

МАГАДАНСКИЙ ФИЛИАЛ ФЕДЕРАЛЬНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО
БЮДЖЕТНОГО НАУЧНОГО УЧРЕЖДЕНИЯ «ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА
И ОКЕАНОГРАФИИ» («МагаданНИРО»)

На правах рукописи



МЕТЕЛЁВ
Евгений Александрович

**РАВНОШИПЫЙ КРАБ (*LITHODES AEQUISPINUS*) СЕВЕРНОЙ
ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ**

Специальность 03.02.10 — «Гидробиология»

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
М.Г. Карпинский

Москва — 2021

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
Актуальность исследования.	6
Цель исследования:.....	7
Научная новизна.	8
Личный вклад автора.....	8
Практическое значение.	8
Основные положения, выносимые на защиту.	9
Апробация работы.	9
Структура и объём работы.....	10
Публикации.	10
ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ	11
Методы сбора данных	11
Методы обработки данных	22
ГЛАВА 2. УСЛОВИЯ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ РАВНОШИПОГО КРАБА В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ	31
Общая характеристика и климатические условия.....	31
Геоморфологическая структура дна	32
Гидрологическая структура	35
Биогенные элементы и планктон	40
Донные осадки	43
Бентос.....	45
Распределение рыб и хищники.....	49
ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАВНОШИПОГО КРАБА В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ	53
Пространственное распределение.....	53
Вертикальное распределение	63
Миграции по данным мечения	67
Состав уловов и размерный состав.....	76
Личинные процессы.....	92

Внутривидовая морфологическая изменчивость	102
ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ РАВНОШИПОГО КРАБА	
СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ	107
Размерно-массовые характеристики	107
Размер достижения морфометрической половой зрелости самцов	109
Размер достижения функциональной половой зрелости самок	112
Аквариальные наблюдения	115
Воспроизводство	116
Нерестовый цикл	117
Плодовитость	120
Питание	127
Травмированность	133
Паразиты и комменсалы	138
Ракообразные	138
Микроспоридии	144
Динофлагелляты	145
Рыбы семейства Liparidae	146
ГЛАВА 5. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА АРЕАЛА РАВНОШИПОГО	
КРАБА В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ	148
ГЛАВА 6. ПРОМЫСЕЛ И ЗАПАСЫ	
История и характеристика промысла	159
Состояние запасов	165
Меры регулирования промысла	171
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	176
ВЫВОДЫ	179
БЛАГОДАРНОСТИ	181
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	183
ПРИЛОЖЕНИЕ	206

ВВЕДЕНИЕ

Равношипый краб (точнее крабоид, но здесь и далее продолжаем применять традиционное название) *Lithodes aequispinus* впервые описан Бенедиктом (Benedict, 1895) по результатам экспедиций на судне «Альбатрос» в работе с описанием нового рода и видов крабов семейства *Lithodidae* (Samouelle, 1819).

Исследуемый объект относится к богатому систематическому роду *Lithodes* (Latreille, 1806), в который в настоящее время входит 49 видов крабов (De Grave, Fransen, 2011, данные сайтов «World Register of Marine Species» <http://www.marinespecies.org/>, «Integrated Taxonomic Information System» <http://www.itis.gov/>, «Encyclopedia of Life» <http://eol.org/> и некоторых других). Следует отметить, что в последние годы этот список пополняется в основном видами из Антарктики (Бирштейн, Виноградов, 1967, 1972; Аносов, 2012). Первые сведения о равношипом крабе из Охотского моря приводятся в таксономических и обобщающих работах исследований ракообразных (Макаров, 1938; Виноградов, 1941, 1947, 1950).

Равношипый краб относится к наиболее известным промысловым объектам дальневосточного рыбохозяйственного бассейна. Ежегодно в морях России добывается до 3 тыс. т этого ценного краба, причём наибольшая доля приходится на северную часть Охотского моря. В районе свала глубин от 144°00' до 152°00' в.д. сконцентрированы его запасы, на которых преимущественно ведётся отечественный промысел этого вида. Равношипый краб в настоящее время также единственный промыслово-значимый вид среди глубоководных крабов-литодид, населяющих материковый склон.

Добыча равношипного краба началась в 1968 г. в центральной части Охотского моря в рамках межправительственного соглашения, заключённого с японской стороной. За полувековой период промысловой эксплуатации дважды происходило истощение промысловых запасов краба на уже ставших

к тому времени традиционных участках добычи. Для рационального использования и сохранения запасов применялись различные меры регулирования его промысла: увеличение промысловой меры, снижение коэффициента промыслового изъятия, введение запрета на промышленный лов на локальной акватории. Комплекс своевременно предпринятых мер позволил сохранить запасы равношипного краба на уровне, обеспечивающем в настоящее время широкомасштабный промысел.

Мясо равношипного краба несколько уступает по вкусовым свойствам камчатскому *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) и синему *Paralithodes platypus* (J.F. Brandt in von Middendorf, 1851) крабам, однако также обладает превосходными гастрономическими качествами. Продукция из него длительный период пользуется стабильно высоким спросом на мировых рынках: значительная часть продукции из равношипного краба поставляется на североамериканский рынок (США, Канада) и в меньшей степени в страны юго-восточной Азии (Япония, Ю. Корея, Китай). В 2017 г. объём российского экспорта только в США составил около 2 тыс. т крабов (www.fishnet.ru). В последние годы наблюдается устойчивая тенденция увеличения мировых цен на продукцию из равношипного краба: стоимость готовой продукции на североамериканском рынке в 2017–2018 гг. в среднем составляла около 25–28 долларов США за один кг.

Изучением биологии равношипного краба, обитающего в северной части Охотского моря, с 1992 г. занимались сотрудники Магаданского отделения института ТИНРО (МоТИНРО), а позднее МагаданНИРО. За многолетний период исследований выполнены учётные ловушечные съёмки на обширной площади материкового склона северной части Охотского моря: проведена детальная ловушечная съёмка в районе банки Кашеварова; в северо-западной части моря (восточнее банки Ионы); получены сведения о распространении равношипного краба в центральной части моря и на севере впадины ТИНРО. Выполненные ТИНРО-Центром донные траловые съёмки в 1989, 2009 гг. позволили охватить наибольшую площадь поселений равношипного краба и

получить сведения о пространственном распределении размерных и функциональных групп краба.

Равношипый краб — один из немногих видов крабов, часть ареала которого занимает обширную площадь материкового склона северной части Охотского моря, в центральной и северо-западной частях моря (на глубинах от 250 до 350 м) он обитает совместно с крабом-стригуном опилио *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788). Оба вида образуют плотные скопления, на которых часто ведётся их двувидовой промысел. В северо-восточной части моря часть ареала равношипного краба пересекается с таковыми синего *P. platypus* и камчатского *P. camtschaticus* крабов. В глубоководной части материкового склона равношипый краб обитает вместе с крабом-стригуном ангулятусом *Chionoecetes angulatus* Rathbun, 1924.

Несмотря на свою промысловую значимость, которую равношипый краб составляет для рыбодобывающей отрасли Дальневосточного региона, функциональная структура его части ареала, особенности воспроизводства, миграционная активность остаются слабо изученными.

Актуальность исследования. Равношипый краб — один из самых массовых крабов-литодид, обитающих в Дальневосточных морях. Он широко распространён в Северной Пацифике: встречается у центральной Японии, в Охотском и Беринговом морях, до берегов Британской Колумбии (Канада) (Родин, 1970; Низяев, 1992; Клитин, 1993; Butler, Hart, 1962; Hiramoto, Sato, 1970; Sloan, 1985; Wolotira et al., 1993; Blau et al., 1996).

В северной части Охотского моря обитает самая многочисленная группировка краба, на которой более полувека базируется промысел. В Северо-Охотоморской рыбопромысловой подзоне (далее — СОМ), большая часть которой располагается в северной части моря, равношипый краб занимает второе место по объёмам вылова после краба-стригуна опилио, а среди крабов-литодид — первое. Доля североохотоморского краба в структуре общего допустимого улова (далее — ОДУ) всего дальневосточного рыбохозяйственного бассейна составляет 65%. В добыче краба ежегодно

участвует до 15 судов-краболовов. Ресурсы краба обеспечивают население дальневосточных регионов рабочими местами, а также бюджеты налоговыми отчислениями.

В отечественных водах наиболее полно исследовано распределение равношипного краба в районе Курильских островов (Клитин, Низяев, 1999; Низяев, Клитин, 2002; Низяев, 2002а, 2002б, 2005 и др.). Имеются сведения о его пространственном распределении на материковом склоне Охотского моря (Родин, 1970; Низяев, 1992) и в северо-западной части Берингова моря (Слизкин, Сафронов, 2000). В северной части Охотского моря изучены особенности биологии, размерный состав, влияние декомпрессии на смертность крабов, заражённость паразитами и условия его обитания (Михайлов, Овсянников, 1984; Афанасьев и др., 1998; Долженков, Жигалов, 2001; Журавлёв, Крылов, 1998, 2001; Слизкин, 2002; Михайлов и др., 2003; Живоглядова, 2004; Михайлов, Посвятовская, 2004).

Несмотря на имеющийся объём исследований, без детального изучения пространственного распределения размерно-функциональных групп краба, миграционной активности и особенностей биологии вида, весьма сложно сформировать целостную картину на такой обширной акватории, соответственно, оценить промышленный потенциал равношипного краба. Вышеуказанные вопросы в значительной степени определили актуальность исследований.

Цель исследования: изучить функциональную структуру ареала равношипного краба, обитающего в северной части Охотского моря, и оценить его промысловую значимость. Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Изучить пространственное распределение равношипного краба, с уточнением границ скоплений различных размерно-функциональных групп.
2. Оценить миграционную активность крабов, выявить особенности генеральных перемещений.

3. Определить линейные размеры достижения половой зрелости, плодовитость, описать нерестовый и линочные циклы, найти параметры группового роста крабов, изучить спектр питания, провести учёт зараженных паразитами крабов и оценить их распространённость.

4. Определить и описать функциональную структуру ареала равношипного краба в северной части Охотского моря.

5. Провести анализ промыслового использования равношипного краба и дать практические рекомендации по рациональному использованию его промысловых запасов.

Научная новизна. Впервые обобщены и представлены данные по пространственному распределению равношипного краба в северной части Охотского моря. В пределах исследованной акватории установлен статус популяции равношипного краба и уточнена его пространственно-функциональная структура. С помощью мечения оценена миграционная активность крабов, определены основные направления перемещений, определен темп роста, продолжительность стадий линочного цикла. Описан качественный и количественный состав пищевого спектра краба. Определены линейные размеры, при которых наступает 50% половая зрелость.

Личный вклад автора. Автор принимал участие в одной траловой съёмке на РКМРТ «Акваресурс» (2013 г.) и четырёх ловушечных съёмках на НИС «Зодиак» (2008, 2010–2011, 2015 гг.) в должности начальника экспедиций, а также был в четырёх рейсах в составе экспедиций судов-краболовов на судах КП «Вестерн Энтерпрайс» (2004 г.), КС «Доброволец» (2009 г.), СТР «Шантар-1» (2010 г.) и КРПС «Ивнинг Стар» (2015 г.). В ходе экспедиций выполнялся сбор и обработка данных по биологии краба, работы по мечению, а также анализ промышленного лова. Весь объём первичных данных, используемых в настоящей работе, обобщён и интерпретирован автором диссертации.

Практическое значение. Работа обобщает результаты многолетних исследований по распределению и биологии равношипного краба,

обитающего в северной части Охотского моря. Полученные результаты исследований о пространственной структуре поселений, особенностях его миграций, личных процессов и воспроизводства, создали базу для биологических основ регулирования добычи этого объекта. Материалы работы используются при ежегодной разработке ОДУ равношипого краба в двух подзонах (Северо-Охотоморской и Восточно-Сахалинской) и в подрайоне 61.52 Центральная часть Охотского моря, а также совершенствованию рекомендаций по рациональному использованию промысловых ресурсов.

Основные положения, выносимые на защиту. Равношипый краб на материковом склоне северной части Охотского моря образует одну единую популяцию. В функциональной структуре ареала равношипого краба выделяются: репродуктивная зона, зона обитания молоди, зона нагула зрелых самцов. Выявлен комбинированный характер существования репродуктивных зон и зон обитания молоди, обитающих как отдельно, так и совместно. Промысловые самцы совершают регулярные миграции из зон нагула в зоны размножения в пределах материкового склона северной половины Охотского моря.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на всероссийской научной конференции, посвящённой памяти академика К.В. Симакова (Магадан, 2009), международной научно-технической конференции «Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана» (Владивосток, 2010), международном симпозиуме «Паразиты Голарктики» (Петрозаводск, 2010), всероссийской научно-практической конференции «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование» (Петропавловск-Камчатский, 2011), I международной научно-практической интернет-конференции «Современные научно-практические достижения в морфологии животного мира» (Брянск, 2011), дальневосточной региональной конференции, посвящённой 100-летию со дня рождения А.П. Васьковского

(Магадан, 2011), международном европейской симпозиуме EMBS 49 (Санкт-Петербург, 2014), отчётных сессиях МагаданНИРО в 2008-2018 гг. и на расширенном коллоквиуме лаборатории промышленных беспозвоночных и водорослей ВНИРО в 2009-2011 гг.

