатки // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. — Л.: Наука, 1974. — С. 65–66.

Руководство по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей. — Владивосток: ТИНРО, 1979.

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

Федосеев В.Я. Сперматогенез у камчатского краба и краба — стригуна // Тез. докл. Второй Всесоюз. конф. по морской биологии. Ч. 2. — Владивосток, 1982. — С. 212–213.

Федосеев В.Я. Изучение цикла и волны сперматогенного эпителия в семенниках краба-стригуна и камчатского краба // Тез. докл. 10-го Всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». Ч. 2. — Магадан, 1983. — С. 442—443.

Федосеев В.Я., Родин В.Е. Воспроизводство и формирование популяционной структуры камчатского краба // Динамика численности промысловых животных дальневосточных морей. — Владивосток: ТИНРО, 1986. — С. 35—46.

Чекунова В.И. Границы миграционных районов камчатского краба у западного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. — 1969а. — Т. 45. — С. 345—352.

Чекунова В.И. Районы весеннего распределения камчатского краба // Тр. ВНИРО. — 1969б. — Т. 45. — С. 353—367.

Шунтов В.П. Биологические ресурсы Охотского моря. — М.: Агропромиздат, 1985. — 224 с.

Marukawa H. Biology and fishery research on Japanese king crab *Paralithodes camtschatica*: Jap. Imp. Fish. Exp. Stat. (Tokyo). — 1933. — № 4. — 152 p.

Matsuura S., Takeshita K. Longevity of Red King Crab, *Paralithodes camtschatica*, Revealed by Long-Term Rearing Stude // Proc. Internat. Symp. on King and Tanner crabs. — Anchorage, AK, USA, 1990. — P. 181—188.

Matsuura, S., Takeshita K., Fujita H., Kawasaki S. Reproduction and fecundity of the female king crab, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius), in the waters off western Kamchatka // Observations of the spawned eggs attached to pleopods: Bull. Far Seas Res. Lab. — 1971. — Vol. 5. — P. 147—160 (in Jap. with Engl. synopsis).

Reves J.E. Evaluation of Some Errors in Estimating Recruitment for the Bristol Bay Red King Crab Stock-Recruit Relationship // Proc. Internat. Symp. on King and Tanner crabs. — Anchorage, AK, USA, 1990. — P. 447—468.

Sund O. Show and the survival of cod fry // Nature. — 1924. — № 113.

Takeuti J. Food of King Crab, *Paralithodes camtschatica* off the West Coast of the Kamchatka Peninsula, 1958—1964 // Bul. Reg. Fish. Res. Lab. — 1967. — № 33. — P. 32—44.

Поступила в редакцию 28.06.2001 г.