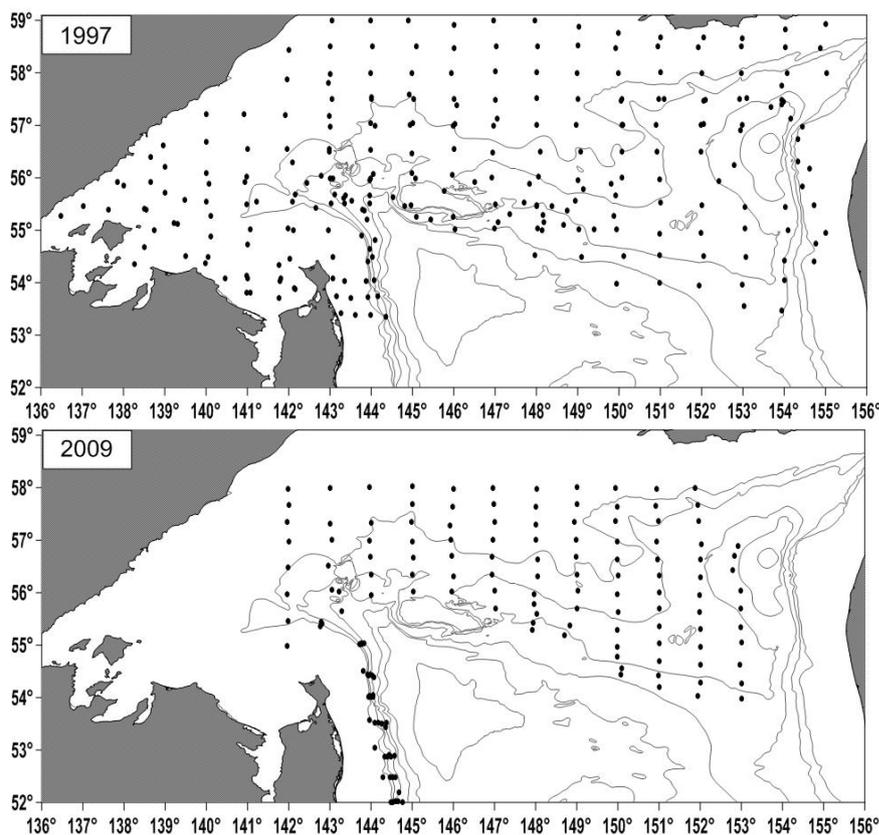
Структура и объём работы. Диссертация объёмом 209 страниц состоит из введения, шести глав, заключения, выводов, списка литературы из 214 наименований, из них 73 работ на иностранном языке. Работа иллюстрирована 75 рисунками и включает 18 таблиц.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 20 работ, из них 6 работ в изданиях, рекомендованных ВАК, глава в коллективной монографии.

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Методы сбора данных

Материалы по биологии равношипного краба в северной части Охотского моря собирались при выполнении донных траловых и ловушечных съёмок, а также при специализированном ловушечном промысле крабов. В основу работы легли материалы трёх донных траловых съёмок, проведённых в 1997, 2009 и 2013 гг. (рис. 1, табл. 1), одиннадцати ловушечных съёмок 2008, 2010–2015, 2017, 2018 гг. (рис. 2, табл. 2), а также данные многочисленных рейсов на промысловых судах при добыче равношипного краба или при вылове его в качестве прилова к другим крабовым объектам в период с 1992 по 2017 гг. (рис. 3).



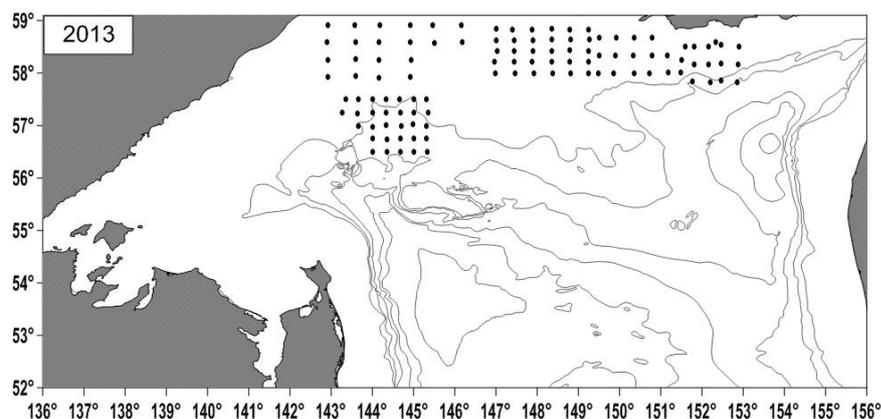


Рис. 1. Схемы станций донных траловых съёмок, выполненных в 1997, 2009, 2013 гг.

Таблица 1. Объём материала по равношипому крабу, собранный при выполнении траловых съёмок

Судно	Год и сроки работ	Район работ	Кол-во станций	Кол-во экз.	Сборщики
РТМ «Магадан»	1997 24.07–06.08	55°00′–59°00′ с.ш., 142°59′–155°04′ в.д.	85	184	Горничных А.В., Жарникова В.Д.
СТМ «ТИНРО»	1997 24.08–25.09	53°28′–58°27′ с.ш., 137°59′–154°46′ в.д.	113	250	Надточий В.А., Еронова Е.Д.
СТР «Дмитрий Песков»	1997 9.07–19.07	53°21′–56°05′ с.ш., 136°28′–149°53′ в.д.	64	46	Галимзянов К.Г., Смирнов И.П.
СТМ «ТИНРО»	2009 1.08–11.09	51°36′–58°01′ с.ш., 141°57′–153°01′ в.д.	156	682	Сотрудники ТИНРО-Центра
РКМРТ «Акваресурс»	2013 1.08–30.09	56°29′–58°56′ с.ш., 142°52′–152°56′ в.д.	110	148	Метелёв Е.А., Хорошутина О.А.
Итого			528	1310	

Траловые съёмки 1997 г. были организованы ТИНРО-Центром (ныне Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»)) в рамках комплексного изучения экосистемы Охотского моря и проводились одновременно на нескольких судах. Траловая съёмка 2009 г. также выполнялась специалистами ТИНРО-Центра. Донная траловая съёмка 2013 г. осуществлялись сотрудниками МагаданНИРО.

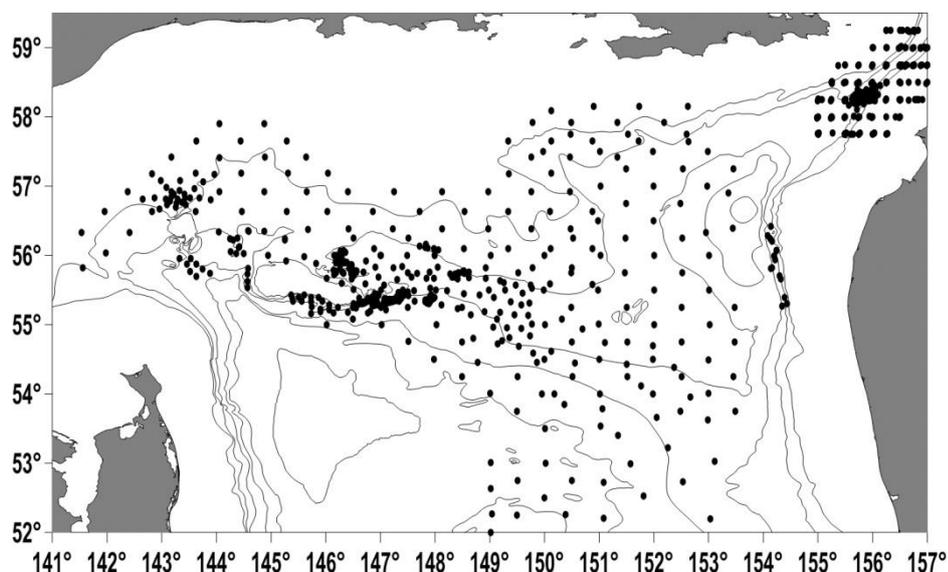


Рис. 2. Схема станций ловушечных съёмок, выполненных в 2008, 2010–2015, 2017–2018 гг.

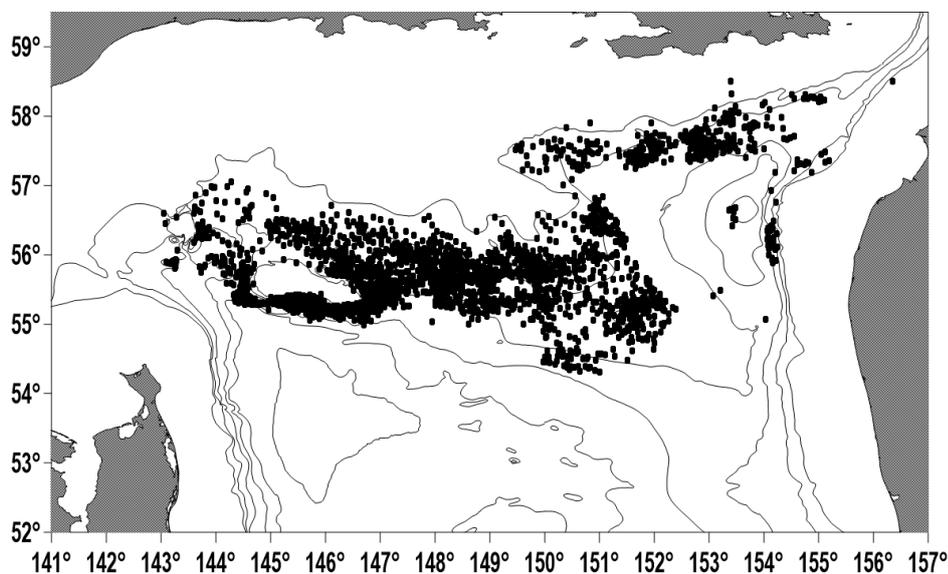


Рис. 3. Расположение ловушечных станций, выполненных при проведении промышленного лова в 1992–2017 гг.

Таблица 2. Объём материала по равношипому крабу, собранный при выполнении ловушечных съёмок

Судно	Год и сроки работ	Район работ	Кол-во станций	Кол-во экз.	Сборщики
НИС «Зодиак»	2008 8.07–22.11	55°16'–56°22' с.ш., 144°14'–148°38' в.д.	181	3678	Метелёв Е.А., Клинушкин С.В.
	2010 9.06–28.06, 7.09–17.09	55°09'–56°44' с.ш., 144°34'–154°42' в.д.	68	8060	Вакатов А.В., Метелёв Е.А., Шапиро П.Б., Рябченко Е.Н., Клинушкин С.В.
	2011 12.09–6.10, 29.11–8.12	55°40'–57°45' с.ш., 149°58'–154°19' в.д.	10	361	Метелёв Е.А., Шапиро П.Б., Клинушкин С.В.

	2012 12.07–6.08, 11.10–2.11	55°35'–58°23' с.ш., 141°32'–152°38' в.д.	106	1138	Клинушкин С.В.
	2014 24.10–10.12	53°45'–57°30' с.ш., 146°00'–153°30' в.д.	82	4207	Григоров В.Г., Щербакова Ю.А.
	2015 16.10–6.11	51°30'–55°36' с.ш., 148°41'–150°30' в.д.	27	750	Метелёв Е.А., Абаев А.Д., Клинушкин С.В.
	2018 25.05–16.07	50°21'–55°57' с.ш., 143°19'–153°25' в.д.	85	5973	Дёминов А.Н., Клинушкин С.В., Моисеев С.В., Петренко М.В.
СКЯМ «Сивинд», СКЯМ «Одиссей-1»	2013 2.05–7.05	57°45'–59°16' с.ш., 154°58'–157°22' в.д.	55	134	Сологуб Д.О., Ботнев Д.А.
	2014 30.04–6.05	57°45'–59°16' с.ш., 155°00'–157°31' в.д.	55	209	Сологуб Д.О., Яковлев А.Ю.
СКЯМ «Сивинд», СРТМ «Спарта»	2015 12.04–11.06	57°45'–59°15' с.ш., 155°00'–157°30' в.д.	145	225	Сологуб Д.О., Морозов Т.Б.
СРТМ «Угулан»	2017 2.04–10.04	57°44'–59°01' с.ш., 154°59'–157°31' в.д.	36	761	Ботнев Д.А.
Итого			850	25496	

Каждый способ сбора информации, в отношении изучаемого или любого другого объекта, имеет свои преимущества и недостатки. Проведение донных траловых съёмок позволяет одновременно и на значительной площади обловить крабов всех размерных групп в независимости от их физиологического состояния, половой принадлежности или поведенческих особенностей, обусловленных, например, иерархическими взаимоотношениями между крабами.

В тоже время, вследствие сравнительно редкой сетки траловых станций (как правило, бóльшая часть тралений выполнялась на расстоянии около 30 морских миль) и весьма дискретного распределения крабов, оценённые запасы на некоторых участках материкового склона оказались заниженными. Кроме того, выполнение тралений в районах со сложным рельефом дна (например, склоны банки Кашеварова), а также на жёстких и задевистых грунтах сложная, а в некоторых случаях невыполнимая задача. Также, при малом количестве крабов в траловых сборах (всего проанализировано в трёх траловых съёмках 1310 экз.) сложно судить о размерно-половом составе или других биологических особенностях изучаемого объекта. Ловушечные сборы

при своей массовости собранного материала (проанализировано более 297 тыс. экз.) позволяют более детально увидеть пространственно-временные особенности в распределении крабов, получить подробную информацию о биологических особенностях изучаемого объекта. Основное достоинство ловушечных сборов при изучении равношипого краба — возможность сбора данных на сложных для выполнения донных тралений грунтах. Однако ловушечные сборы также имеет свои недостатки, наиболее значимый из которых — селективность собираемого материала в зависимости от физиологического состояния крабов (облавливаются только активно питающиеся крабы). Кроме того, немаловажную роль играет ограниченность максимальных уловов, обусловленная конструктивными особенностями ловушек (при оценке плотностных показателей) (Низяев, 2005).

При выполнении донных траловых съёмов применялись тралы, оснащённые по нижней подборе мягким грунтропом с горизонтальным раскрытием от 14 до 38 м (ДТ/ТВ 35/41, ДТ 31,5/7,5, ДТ 26/34, ДТ 27,1/24,4 и «580 Альфредо-5»). Кутцевая часть тралов оснащалась мелкоячейной вставкой с ячейёй от 10 до 12 мм. Траления выполнялись круглосуточно по заранее намеченной сетке станций. Скорость траления изменялась в пределах от 2 до 4 узлов, продолжительность тралений составляла 30 мин. При выполнении каждого траления указывались точные координаты, глубина, а также время постановки и выборки трала, что позволяло рассчитать облавливаемую площадь, помимо этого регистрировалась скорость и курс траления, придонная температура, улов равношипого краба. Коэффициент уловистости трала принимался равным 0,75 (Родин и др., 1979; Долганов и др., 1989; Низяев и др., 2006).

Основная часть материала получена в ходе выполнения промышленного лова крабов и учётных ловушечных съёмов. Учётной станцией считался ряд ловушек в порядке, в которых был произведён учёт различных размерно-функциональных групп краба. В качестве орудий лова использовались ловушки двух типов:

а) конусовидные ловушки «японской» конструкции с одним верхним входом и ячейёй дели между узлами 50–70 мм (диаметр нижнего основания — 1,5 м, верхнего — 0,75 м, высота — 0,65 м), также использовались ловушки с мелкочаеистой делью (20 мм между узлами сетки);

б) прямоугольные ловушки «американской» конструкции с двумя боковыми входами и ячейёй дели между узлами от 55 до 60 мм (размеры сторон — 1,98 м, высота — 0,855 м).

Результаты ловушечного лова представлены в экземплярах на одну конусовидную ловушку. Для достижения единообразия и удобства представляемого материала уловы из ловушек двух конструкций были приведены к одному знаменателю (конусовидной) с учётом соотношения их эффективных площадей облова (прямоугольной — 16100 м², конусовидной — 3300 м²) (Михайлов и др., 2003; Мельник и др., 2014).

В качестве приманки в ловушках чаще всего использовалась свежемороженая сельдь, которая в измельчённом или рубленом виде помещалась в перфорированные пластмассовые банки или сетные мешочки, кроме того нередко использовались целые особи трески или минтая, которые подвешивались в ловушки на крючки в ловушках «американской» конструкции. Прямоугольные ловушки выставлялись порядками по 20–40 штук, прикреплялись к хребтине через каждые 185 м (0,1 морской мили). На судах, оснащённых конусовидными ловушками, порядок насчитывал от 100 до 250 ловушек с расстоянием между ловушками 15–20 м. Застой порядков колебался от 2 до 4 суток и составлял в среднем 2,5 суток.

Для проведения биологических анализов на ловушечных станциях в период выполнения съёмки, мониторинга и промыслового лова отбиралось не менее 100 крабов и весь улов — на траловых станциях. Каждая проба крабов бралась из нескольких последовательно идущих друг за другом ловушек. У большей части ловушечных сборов указывалось количество отобранных для анализа ловушек, а также точные координаты и глубина их постановки. Биологический анализ проводился по общепринятой на Дальнем

Востоке методике (Родин и др., 1979) с некоторыми дополнениями, касающихся травмированности, учёта паразитов, комменсалов, стадий репродуктивного цикла самок и др. Все измерения производились штангенциркулем. Биологический анализ включал:

1) определение пола (визуально по форме абдомена: у самцов он имеет выраженную симметричную треугольную форму, у самок — несимметричную овальную форму);

2) измерение ширины карапакса самцов и самок с точностью до 1 мм;

3) измерение высоты бóльшей клешни у самцов, расположенной преимущественно с правой стороны тела, с точностью до 0,1 мм;

4) взвешивание с точностью до 10–50 г на весах пружинного типа, при возможности использовались судовые морские электронные весы с демпферным устройством с точностью до 2–5 г («Marel 1100» (Исландия));

5) определение стадий личиночного цикла (сокращённо СЛЦ) у самцов и самок;

6) определение стадий репродуктивного цикла самок;

7) точное положение отсутствующих и регенерированных конечностей;

8) регистрация паразитов:

— по наличию эктосомы (или экстерны, представляющей собой объёмистый мешочек вытянутой фасолевидной формы и выполняющей функцию размножения паразита (Марченков, 2001)) под абдоменом краба или её корешка, отмечали заражённость особей корнеголовым ракообразным *Briarosaccus callosus* Boschma, 1930;

— при визуальном определении в полости тела крабов сгустков творожистой консистенции белого цвета, видимых через покровы тела, или наличие белёсых мышечных волокон отмечали по признакам, заражённых тканевыми паразитами *Thelohania* sp. (Sprague et al., 1992; Brown, Adamson,

2006) и *Ameson sp.* (Sprague et al., 1968; Vivares, Azevedo, 1988; Canning et al., 2002), принадлежащим к отряду Microsporidia:

9) проводился осмотр жаберной полости на предмет присутствия кладок рыб семейства Liparidae.

При описании состояния панциря наиболее часто употребляются термины межлиночная категория (Родин и др., 1979) и стадия линочного цикла (Низяев и др., 2006). В настоящей работе используется термин стадия линочного цикла, характеризующая изменение панциря крабов, произошедшего в период между двумя последовательными линьками (линочным циклом). Стадии линочного цикла определялись у крабов всех размерных групп, однако в силу сложности определения состояния панциря у мелкоразмерных крабов в анализе использовались данные только по промысловым самцам. Стадии линочного цикла у крабов в более ранних сборах определялись согласно руководству по изучению ракообразных с выделением 4 стадий. Позже крабов с твёрдым панцирем стали подразделять на три подстадии:

К 1 стадии линочного цикла относились линяющие особи с мягким панцирем, в ловушечных уловах крабы на этой стадии, как правило, отсутствовали;

Во 2 СЛЦ крабы имели тонкий и хрупкий панцирь, мероподиты не выдерживали массы тела, ткани мышц сильно обводнены, наполнение конечностей мясом минимальное;

3 ранняя СЛЦ — особи с новым панцирем, на когтях ходильных конечностей и клешнях царапин нет; известковые обрастания отсутствуют;

3 средняя СЛЦ — нижняя сторона тела с умеренным количеством хорошо видимых царапин, на когтях ходильных конечностей и клешне царапины хорошо заметны, известковые эпибионты могут присутствовать;

3 поздняя СЛЦ — когти ходильных конечностей и клешни исчерчены большим количеством царапин;

4 СЛЦ — особи с мягким карапаксом и панцирем ходильных ног, на панцире присутствуют тёмные чёрные пятна, характер и интенсивность обрастаний различны.

При описании нерестового состояния самок, в первые годы сбора материалов, исследователи часто ограничивались 4–5 стадиями и нередко вводили стадию «без икры», которая не имеет особого смысла, так как в неё входили крабы в различных состояниях, включая неполовозрелых особей. Самки, с подобными обозначениями в анализах, были разделены в соответствии с их размерами на неполовозрелых (менее 100 мм по ширине карапакса) и половозрелых (более 100 мм), у которых произошёл выпуск личинок. С накоплением материалов совершенствовалась методика определения стадий нерестового цикла (Низяев и др., 2006).

Стадии репродуктивного цикла самок определялись по состоянию наружных яиц и развитию внутренних гонад крабов. Различали следующие стадии цикла:

— «яйца оранжевые» (ЯО) — на плеоподах присутствует новые яйца оранжевого или желтоватого цвета без глазков эмбрионов (рис. 4 А);

— «яйца оранжевые с глазком» (ЯОГ) — на плеоподах присутствуют яйца, внутри которых видны малозаметные глазки эмбрионов (рис. 4 Б);

— «яйца глазчатые» (ЯГ) — на плеоподах присутствуют яйца с развитыми личинками, глазок эмбриона хорошо различим (рис. 4 В);

— «выпуск личинок» (ВЛ) — кратковременная стадия, на плеоподах имеются яйца с развитыми эмбрионами, а также оболочки лопнувших яиц, которые вместе с волосками плеопод образуют тёмно-зелёную массу (рис. 4 Г);

— «личинки выпущены» (ЛВ) — на плеоподах присутствует густая масса, образованная волосками плеопод и остатками оболочек яиц (рис. 4 Д);

— «межнерестовая стадия» (МС) — на плеоподах нет яиц, волоски плеопод жёлто-зелёного или зелёно-коричневого цвета, волоски могут быть как густые, так и редкие, внутренняя гонада развита (рис. 4 Е).

Кроме стадий репродуктивного цикла у самок регистрировались состояния, при которых они не могли дать потомства в текущем или последующих годах.

— «ювенильная самка» (ЮВ) — волоски плеопод жёлтого цвета, короткие; abdomen тесно прижат к телу (рис. 5 А);

— «яловая самка» (ЯЛ) — на плеоподах нет яиц, гонады полные и имеют белый цвет или вкрапления белого цвета (при определении яловости вскрывалась брюшная полость самки); у самок с подобными признаками начался процесс резорбции ооцитов (рис. 5 Б);

— «псевдояловая самка» (ПЯ) — половозрелая самка с недавно сменившимся панцирем, внутренняя гонада белая, с неразвитыми ооцитами, (при определении псевдояловости вскрывалась брюшная полость самки), abdomen чашеобразный, на плеоподах яйца отсутствует, либо её крайне мало, волоски плеопод жёлтого цвета; у псевдояловой самки по какой-либо причине осыпались икра/яйца, и она оказалась исключённой из процесса воспроизводства на следующий год (рис. 5 В);

— также регистрировались самки с неоплодотворёнными ооцитами (рис. 5 Г) или с погибшими эмбрионами (рис. 5 Д);

— инвазия корнеголовым ракообразным *B. callosus* — определялась по наличию эктосомы (экстерны) паразита (рис. 5 Е) или по зарубцевавшемуся от неё корешку.

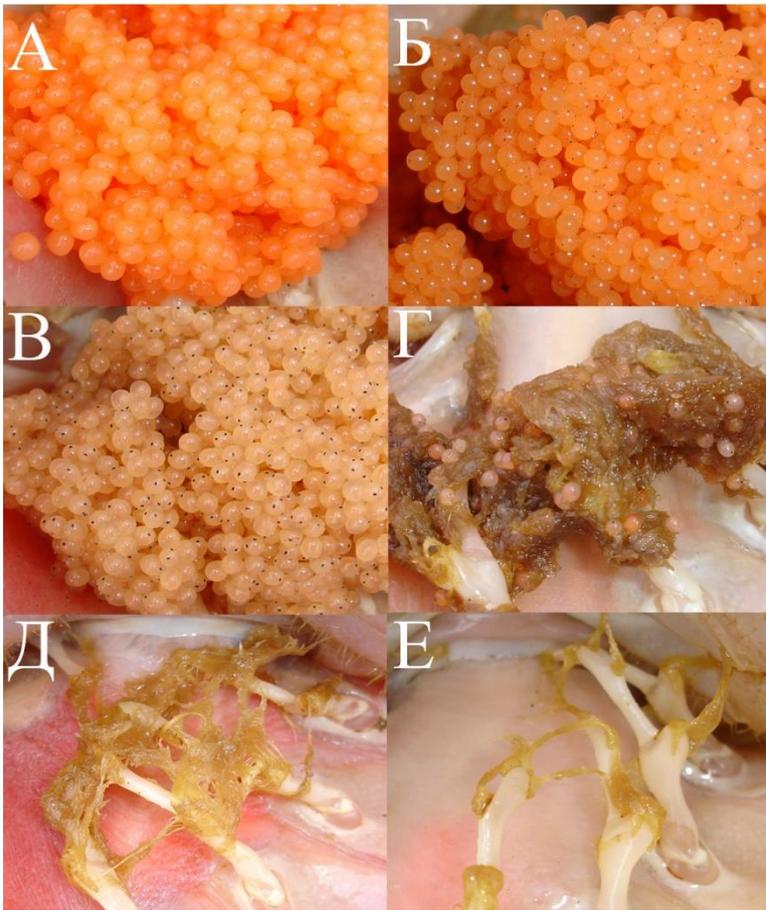


Рис. 4. Различные стадии нерестового цикла самок равношипного краба:
 А — яйца новые,
 Б — яйца с глазками,
 В — яйца с развитыми эмбрионами,
 Г — выпущена часть личинок,
 Д — все личинки выпущены,
 Е — межнерестовая стадия

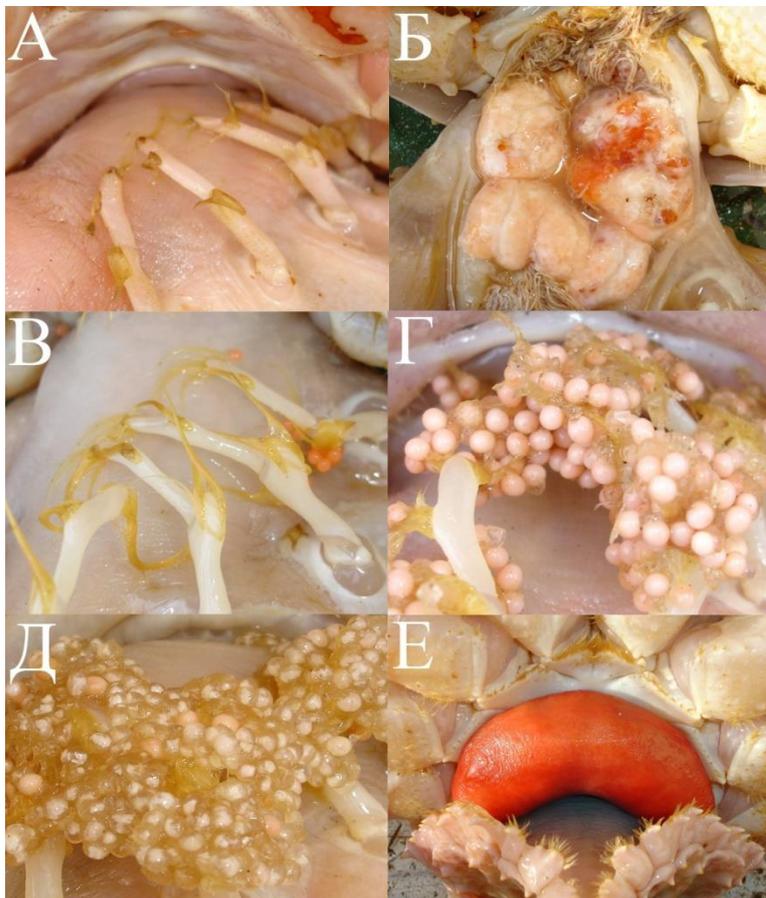


Рис. 5. Различные состояния самок, при которых они не давали потомства в текущем или последующих нерестовых циклах (в некоторых случаях — частично):
 А — неполовозрелая самка,
 Б — яловая самка (резорбция ооцитов),
 В — яйца осыпались,
 Г — часть ооцитов не оплодотворилась,
 Д — эмбрионы погибли,
 Е — инвазия корнеголового рака *B. callosus* (паразитическая кастрация)

Для выявления характера и протяжённости миграций крабов проводилось их мечение на нескольких участках исследуемого района. При выполнении мечения использовались номерные пластиковые метки, которые на первом этапе работ ставились в правую жаберную область карапакса, а позже — в мускульный тяж, соединяющий карапакс и abdomen, с помощью специального устройства для маркировки товаров. Метки, поставленные в карапакс, были «временными», закреплённые в мускульный тяж при смене крабом панциря — сохранялись. Общий объём выпущенных крабов с различными видами меток составил 8219 экз., повторно пойманных крабов с метками — 147 экз.

Методы обработки данных

В ходе проведения биологических анализов выявляли и учитывали крабов, имеющих внешние признаки заболеваний, вызванных инвазионными агентами. Вскрытие крабов и отбор проб для проведения гистологических исследований производилось в лаборатории НИС «Зодиак», сразу после их вылова. Патологоанатомическому вскрытию подлежали 327 крабов, из них для гистологических исследований отобрано 42 экз. Дальнейшая обработка проб выполнялась в ФГБНУ «КамчатНИРО» по общепринятым для этих работ методикам (Bell, Lightner, 1988; Austin, Austin, 1989; Bancroft et al., 1990; Holt et al., 1994).

При оценке внешнего облика крабов был использован метод, учитывающий аллометрию роста: он основан на изменении относительной скорости роста отдельных частей тела — до и после полового созревания.

Для определения реализованной плодовитости равношипного краба отобраны кладки яиц от 372 самок, собранные в типичных районах их обитания в 2007–2015 годах. Яйца отбиралась вместе с плеоподами. Для фиксации проб использовался 5% формалин, в некоторых случаях пробы замораживались. Перед взвешиванием в лабораторных условиях яйца

отделяли от плеопод и подсушивали на фильтровальной бумаге. Абсолютная реализованная плодовитость (АРП) определялась весовым методом (Иоганзен, 1955; Анохина, 1969; Спановская, Григораш, 1976), т.е. подсчитывалось количество яиц в небольшой навеске, с последующим пересчётом на всю массу кладки яиц. Массу яиц определяли на электронных балансировочных весах ELECTRONIC BALANSE ER-120 А, с точностью до 1 мг. Величина навески яиц в среднем составляла 1 г. Для определения размеров у части самок произвольно отбирали по 10 яиц, после чего определяли диаметр яиц в продольной и поперечной частях под биноклем с помощью окуляр-микрометра (с точностью до 0,1 мм). Для этих работ использовались замороженные пробы.

Материалом для исследования географической изменчивости морфологических признаков равношипного краба послужили сборы самцов из ловушечных уловов с пяти участков североохотоморского района: западного (101 экз.), центрального (312), восточного (201), северо-восточного (38), западно-камчатского (60). Все измерения крабов выполнялись автором, всего проанализировано 638 экз. самцов равношипного краба. Для изучения изменчивости морфологических признаков равношипного краба, заражённых корнеголовым ракообразным *B. callosus*, послужили измерения 780 крабов, не имеющих визуальных признаков инвазий и 158 заражённых паразитом.

Все измерения проводились автором по единой методике с точностью до 0,1 мм. Измеряли ширину карапакса (ШК — наибольшая ширина без учёта шипов), длину карапакса (ДК — от заднего края заглазничной выемки до середины заднего края карапакса), зоологическую длину карапакса (ЗД — от конца роострума до середины заднего края карапакса), измерялась высота абдомена (рис. 6). Измерение правой клешни включало четыре размера (рис. 7), ходильных конечностей — шесть размеров (рис. 8).

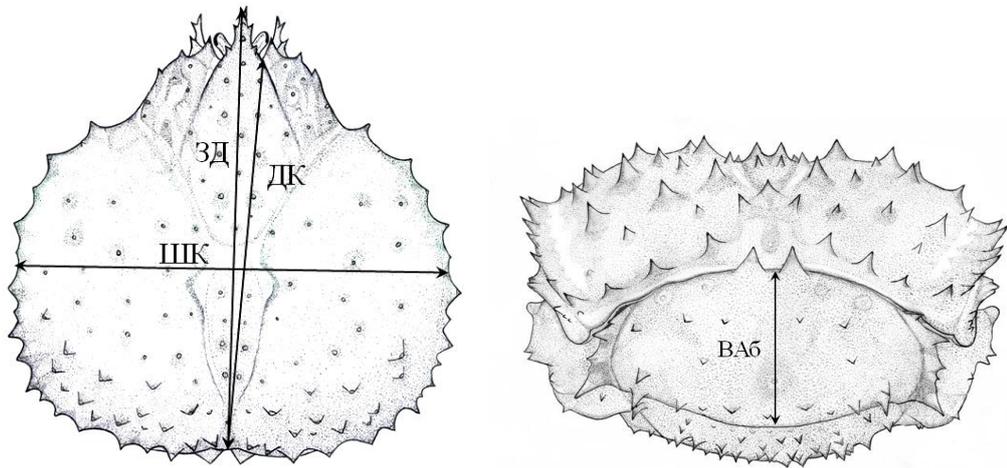


Рис. 6. Схема измерения карапакса и живота равношипого краба при морфометрическом анализе: ШК — ширина карапакса, ДК — длина карапакса, ЗД — зоологическая длина с рострумом, ВАб — высота живота

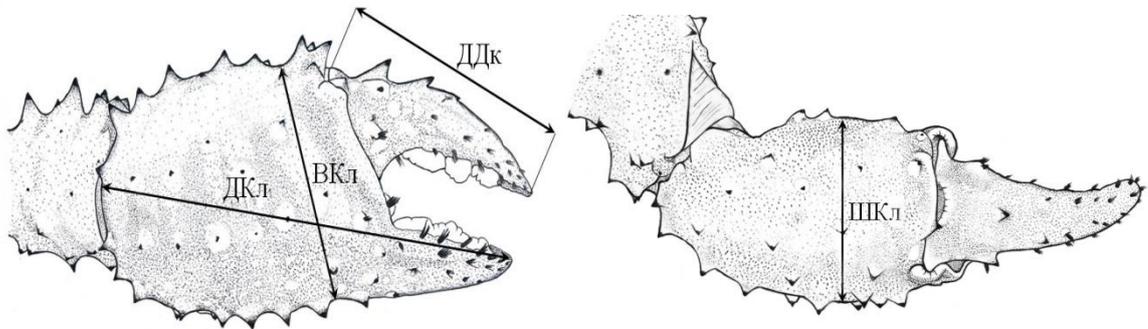


Рис. 7. Схема измерения клешни равношипого краба при морфометрическом анализе: ВКл — высота, ДКл — длина, ШКл — ширина, ДДк — длина дактилоподита

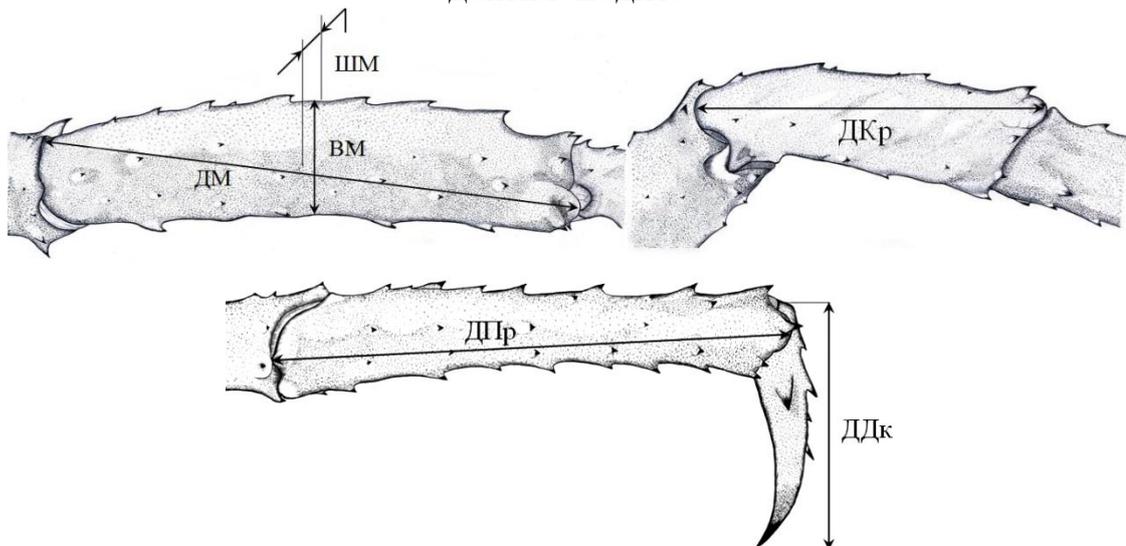


Рис. 8. Схема измерения ходильных конечностей равношипого краба при морфометрическом анализе: ДМ — длина мероподита (меруса), ВМ — высота мероподита (меруса), ШМ — ширина мероподита (меруса), ДКр — длина карпуса, ДПр — длина проподита, ДДк — длина дактилоподита

Крабы с регенерированными конечностями из анализа исключались. Для снижения влияния размеров особей на промеры их частей тела и в соответствии с методическими рекомендациями (Правдин, 1966; Андреев, Решетников, 1977) исходные значения признаков были пронормированы на ширину карапакса, полученные индексы переведены в проценты. Степень различия между исследованными выборками оценивалась при помощи обобщённого расстояния Махаланобиса D_M^2 , отражающего удалённость центроидов выборок друг от друга в многомерном пространстве канонических переменных. При подготовке данных к статистическому анализу была выполнена проверка на нормальность распределения при помощи критерия Жарка-Бера (Dong, Giles, 2004). Достоверность обнаруженных различий оценивалась по F-критерию.

Для определения прямого прироста крабов в естественных условиях применялось мечение, выполненное в 2009-2010 гг. Индивидуальные номерные метки ставились в мускульный тяж, соединяющий карапакс и абдомен, с помощью специального устройства для маркировки товаров. Метки ставились крабам разных размерно-функциональных групп, однако большинство повторно пойманных особей, у которых произошла смена панциря, были представлены крупноразмерными самцами. Вероятность линьки аппроксимировали уравнением логистической кривой:

$$p = \frac{1}{1 + e^{-(aW_C + b)}}$$

где W_C — ширина карапакса (мм), a , b — коэффициенты.

Материалом для исследования питания послужили желудки 30 крабов, собранных в ходе выполнения донной траловой съёмки в 2013 г. Обработка проб проводилась в соответствии с Методическим пособием по изучению питания рыб в естественных условиях (1974). Объёмное соотношение компонентов пищевого комка определялось визуально или взвешиванием крупных фрагментов. Под пищевыми объектами подразумевались съедобные части, относящиеся к конкретному таксону, под пищевыми компонентами —

съедобные части и несъедобные предметы (спикулы губок, песчинки и т.п.) согласно терминологии, предложенной Р.Н. Буруковским (2009). Идентификация таксономической принадлежности объектов питания проводилась в подавляющем большинстве случаев по их фрагментам (позвонкам, щетинкам и т.д.), за исключением копепод и фораминифер, которые встречались незначительно повреждёнными. При анализе данных и определении интенсивности питания крабов отдельными компонентами использовались показатели частоты встречаемости (ЧВ), частоты доминирования (ЧД), а также частный (ЧИН) и общий (ОИН) индексы наполнения желудков (ИНЖ). Средний ИНЖ рассчитывался с учётом пустых желудков. Частота встречаемости рассчитывалась как процент желудков, в которых была встречена данная жертва или данный компонент от числа всех исследованных желудков с пищей. Частота доминирования определялась, как частота встречаемости тех желудков, в которых один из компонентов пищевого кома составляет более половины его объёма (Тарвердиева, 1979, 1981; Буруковский, 2009).

Для оценки уровня травмированности крабов выполнен учёт особей с отсутствующими и регенерированными конечностями в общей сложности у 16818 экз. При определении темпов регенерации конечностей у перейопод 2–4 пар ходильных конечностей с точностью до 0,1 мм измеряли длину мероподита регенерированной (Дм) и симметрично расположенной нормально развитой конечности (ДМ). По частотному распределению величины отношения Дм/ДМ судили о количестве линек, необходимых для восстановления конечностей.

Для анализа пространственного распределения крабов использовали типичное выделение для крабоидов размерно-функциональные группы: непромысловые (менее 130 мм по ширине карапакса) и промысловые самцы, ювенильные и половозрелые самки (Низяев, 2005). Пространственное распределение инвазированных крабов корнеголовым раком *B. callosus* определялось отдельно для этой группы, так как отмечено, что подвергшиеся

инвазии крабы имеют другие предпочтения в пространственном распределении по сравнению со здоровыми особями (Sloan, 1985).

Для сравнения размерного состава в пределах исследуемого района выделены несколько участков, географическое расположение которых в большей степени обусловлено особенностями геоморфологии дна (рис. 9):

- 1) Район банки Кашеварова, расположенный между двумя прогибами — Старицким и каньоном, выходящим из впадины Дерюгина и до восточного склона банки 147°30' в.д.;
- 2) Район материкового склона, простирающийся южнее 57°00' с.ш. и восточнее 147°30' в.д. до желоба Лебеда и впадины ТИНРО (северо-восточная возвышенность);
- 3) Северо-восточный участок, севернее 57°00' с.ш. (северо-охотская впадина) до горла залива Шелихова, включая западнокамчатский склон.

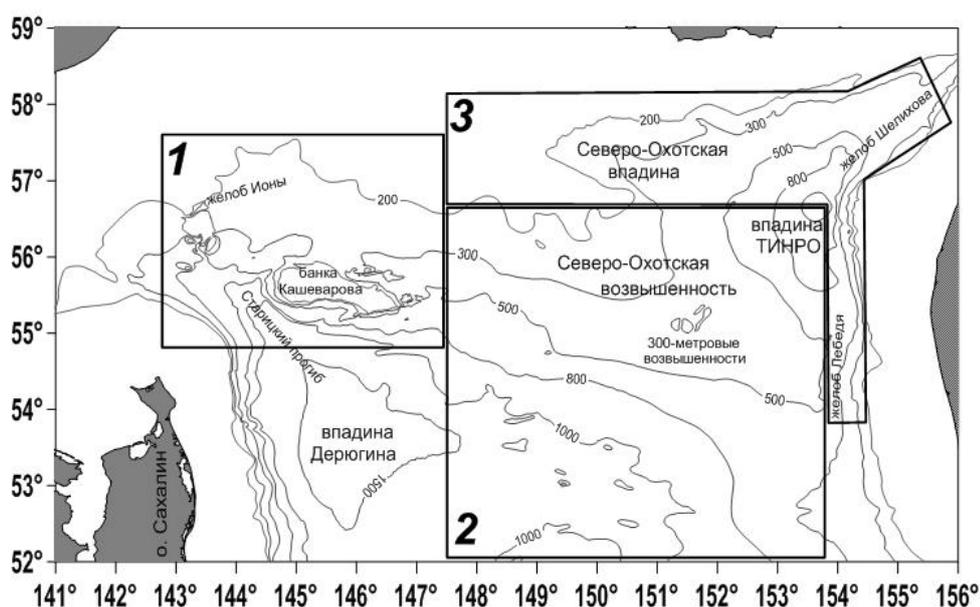


Рис. 9. Выделенные районы для сравнительного анализа размерного состава равношипного краба

Для анализа размерного состава равношипного краба из уловов крабовых ловушек база данных была обобщена по статистическим квадратам с протяжённостью стороны 30 морских миль.

Аквариальные наблюдения за поведением молоди равношипного краба выполнялись автором на НИС «Зодиак» в 2010 г. Для проведения работ на

судне был размещён аквариум объёмом 100 л в затемнённой части цеха, к которому подводилась забортная проточная вода. Для воссоздания части субстрата в аквариум были помещены несколько экземпляров губок, поднятых в местах отлова крабов. Наблюдения проводились над 9 экз. равношипого краба с размерами ширины карапакса от 10 до 42 мм.

При построении карт распределения признаков использовалась лицензионная программа *Surfer 15*, где применялся метод триангуляции с линейной интерполяцией (*triangulation with linear interpolation*). Статистический анализ морфометрических признаков, дискриминантный анализ, построение дендрограмм и диаграмм рассеяния выполнялись по алгоритмам модулей программных пакетов *Statistica 10* и *MS Excel 2010* в соответствии с методиками, рекомендованными в литературе (Урбах, 1964; Лакин, 1990; Плохинский, 1970; Рокицкий, 1973), а также в статистическом учебнике компании *Statsoft* (www.statsoft.ru) (Боровиков, Боровиков, 1998). Диаграммы рассеяния, отображающие зависимости уловов от глубин, сглаживались методом робастной локально-взвешенной регрессией (алгоритм LOWESS), которая устойчива к выбросам (Хардле, 1993).

Определение размера наступления половой зрелости самцов проводилось косвенным методом, для чего рассчитывалась ширина карапакса, при которой происходит переход на более высокий уровень аллометрии клешни по отношению к карапаксу, т.е. определяли «морфометрическую половую зрелость». Для этого была использована формула простой аллометрии: $y = bx^a$ (Hartnoll, 1974, 1978). По разбросу эмпирических данных выбирали участки до области пересечения линий регрессий и после неё, что следовало трактовать как 100% неполовозрелые и 100% половозрелые особи. Для этих участков находили коэффициенты регрессий, которые существенно различались по величине наклона $y = a + bx$. Общий объём выборки составил 4107 экз.

Размер массового (50%) созревания самок определяли путём аппроксимации S-образной логистической кривой эмпирических данных

встречаемости половозрелых особей в размерных классах, коэффициенты которой находились согласно уравнению Ферхюльста (Лакин, 1990):

$$P = \frac{100}{1+10^{(a+bWc)}},$$

где P — доля половозрелых самок, a и b — коэффициенты, W_C — ширина карапакса (мм). Объём выборки для составления уравнения логистической кривой для западного участка составил 3115 экз., для центрального — 6494 экз. Часть самок вскрывалась для визуального осмотра и измерения ширины гонад (285 экз.).

Относительная популяционная плодовитость (ОПП), под которой понималась средняя абсолютная плодовитость самок разного размера, вычисленная по относительной численности каждого размерного класса в пересчёте на одну «среднюю» самку (Никольский, 1974), определялась по формуле, предложенной В.Н. Иванковым (1974): $\bar{E} = \frac{\sum_{i=1}^n E_i N_i}{100}$,

где \bar{E} — относительная популяционная плодовитость, E_i — абсолютная плодовитость i -той размерной группы самок, N_i — доля самок в этой группе (%), $i = 1, n$ — соответственно первая и последняя размерные группы.

Для оценки параметров уравнения Бергаланфи использовали метод SLCA (*Shepherd's length composition analysis*) (Shepherd, 1987). Для восстановления кривой роста использовали данные о приросте и вероятности линьки (Клитин, 2003). Метод SLCA сравнивает наблюдаемое распределение с тестовой функцией вида:

$$T(i) = \frac{\sin(t_{max}-t_{min})}{t_{max}-t_{min}} \cos 2\pi(t_{dar} - t_s),$$

где t_{max} и t_{min} — возраст, рассчитанный по уравнению роста, соответствующий нижней и верхней границам разбиения размерного состава, i — номер размерного интервала, $t_{dar} = (t_{min} + t_{max})/2/t_s$ — доля годового цикла, в течение которой собирались данные. Поскольку материалы собирали с июля по август, приняли $t_s = 0,17$. Рост описывали уравнением Бергаланфи:

$$W_A = W_\infty (1 - e^{-K(A-t_0)}),$$

где W_A – ширина карапакса в возрасте A (мм), W_∞ – предельная ширина карапакса (мм), K, t_0 – параметры уравнения.

Процедуру восстановления кривой роста по данным о приросте и вероятности линьки осуществляли в соответствии с выражением:

$$W_{C_{A+1}} = p_A \Delta W_{C_A},$$

где ΔW_C – прирост за одну линьку (мм). По полученным данным также оценили параметры уравнения Бергаланфи.

Следует отметить, что площадь морского дна, занимаемая равношипным крабом, значительна, и в силу дискретности собранного материала (большая часть данных получена при добыче краба на промысловых судах) не вся площадь исследована равномерно. К примеру, данные по возврату крабов с метками поступали только с тех районов, где проводилась их добыча, что несколько ограничивает в анализе полученный материал.

Некоторые аспекты жизни краба в ходе настоящих исследований остались недоступными для изучения, для лучшего понимания процессов, происходящих у равношипного краба, недостающие сведения по биологии вида были восполнены из литературных источников.

Общий объём выполненных исследований и обработанного материала по равношипному крабу в северной части Охотского моря приведён в таблице 3.

Таблица 3. Общий объём обработанного материала по равношипному крабу

Методы исследований	Количество проанализированных экз.
Биологический анализ	288806
Мечение	8219
Аллометрический рост	4107
Размер 50% половой зрелости	9609
Патологоанатомические	327
Морфологический	1418
Плодовитость	372
Размер яиц	300
Питание	30
Травмированность	16818
Прирост карапакса (мечение)	11
SLCA (Shepherd's length compositon analysis)	111733

ГЛАВА 2. УСЛОВИЯ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ РАВНОШИПОГО КРАБА В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

Среда обитания равношипого краба — донные ландшафты Охотского моря, и, чтобы выяснить основные условия формирования его биотопа, следует рассмотреть весь комплекс физических и биологических факторов, а также их взаимодействие между собой. Для этого было проведено соответствующее литературное исследование и различные данные о факторах среды собраны воедино и рассмотрены с точки зрения того, как они влияют на пространственно-функциональную структуру, формирование численности поколений и жизненный цикл равношипого краба.

Общая характеристика и климатические условия

Охотское море расположено в северо-западной части Тихого океана и по своему географическому положению относится к типу окраинных морей. От Тихого океана оно отделено полуостровом Камчатка и цепью Курильских островов, сообщение с которым происходит через сеть глубоководных проливов. С Японским морем связь осуществляется через проливы Невельского и Лаперуза. Площадь поверхности Охотского моря составляет 1603,2 тыс. км², длина береговой линии 10,46 тыс. км, средняя глубина всего бассейна 821 м, наибольшая глубина — 3916 м, объём вод 1318 тыс. км². Наибольшая протяжённость моря с юго-запада на северо-восток составляет около 2,5 тыс. км, с востока на запад — около 1,5 тыс. км (Леонов, 1960; Фролов, 1971; Добровольский, Залогин, 1982).

Береговая линия Охотского моря имеет сложное очертание, особенно на юго-западе и северо-востоке моря, где находится несколько довольно больших открытых заливов. В северо-восточной части моря находится самый крупный залив Охотского моря — Шелихова. В северо-западной части моря

располагается Шантарский район, являющимся, по сути, также крупным заливом. На севере моря размещаются заливы Шельтинга, Забияка, Бабушкина и Тауйская губа. Вдоль остальной части береговой линии заливы небольшие или совсем отсутствуют.

В северо-западной части моря расположены Шантарские острова, к северу от о-ва Сахалин находится остров святого Ионы. Два небольших острова Спафарьева и Завьялова располагаются на севере моря в районе Тауйской губы. С юга Охотское море ограждено от Тихого океана цепью островов единого Курильского хребта. Глубоководными проливами Буссоль (2700 м) и Крузенштерна (1700 м) острова делятся на три блока: южный, средний и северный. Наиболее крупными островами Курильского архипелага являются Шумшу, Парамушир, Онекотан, Симушир, Уруп, Итуруп и Кунашир.

Охотское море расположено полностью в умеренных широтах северного полушария, однако ему свойственны многие особенности климата арктических морей, что связано с его географическим положением на границе Азиатского материка и Тихого океана. В результате климат северной части моря даже более суров, чем в Беринговом море.

Геоморфологическая структура дна

Большую часть северной половины моря занимает шельф, который преимущественно повторяет очертания береговой линии (рис. 10). На северо-востоке о-ва Сахалин ширина шельфа не превышает 70 км и резко увеличивается в районе одноимённого залива. К востоку от о-ва Сахалин уклон дна не превышает 4°, на глубине около 1600 м он постепенно переходит во впадину Дерюгина.

Североохотоморский шельф на всём своём протяжении — равнинный (около 1°), без каких-либо значительных понижений и возвышенностей, за исключением района острова святого Ионы и расположенной севернее его

банки, которые являются вершинами крупной субмеридиональной возвышенности (хребет Ионы). Между островом и банкой располагается одноимённый жёлоб с максимальной глубиной 550 м. Ширина североохотоморского шельфа в среднем составляет 180–200 км (Астахов и др., 1998). Переход от шельфа к материковому склону ясно не выражен, условная граница шельфа пролегает по изобате 200 м (Фёдоров, 1997).

Материковый склон представляет собой продолжение шельфа. Крутизна склона на севере не превышает 2° . Дно центральной части моря представляет собой систему нескольких поднятий и ложбин с резко меняющимися глубинами. В северо-восточной части моря расположена Северо-Охотская впадина, которая на юго-востоке переходит во впадину ТИНРО. Склон в районе впадины ТИНРО имеет крутизну $0,2\text{--}0,3^\circ$, а дно впадины слабо наклонено в сторону п-ова Камчатки и имеет максимальные глубины чуть более 1 км. В районе впадины ТИНРО ширина шельфа приблизительно одинакова на всём своём протяжении. В центральной части моря имеется хорошо выраженная складка шельфа — Северо-Охотская возвышенность, которая сопряжена с одноимённой впадиной и вытянута на 650 км в юго-восточном направлении к жёлобу Лебеда (Астахов и др., 1998).

Северо-восточнее м. Елизаветы острова Сахалин располагается вытянутое на 200 км поднятие дна — банка Кашеварова. На вершине банки в западной её части имеется достаточно протяжённое плато с глубинами 140–150 м длиной около 80 км, на котором располагаются несколько локальных возвышенностей. Над одной из таких возвышенностей минимальная глубина составляет 12 м. С западной и восточной сторон банки отмечаются каньоны, выходящие на юге во впадину Дерюгина: один из которых — каньон Старицкий, наиболее протяжённый. На северо-восточном склоне банки располагается локальная возвышенность с минимальной глубиной 168 м, а юго-восточнее её — впадина с максимальной глубиной 770 м. Склоны банки крутые за исключением северной части, где перепад глубин менее значительный.

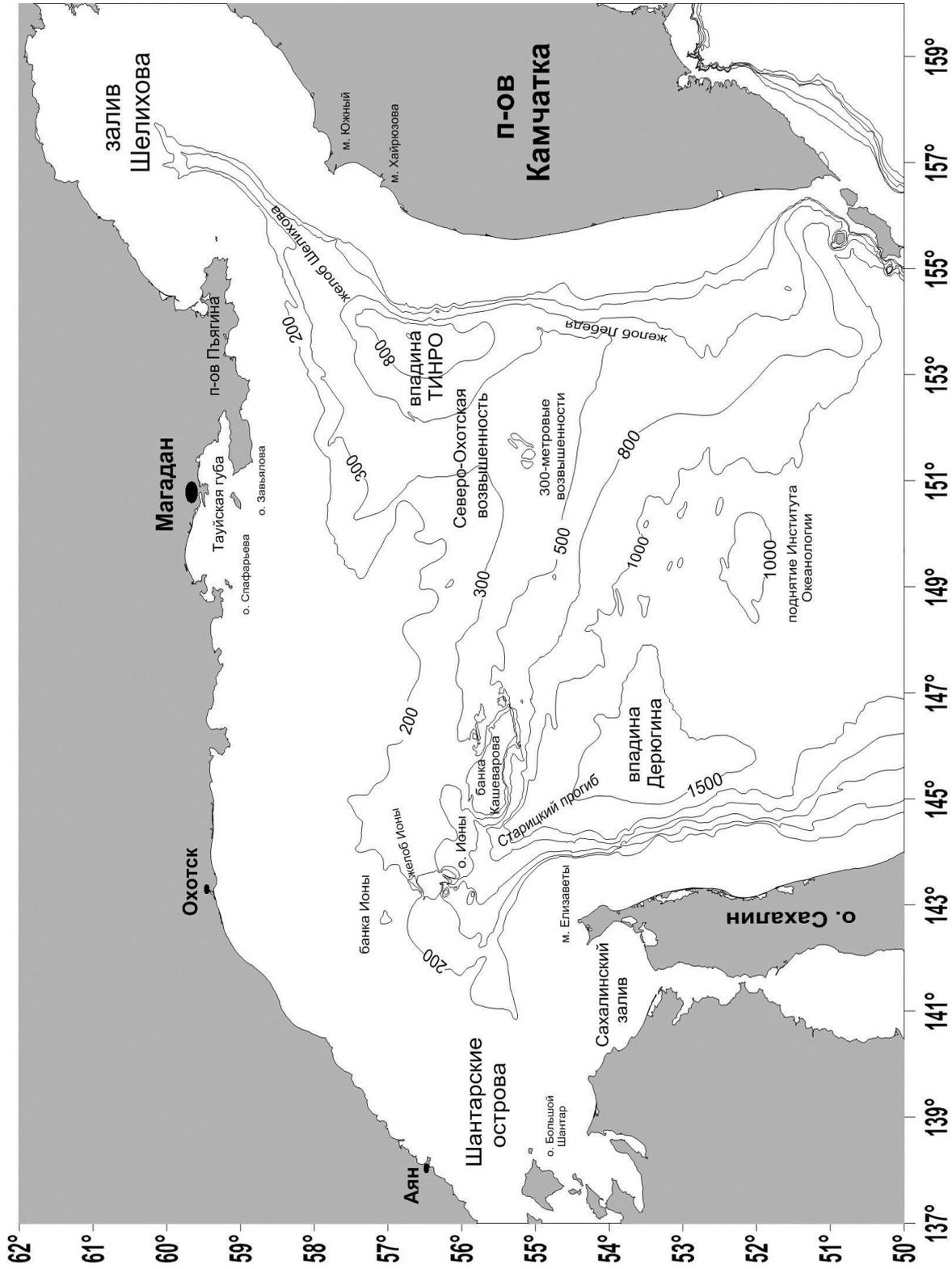


Рис. 10. Карта северной части Охотского моря, нанесены географические названия и изобаты: 200, 300, 500, 800, 1000 и 1500 м

В центральной части моря — между о. Сахалин, северным побережьем Охотского моря и п-вом Камчатка расположено Центрально-Охотское краевое плато. Площадка плато неровная, в пределах её границ выделяется впадина Дерюгина, возвышенности Института океанологии и Академии наук СССР, а также разделяющие эти возвышенности низменность. Курильская котловина занимает обширное пространство между Центрально-Охотским краевым плато и Большой Курильской грядой. Дно её предельно выровнено и располагается в среднем на глубине 3300 м (Астахов и др., 1998).

Широкий диапазон глубин, высокая широтная и зональная изменчивость донных ландшафтов определяют существование богатого видового разнообразия беспозвоночных и сложность их пространственного распределения.

Гидрологическая структура

Гидрологический режим Охотского моря в значительной мере формируется под влиянием процессов, связанных с водообменом между Тихим океаном, конвекцией и адвекцией, опосредованным воздействием атмосферы через поле массы и турбулентный теплообмен, поступлением в акваторию со стоком распреснённых вод и т.д.

В настоящее время общепринятой считается классификация водных масс Охотского моря, изложенная в работе К.В. Морошкина (1966). Согласно используемым в то время методам исследований им были выделены пять типов водных масс:

Поверхностные охотоморские воды не проникают глубже горизонта 40 м. Характеристики поверхностных вод сильно изменчивы, так как они формируются в зонах интенсивного тепло- и влагообмена моря. Кроме того, в особую группу выделяются прибрежные воды, подверженные влиянию материкового стока. В зависимости от модификации вод (весенней, летней и

осенней) для них характерна солёность 32,5‰ с температурой вод от $-1,8$ до $+18,0^{\circ}\text{C}$ и максимальное насыщение кислородом;

Охотоморская водная масса формируется осенне-зимней конвекцией и охватывает слой от 40 до 150 м. Представляет собой холодный промежуточный слой с температурами от $-1,8$ до 0°C , солёностью 32,7–33,8‰ и с содержанием кислорода 7,0–7,5 мл/л;

Промежуточная водная масса расположена между охотоморской и глубинной тихоокеанской водными массами на горизонтах от 100–150 до 400–700 м с температурой $+1,5^{\circ}\text{C}$ и солёностью 33,7‰. Содержание кислорода в этом слое с глубиной снижается до 1,2–1,5 мл/л;

Глубинная тихоокеанская водная масса расположена на горизонтах 600–1350 м, что значительно глубже, чем в океане. Это связано с трансформацией тихоокеанских вод в Курильских проливах при их взаимодействии с более холодными и менее солёными водами Охотского моря. Характеризуется температурами от $+1,8$ до $+2,4^{\circ}\text{C}$, солёностью 34,0–34,4‰, а также минимумом содержания кислорода (0,6–1,5 мл/л);

Водная масса Южной котловины расположена от горизонта 1350 м до дна моря. Характеризуется снижением водообмена с океаном, понижением температуры до $+1,8^{\circ}\text{C}$ при увеличении глубины и солёностью 34,7‰. Содержание кислорода у дна повышается до 2,0–2,3 мл/л.

Распределение водных масс у дна наглядно иллюстрирует распределение придонной температуры (рис. 11). Охотоморская водная масса занимает обширное пространство мелководья северо-западной и северной частей моря, простирается широкой полосой (до 40–50 миль) к востоку от Сахалина, располагается в желобе зал. Шелихова (на глубинах до 300–450 м) и местами к западу от центральной части Камчатки. В этих районах даже летом наблюдается придонная температура ниже $-1,5^{\circ}$, а местами $-1,8^{\circ}\text{C}$. Охотоморская водная масса занимает придонные горизонты, создавая всесезонный холодный слой вод. Обширную область с температурами у дна от $+2,0^{\circ}$ до $+2,5^{\circ}\text{C}$ занимает глубинная тихоокеанская водная масса.

Придонная температура промежуточной водной массы изменяется в зависимости от глубины в больших пределах — от $0-0,5^{\circ}$ до $+1,5-2,0^{\circ}\text{C}$.

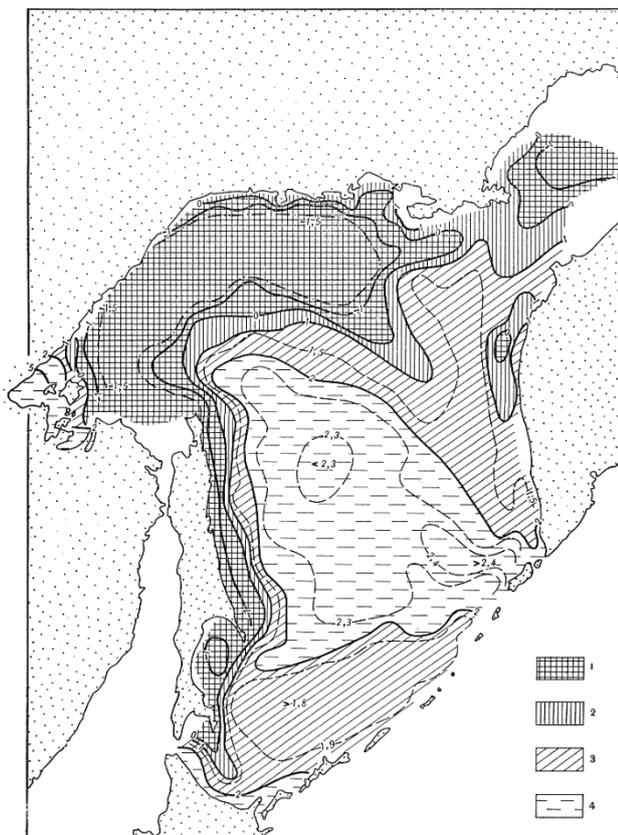


Рис. 11. Придонная температура ($^{\circ}\text{C}$) в Охотском море в летний период по данным многолетних наблюдений (Морошкин, 1966): 1 — ниже 0 ; 2 — от 0 до $+1$; 3 — от $+1$ до $+2$; 4 — выше $+2$

Температура поверхностных вод в летний период года (август) на акватории шельфа и материкового склона прогревается до $+11^{\circ}\text{C}$ и выше. В безлёдный период температура может повышаться до $+16,5^{\circ}\text{C}$ (Хен и др., 2002). Минимальные значения температуры в тёплый период года характерны для района Ямских островов (до $+3^{\circ}\text{C}$) и банки Кашеварова (до $+4^{\circ}\text{C}$) (Чернявский, 1984).

Зимой почти по всей акватории моря поверхностные слои охлаждаются до отрицательных температур $-1,8^{\circ}\text{C}$, при этом её большая часть покрывается льдами. Образование льда начинается в зал. Шелихова и в Шантарском районе — в октябре–ноябре с максимумом ледовитости в марте. Продолжительность ледового периода составляет почти 9 месяцев, толщина формируемого льда составляет более 1,5 м (Крындин, 1964).

В Охотском море преобладает циклоническое движение водных масс (Леонов, 1960; Морошкин, 1964, 1966; Чернявский, 1981). Структуру движения вод в зависимости от пространственно-временных характеристик его элементов можно представить в виде системы макро- и мезоциркуляций (Чернявский, 1981; Чернявский и др., 1993).

Макроциркуляционная система Охотского моря прослеживается в виде крупномасштабного круговорота, состоящего из широких от 30 до 80 миль вдольбереговых течений: Западно-Камчатского, Пенжинского, Ямского, Северо-Охотского, Восточно-Сахалинского и замыкающего круговорот на юге моря Северо-Восточного течения (Чернявский, 1981) (рис. 12).

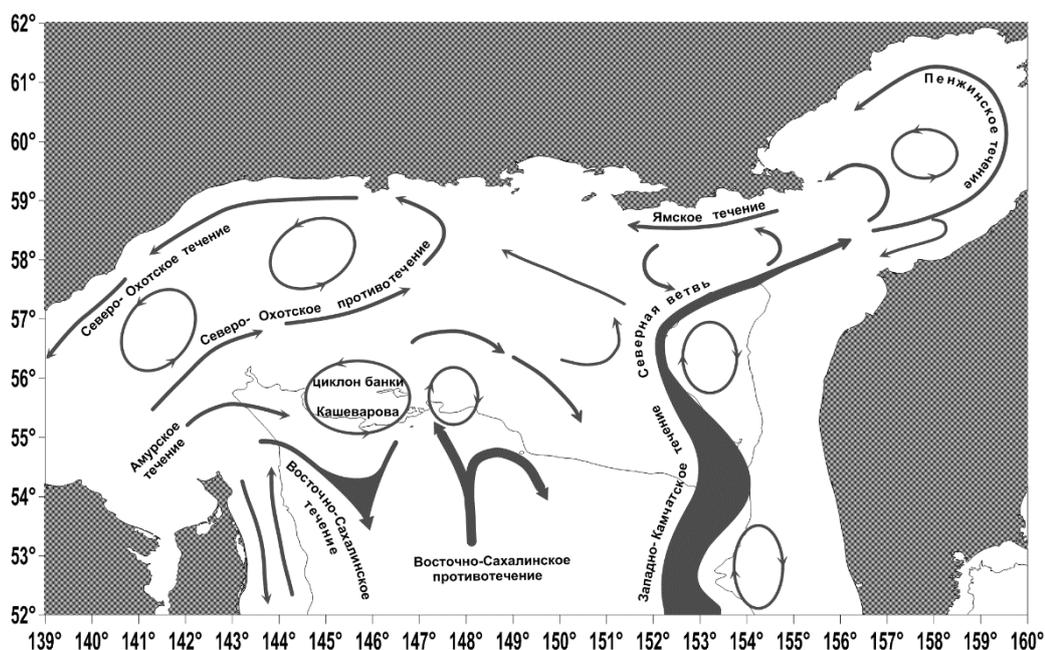


Рис. 12. Схема общей циркуляции вод поверхностных течений северной части Охотского моря в сентябре 2000 г. (по Хен и др., 2002). Тонкой линией изображена изобата 500 м.

В макроциркуляционную систему входит Срединное течение, которое образуется в результате расхождения Западно-Камчатского течения при натекании его на Северо-Охотскую возвышенность, и Северо-Охотское противотечение (Чернявский, 1981). В холодные годы (например, 2000 г.) Срединное течение отсутствует, а на его месте отмечается антициклонический меандр, сформированный на восточной периферии

северного течения. По своему положению он близок Восточно-Сахалинскому противотечению и играет важную роль в притоке трансформированных тихоокеанских вод в северо-западную часть Охотского моря (Хен и др., 2002).

В результате, в системе макроциркуляции вод Охотского моря формируется три относительно крупных циклонических круговорота, отдельные звенья которых являются элементами крупномасштабного круговорота. В пределах макроциркуляционной системы выделяется большое количество круговоротов диаметром до 200 км, которые формируются под влиянием рельефа дна, конфигурации берегов и противоположно направленных потоков (Чернявский, 1981).

С учётом выраженности и устойчивости выделяются следующие круговороты: антициклонические — у юго-западного побережья Камчатки, над впадиной ТИНРО, в районе о. Ионы и над Южной котловиной; циклонические — к востоку от о. Сахалин, над банкой Кашеварова, в районе разделения Западно-Камчатского течения на Срединное течение и Северную ветвь, Аянский, Охотский, Лисянский круговороты в горле и в глубине зал. Шелихова.

В центральной части моря скорости течений меньше, чем у берегов и, как правило, не превышают 5 см/с. В северной части моря непериодические течения наиболее интенсивны у западного побережья п-ова Камчатки (15 см/с) и восточных берегов о. Сахалин (12–15 см/с) (Лучин, 1998).

Принципиальный характер крупномасштабной циркуляции вод с глубиной не меняется, чему способствует рельеф дна, оказывающий существенное влияние на направление течений (Морошкин, 1966; Лучин, 1998; Favorite, Dodiemead, Nasu, 1976).

Горизонтальные скорости течений незначительно уменьшаются с увеличением глубин. Согласно исследованиям К.В. Морошкина (1966), в северном районе центральной части Охотского моря (к югу от 55° с.ш.) преобладает зона поднятия вод. Порядок вертикальных скоростей в зонах

подъёма и опускания вод составляет 10^{-4} – 10^{-3} см/с между горизонтами 300 и 500 м.

Циклонические круговороты характеризуются подъёмом вод и увеличением концентраций биогенных элементов в эвфотическом слое, способствующих развитию фитопланктона. В антициклонических круговоротах напротив — происходит заглупление органических форм биогенных элементов в нижние горизонты, что должно способствовать развитию гетеротрофов (Грузевич и др., 1997).

Биогенные элементы и планктон

Высокая динамика вод Охотского моря хорошо соотносится с богатством биогенных элементов: азота, фосфора, кремния – важнейших компонентов круговорота органического вещества.

В вертикальном распределении биогенных элементов существует определённая закономерность увеличения их концентраций с глубиной (Лучин и др., 1993; Налетова и др., 1997).

Благодаря чёткой стратификации вод в период летне-осенней стабилизации верхний продуцирующий слой отделяется от богатых биогенными элементами глубинных вод холодным промежуточным слоем, и поступление их в деятельный слой наблюдается только в местах апвеллингов, активного перемешивания вод и с пресноводным стоком (Чернявский, 1970б). В итоге высокие концентрации биогенных элементов создаются в области шельфа, в районе входа в зал. Шелихова, о. Ионы и банки Кашеварова.

Создание первичного органического вещества с использованием солнечной энергии путём фотосинтеза осуществляется в морях и океанах главным образом фитопланктоном. Начало развития фитопланктона в северной части моря непосредственно связано со вскрытием льдов и проникновением солнечного света в толщу воды. Во многих местах при

таянии льда создаётся эффект ледовой кромки, который чрезвычайно важен для потребления фитопланктоном накопленного за зимний период большого запаса биогенных элементов (Шунтов, 2001). Концентрации хлорофилла в подобных местах могут достигать 10–14 мкг/л (Мордасова, Метревели, 1997).

В развитии фитопланктона, среди которых доминируют диатомеи (Михайлов, 1990), наблюдается только один пик его цветения, свидетельствующий о весьма суровом температурном режиме Охотского моря (Ушаков, 1953; Зенкевич, 1963).

Области высокой биомассы фитопланктона хорошо согласуются с особенностями циркуляции водных масс Охотского моря и содержанием биогенных элементов в поверхностных слоях. Так, весной средняя биомасса сетного фитопланктона составляет в прибрежье 902 мг/м³, в надшельфовом сообществе — 849, в открытых водах — 915, в районе банки Кашеварова — 16800, а между Шантарским и Ионским районами — 21640 мг/м³. К концу лета развитие клеток начинает затухать и биомасса сетного фитопланктона, особенно в надшельфовых сообществах, снижается многократно (Горбатенко, 1997).

Однако в районах с интенсивным сбросом пресных вод и в районах апвеллингов высокие биомассы фитопланктона встречаются регулярно. К примеру, концентрация хлорофилла в августе над банкой Кашеварова может достигать величины 8–9 мкг/л чему способствует постоянный вынос вод богатых биогенными элементами в этом районе (Смирнова, 1959; Карпушин и др., 1997; Мордасова, Метревели, 1997).

В летние месяцы, когда истощаются весенние запасы биогенных элементов, создание первичной продукции происходит также за счёт их рециклинга (Агатова, Лапина, 1996, 1997; Аржанова, Забуревич, 1997а,б; Налетова и др., 1997).

В отдельных случаях на её долю может приходиться до 70–80% первичной продукции (Шунтов, Дулепова, 1997). Благодаря вовлечению

продуктов деструкции органического вещества весь период фотосинтеза значительно продлевается.

Вслед за увеличением роста численности фитопланктона следует пик развития зоопланктона. В Охотском море выделяется три сообщества зоопланктона: неритическое (прибрежное), надшельфовое и океаническое (открытых вод) (Горбатенко, 1997).

Основу биомассы неритической зоны зоопланктона составляют планктеры среднего и крупного размеров (*Pseudocalanus elegans*, *Thysanoessa raschii*, *P. minutus*, *Calanus glacialis*), в весенне-летний период важным компонентом прибрежного сообщества становится меропланктон (личинки Polychaeta, Decapoda, Bivalvia и т.д.) (Лубны-Герцык, 1959; Макаров, 1969; Кун, 1975; Горбатенко, 1997). Слагающие основу биомассы виды неритической зоны доминируют и в надшельфовом сообществе, в открытых водах — начинают фигурировать и океанические виды: *Thysanoessa longipes*, *Neocalanus plumchrus*, *Metridia ochotensis* и т.д.

Общая биомасса зоопланктона в эпипелагиали Охотского моря оценивается в 325–410 млн т летом и 250–325 млн т осенью, а с учётом поправочных коэффициентов на вертикальное распределение планктона запас увеличивается до 530–650 млн т и 347–500 млн т соответственно (Шунтов 2001; Дулепова, 2002).

Одной из важных гидрологических структур, лежащих в основе формирования высокой продуктивности северной половины Охотского моря, — циклонический круговорот вокруг банки Кашеварова, вызывающий локальный подъём вод с разрежением ледового покрова в зимний период (Ковшов, Синюрин, 1982; Кузьмина, Складов, 1984; Карпушин и др., 1997; Лучин и др., 1998; Жигалов, 2005; Alfultis, Martin, 1987; Martin et al., 2004). Так, толща вод в этом районе отличается значительной однородностью характеристик по вертикали (Akiba et al., 1959; Kitani, Shimazaki, 1971; Kitani, 1973), а гидрологические особенности вод над банкой поддерживаются приливным перемешиванием и апвеллингом вод с промежуточных

горизонтов (Жигалов, Матвеев 1992; Чернявский, 1992; Alfultis, Martin, 1987).

Согласно исследованиям М.А. Карпушина с соавторами (1996, 1997), аномальное распределение гидрохимических характеристик над банкой Кашеварова складывается под влиянием антициклонического вихря Тейлора-Хогга (очень малого радиуса) и циклонического вихря — сателлита значительно ббльших размеров. По их данным, особенности циркуляции вод приводят здесь к интенсивному подъёму вод с подповерхностных горизонтов, которые отличаются высоким содержанием биогенных элементов.

Однородная структура вод над банкой Кашеварова получается в результате суммарного воздействия на толщу вод приливных и непериодических течений. В районе банки происходит смешение поверхностных вод, холодных придонных вод и тёплых промежуточных вод глубоководной части моря. Уплотнение, происходящее при их смешении, приводит к понижению уровня моря над банкой и развитию циклонической циркуляции (Рогачев, Косолапкина, 1995; Rogachev et al., 2000).

Особенности рельефа дна приводят к образованию циклонических и антициклонических круговоротов на фоне общего движения вод, в результате здесь образуются максимальные концентрации фито-, зоопланктона и зообентоса (Маркина, Чернявский, 1984).

Донные осадки

Распределение осадочного материала, поступающего и формирующегося в Охотское море, в большей степени сопряжено с морфологией дна, глубинами моря и регулируется волновыми процессами, системой постоянных и приливо-отливных течений.

Основную роль в формировании донных отложений играет биогенное осадконакопление. Часть осадочного материала поступает со стороны суши с

речным стоком и, в меньшей степени, в растворённом виде или в виде взвеси с океаническими или глубинными течениями. В меньшей степени осадочный материал поступает в море в результате действия волновой и ледовой абразии. Ещё одним важным источником осадконакопления Охотского моря — деятельность вулканов п-ова Камчатки, Курильских островов, о-ва Хоккайдо (Безруков, 1960).

Вдоль прибрежной зоны моря простирается пояс песчаных отложений, который у северо-восточного Сахалина, в северо-западной части моря, а также в зал. Шелихова сменяется участками с преобладанием валунно-гравийно-галечных отложений (рис. 13). После песчаных отложений по направлению вглубь моря следует пояс алевритов, который сменяется алевритово-глинистыми диатомовыми илами. В глубоководной части моря залегают глинистые диатомовые илы.

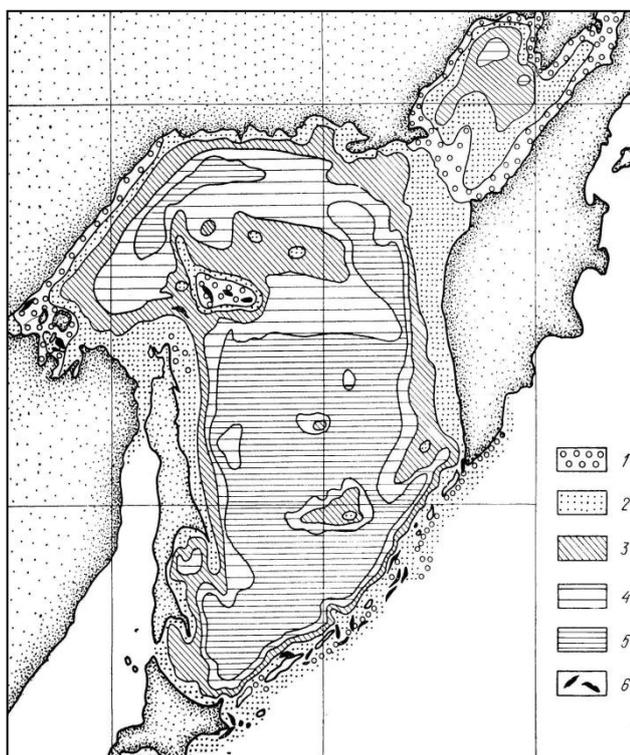


Рис. 13. Донные осадки Охотского моря (по Безрукову, 1960): 1 — валунно-гравийно-галечные, 2 — пески, 3 — алевриты, 4 — алевритово-глинистые диатомовые илы, 5 — глинистые диатомовые илы, 6 — выходы коренных пород

Наличие в северо-западной части моря подводной возвышенности — банки Кашеварова и системы постоянных и приливно-отливных течений приводят к формированию вокруг неё зонального распределения грунтов в такой же последовательности, как и от береговой линии по направлению вглубь моря. В результате значительную часть района, расположенного северо-восточнее банки Кашеварова, занимает пояс жёстких грунтов (крупных алевритов).

Участки обнажённого дна с выходами коренных пород, т.е. лишённых современных осадков, встречаются в Охотском море довольно широко. Сохранение на дне реликтовых форм рельефа субаэрального и субаквального происхождения связано с интенсивной деятельностью постоянных и периодических морских придонных течений, препятствующих осадконакоплению. Такие участки дна отмечаются в районе банки Кашеварова на глубинах до 250 м, возвышенности Лебеда, в районе Южной Камчатки на глубинах до 200 м, в горле залива Шелихова на глубинах около 300 м, а также во многих Курильских проливах на разнообразных глубинах (Безруков, 1960).

Отчётливо выраженная вертикальная зональность распределения грунтов в Охотском море, с повторяющимся распределением в центре моря обязано нахождению здесь банки Кашеварова, а также повышенной гидродинамике. Богатство бентофагов и некрофагов Охотского моря обусловлено отчасти наличием высокопродуктивного района в центральной части моря.

Бентос

Донная фауна североохотоморского шельфа и материкового склона весьма разнообразна и насчитывает более 600 видов макрозообентоса (Павлючков, 1987), однако основу биомассы формирует ограниченное количество групп.

Наиболее высокие показатели биомассы приходятся на прибрежное мелководье, где на галечно-каменистых грунтах развитие получает фауна обрастаний (неподвижные сестонофаги). Максимальные величины биомассы зарегистрированы у п-овов Кони 3000 г/м^2 (Савилов, 1961) и Пьягина 3500 г/м^2 (Павлючков, 1987).

Сильные прибрежные течения, хорошая аэрация придонных слоёв воды, а также обильный вынос сестона создают благоприятные условия для развития многочисленных видов губок, гидроидов, балянусов и мшанок. У прилегающих к заливу Шелихова берегов Камчатки фауна обрастаний, представленная такими видами как *Balanus evermani* и Stylasteridae, опускается на глубину 400–500 м (Савилов, 1957).

С увеличением глубины и снижением интенсивности течений, где осадконакопление начинает превалировать над переносом органики, преобладающим типом донных осадков становятся крупные алевриты и алевритово-глинистые илы. Здесь, на значительных площадях шельфа существенное развитие получают различные виды Bivalvia (*Ciliatocardium ciliatum*, *Serripes groenlandicus*, *Liocyta fluctuosa* и др.), сменяющиеся собирающими детритофагами (*Macoma calcarea*, *Megayoldia thraciaeformis*, *Yoldia limatula*, *Nuculana pernula* и др.) (Савилов, 1961; Павлючков, 1987; Фёдоров, 1997).

При усилении заиленности грунта доминирующими формами фаунистических группировок становятся мелкие двустворчатые моллюски, офиуры, полихеты (Савилов, 1961; Фёдоров, 1997) (рис. 14).

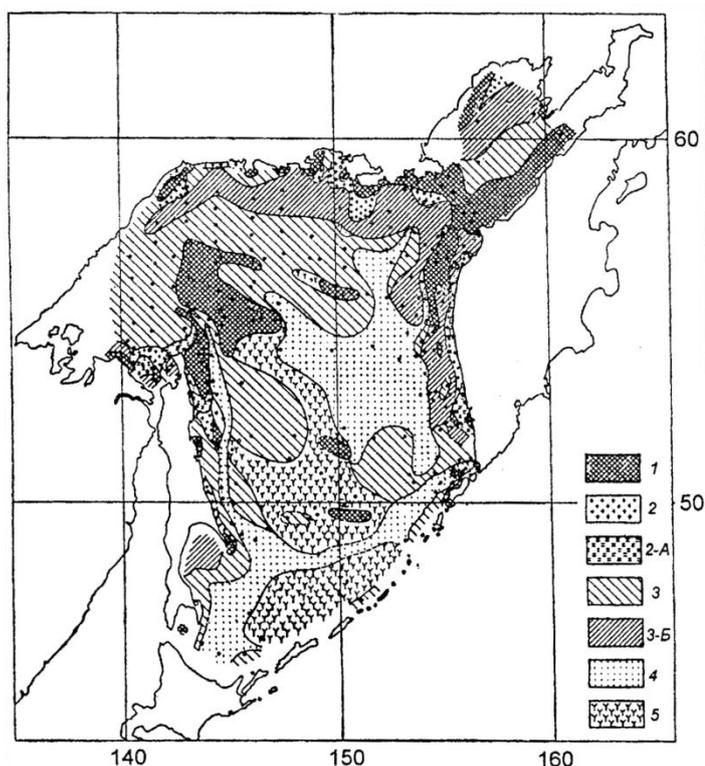


Рис. 14. Распределение донных трофических зон в Охотском море (Савилов, 1961): 1 — зона подавляющего развития неподвижных сестонофагов жёсткого субстрата (*Spongia*, *Hydroidea*, *Alcyonaria*, *Bryozoa*, *Cirripedia*, *Brachiopoda*, *Ascidia*); 2 — зона преобладающего развития подвижных сестонофагов рыхлого субстрата (*Cardiidae*, *Astartidae*, *Mactridae*, *Veneridae*, *Ampeliscidae*, *Echinarachnius*); 2-A — подзона преобладающего развития плоских ежей (*Echinarachnius parma*); 3 — зона преобладающего развития собирающих детрит форм (*Tellinidae*, *Nuculidae*, *Ledidae*, *Terebellidae*, *Ampharetidae*, *Ophiura sp.sp.*); 3-Б — зона преобладающего развития собирающих детрит *Bivalvia* (*Macoma calcarea*, *Yoldia thraciaeformis*, *Y. limatula*, *Leda sp.sp.*, *Nucula sp.sp.*); 4 — зона преобладающего развития заглатывающих грунт форм (*Maldanidae*, *Capitellidae*, *Brisaster*, *Stenodiscus*, *Molpadiidae*); 5 — зона преобладающего развития неподвижных сестонофагов рыхлого субстрата (*Pavonaria*, *Umbellula*, *Radicipes*, *Crinoidea*, *Potamilla symbiotica* и др. *Sabellidae*, *Culeolus*, *Lamellisabella zachsi*)

Вдали от прибрежного мелководья на внешней кромке шельфа и верхней части материковой отмели неподвижные сестонофаги появляются вновь. Вокруг острова Ионы на галечно-каменистых грунтах руководящую роль в фаунистических группировках получают многочисленные виды губок, гидроиды и мшанки с общей биомассой 694 г/м². Среди развитой фауны

обрастателей между островом Ионы и банкой Кашеварова встречаются крупные иглокожие (*Strongylocentrotus droebachiensis*, *Ophiopholis aculeata*), моллюски (Nudibranchiata, *Nucula*, *Gastropoda*), полихеты (*Oweniidae*, *Nereis*, *Onuphis*, *Polynoinae*, *Sabellidae*), ракообразные и множество видов креветок. Особенно мощное развитие фауна обрастаний получает на грубообломочных, с выходом коренных пород, грунтах банки Кашеварова. Как и в заливе Шелихова, здесь появляются усонogie раки (*B. evermani*) и колонии *Stylasteridae*. Общие показатели биомассы бентоса в этом районе составляют более 1000 г/м² (Савилов, 1957).

На крутых склонах впадины Дерюгина и Старицкого прогиба фауна неподвижных сестонофагов продолжает доминировать над другими группами животных, значительно обедняясь, опускается на глубину более 1000 м. От обширной области вокруг острова Ионы и банки Кашеварова фауна обрастаний распространяется неширокой полосой вдоль слабовыраженного материкового склона на восток — вплоть до западного склона впадины ТИНРО. С появлением более мелких форм и существенно уменьшаясь в количественном отношении, фауна обрастаний продолжает сохранять видовое разнообразие на необычных для неё рыхлых песчано-илистых грунтах. Помимо неподвижных сестонофагов существенное развитие получают иглокожие (в массе *Ophiura sarsi* и др.), гастроподы (*Buccinum*, *Neptunea* и др.), двустворчатые моллюски (*Leda*, *Masoma* и др.) и полихеты (*Maldanidae* и др.) (Савилов, 1961).

Наиболее низкие показатели биомассы бентоса свойственны глубоководным районам: впадине Дерюгина (менее 10 г/м²) и району от жёлоба Лебеда (около 20 г/м²) до впадины ТИНРО (110 г/м²). Преобладающее развитие на мягких диатомовых илах получают питающиеся грунтом крупные иглокожие (*Brisaster latifrons*, *Stenodiscus crispatus*, *Trochostoma* и др.) и некоторые виды полихет (Савилов, 1957).

В формировании общей биомассы макробентоса играют высококалорийные и ценные для ракообразных в кормовом отношении

объекты: моллюски — 26,1%, иглокожие — 22,4% и полихеты — 10,4%, суммарная доля которых от общей биомассы бентоса составляет около 60% (Павлючков, 1987).

Распределение рыб и хищники

Равношипый краб по питанию — бентофаг и некрофаг, и основу его кормовой базы составляют бентосные организмы, а также погибшие в толще воды и попавшие на дно рыбы, поэтому их распределение также важно при анализе распределения этого вида.

В середине прошлого века ихтиофауна Охотского моря насчитывала 270 видов рыб (Шмидт, 1950) и по мере проведения исследований количество описанных таксонов постепенно увеличивалось. Так, к примеру, спустя полвека после выхода обобщающей работы П.Ю. Шмидта (1950) по ихтиофауне Охотского моря, только у побережья Камчатки было зарегистрировано 505 видов рыб (Шейко, Фёдоров, 2000), а ихтиоценоз всего моря в настоящее время, по предварительным оценкам, насчитывает около 600 морских видов рыб (Фёдоров и др., 2003).

По современным данным, донные шельфовые ихтиоцены северной части Охотского моря представлены приблизительно 160 видами из 18 семейств (Борец, 1997). Основу фауны образуют представители 7 семейств: Stichaeidae (16), Zoarcidae (34), Cottidae (32), Agonidae (12), Cyclopteridae (12), Liparidae (15), Pleuronectidae (12). При этом наиболее подробные исследования видового состава холодной северо-западной части моря были произведены около 30 лет назад (Борец, 1990).

Наибольшую численность и биомассу в Охотском море составляют промысловые виды — минтай *Theragra chalcogramma* (Pallas, 1814) и тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii pallasii* Valenciennes, 1847 (Шунтов, Бочаров, 2003).

Минтай в Охотском море встречается повсеместно. Для него характерен зимне-весенний нерест, который в большинстве районов происходит над материковым склоном. Крупнейшие нерестилища минтая располагаются на шельфе западной Камчатки (53–56° с.ш.) и в североцентральной части моря (возвышенность Лебедя). Зимовальные скопления половозрелого минтая в восточной части моря сосредоточены преимущественно от банки Лебедя до одноимённого желоба, а севернее 54° с.ш. скопления в основном состоят из неполовозрелых особей. Минтай, нерестящийся в североцентральной части Охотского моря, зимует на прилегающем материковом склоне от впадины Дерюгина до желоба Лебедя, в водных массах западной ветви Западно-Камчатского течения. Добыча минтая в период с 1978 по 1996 гг. в среднем составляла 1375 тыс. т в год, в последующие годы уловы этой важнейшей промысловой рыбы значительно снизились (Фадеев, 2005). Затем наблюдался рост уловов до 2010 г. включительно, когда ОДУ составил около 1 млн т (Зверькова, 2015). В последние годы промысловый запас минтая северной части Охотского моря находится на относительно высоком уровне (Смирнов и др., 2019).

Тихоокеанская сельдь в северной половине моря формирует два наиболее крупных стада — охотское и гижигинско-камчатское. Ареал первого стада занимает всю северо-западную, второго — северо-восточную части моря. В период нагула охотская сельдь распространяется на акватории между о. Ионы и п-вом Кони, гижигинско-камчатская сельдь нагуливается в заливе Шелихова и прилегающих к нему участках. Нерестилища сельди расположены практически вдоль всего побережья моря. Промысел сельди в северной части Охотского моря начал интенсивно развиваться с середины 50-х годов прошлого века и достиг своего максимума в конце 60-х годов, когда добывалось более 350 тыс. т в год (Фадеев, 2005). Состояние запасов охотской и гижигинско-камчаткой сельди в последние годы относительно стабильное, суммарный их вылов в 2013-2014 гг. достигал 290-320 тыс. т (Антонов и др., 2016).

В обогащении донного биоценоза аллохтонной органикой помимо естественной смертности рыб немаловажную роль играют отходы рыбной промышленности. Практически вся выловленная сельдь идёт на изготовление мороженой продукции, поэтому отходы при её производстве незначительны, что нельзя сказать о минтае, вылов которого подвергается глубокой переработке с изготовлением продукции из обезглавленного минтая, филе, икры и т.д. Учитывая объёмы ежегодно изготавливаемой продукции, отходы при её производстве значительны. Помимо отходов при разделке рыбы возвращаются обратно в море и объекты прилова (бычки *Cottidae*, ликоды *Lycodes*, карепрокты *Careproctus* и т.д.), нежизнеспособные особи также обогащают донный биоценоз органикой.

В спектре питания донных и придонных видов рыб равношипый краб почти не фигурирует, лишь изредка он отмечался в желудках трески *Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810 и малоглазого макруруса *Albatrossia pectoralis* (Gilbert, 1892) (Чучукало, 2006). Также возможными хищниками могут быть ликоды *Lycodes brevicauda* Taranetz & Andriashev, 1935 (= *L. sigmatoides* Lindberg & Krasnyukova, 1975) и *L. soldatovi* Taranetz & Andriashev, 1935, которые часто встречаются в ловушечных уловах в местах поселений крабов.

Для исследуемого объекта также свойственно внутривидовое хищничество (каннибализм), зарегистрированное в лабораторных условиях: мальки I возрастной стадии активно поедались крабами своего вида, размер хищников при этом варьировал от 2 до 35 мм по длине карапакса. Наиболее подвержены каннибализму были линяющие особи (Paul, Paul, 2001б).

* * * * *

Основная часть равношипного краба северной части Охотского моря занимает материковый склон, который в центральной части моря имеет наименьшую крутизну и значительную площадь. Геоморфология дна здесь характеризуется отсутствием сложно преодолимых для перемещений краба препятствий. Из преград, которые могут мешать миграциям краба, в

восточной части моря можно отнести впадину ТИПРО, а также желобы Лебеда и Шелихова, в западной части — впадина Дерюгина и прогиб Старицкого.

Динамика вод северной части Охотского моря способствуют образованию многочисленных зон высокой продуктивности, где интенсивное развитие получают организмы всех трофических уровней, создавая крабу хорошую кормовую базу. Биологическую продуктивность северной половины моря значительно повышает локальный подъём вод богатых биогенными элементами в районе банки Кашеварова, склоны которой стали одними из излюбленных мест обитания краба. Жизнедеятельность краба связана с распределением глубинных тихоокеанских вод. Участки дна с низкими положительными температурами (от 0 до +3,0 °С) занимают значительные площади материкового склона, что определяет широкое распространение краба в исследованном районе.

ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАВНОШИПОГО КРАБА В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

Пространственное распределение

Равношипый краб — крупный представитель десятиногих ракообразных (Decapoda) широко распространён в Северной Пацифике. Встречается от тихоокеанского побережья центральной Японии (Hiramoto, Sato, 1970; Hiramoto, 1985), вдоль островов Курильской гряды (Низяев, Клитин, 2002; Низяев, 2005), по всему континентальному склону Охотского моря (Родин, 1970; Низяев, 1992), вдоль восточного побережья Камчатки, склона Берингова моря и Алеутских островов (Blau et al., 1996), залива Аляска (Wolotira et al., 1993) и до южной части Британской Колумбии (Butler, Hart, 1962; Sloan, 1985).

Промышленный лов равношипого краба в Охотском море начался с 1968 г. (Михайлов, Овсянников, 1984), а первая траловая съёмка по исследуемому объекту выполнена годом позже на НПС «Адлер». Донная траловая съёмка осуществлялась вдоль западного побережья Камчатки на глубинах от 250 до 850 м и позволила выявить некоторые черты биологии, распределения и численности краба в обозначенном районе. В частности отмечено, что на исследованном участке материкового склона молодь краба обитает отдельно от половозрелых особей и регистрировались при температуре у дна в диапазонах: $+0,2-1,0^{\circ}\text{C}$ и $+1,5-2,0^{\circ}\text{C}$ соответственно (Родин, 1970).

В последующие годы информация о пространственном распределении равношипого краба поступала в ходе его промысла японским флотом, однако после его закрытия (в 1984 г.) и до конца 80-х годов прошлого столетия сведений о нём не было. В мае – августе 1989 г. на НПС «Дарвин» впервые

была выполнена единовременная донная траловая съёмка, позволившая получить общую картину распределения промысловых видов крабов на батиалях Охотского моря (Долганов и др., 1989; Низяев, 1992).

В начале 90-х годов прошлого столетия в Охотском море появились специально оснащённые крабовые процессоры, которые располагали оборудованием, позволявшим вести промысел на значительных глубинах. С этого времени началось активное промышленное освоение равношипного краба в северной части Охотского моря, которое способствовало проведению планомерных исследований этого вида сотрудниками Магаданского отделения ТИНРО (МоТИНРО), позже — МагаданНИРО.

Результаты многолетнего мониторинга равношипного краба в северной части Охотского моря позволили выявить некоторые общие закономерности в его распределении. Основная часть промыслового запаса исследуемого объекта сосредоточена на обширном участке материкового склона от $55^{\circ}00'$ до $56^{\circ}00'$ с.ш. между $146^{\circ}30'$ и $150^{\circ}30'$ в.д. На всех обследованных участках наблюдалась высокая мозаичность в распределении промысловых скоплений равношипного краба, которые характеризовались небольшими размерами, а также непродолжительными сроками существования (Михайлов и др., 2003).

Траловыми съёмками 1997 г. обследована обширная часть шельфа и материкового склона северной части Охотского моря. Равношипный краб присутствовал в уловах на 73 станциях (27,9% от общего количества выполненных тралений). Наиболее плотные скопления отмечались на станциях, расположенных в центральной части моря и вдоль западнокамчатского шельфа (рис. 15). Температура придонных вод в местах поимок крабов колебалась от $+1,0$ до $+2,6^{\circ}\text{C}$ (при среднем значении $+1,8^{\circ}\text{C}$), на участках морского дна, где отмечались скопления наибольшей плотности, температура вод изменялась от $+1,5$ до $+1,8^{\circ}\text{C}$.

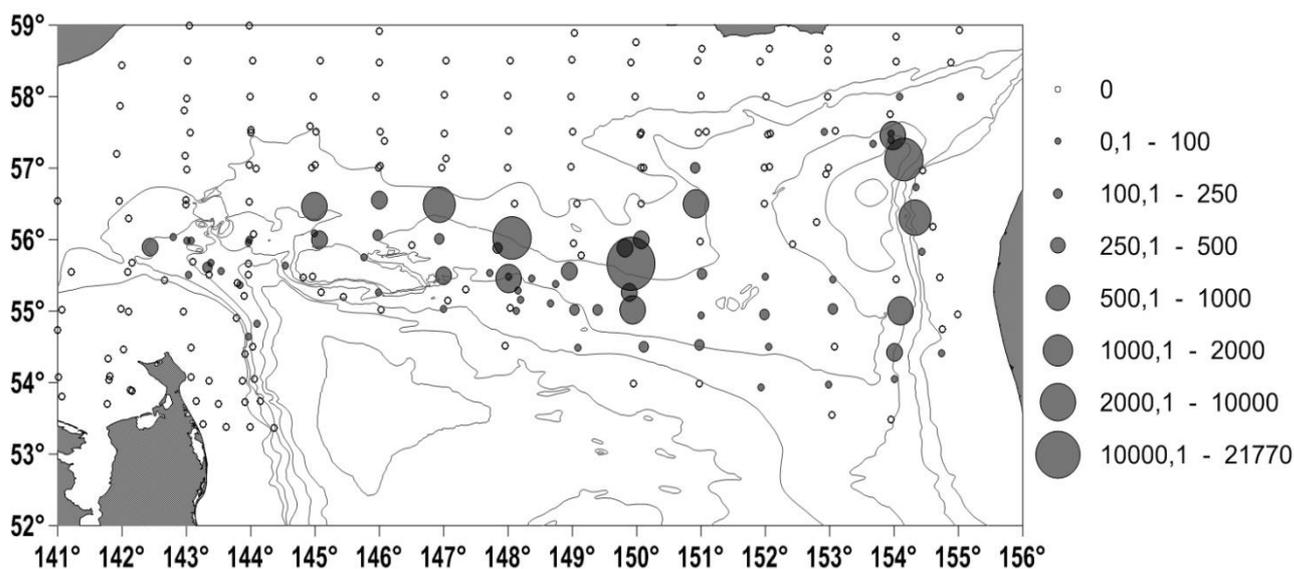


Рис. 15. Распределение равношипого краба в северной части Охотского моря по данным траловой съёмки 1997 г. (экз./км²). Глубины, как на рисунке 10

Промысловые самцы распределялись на исследованной акватории наиболее равномерно и в основном концентрировались на глубинах от 200 до 500 м. На большей части обследованного района плотность поселений крабов не превышала 50 экз./км², в центральной части моря (55°40' с.ш.), в северной и южной частях западнокамчатского шельфа численность их была выше 100 экз./км².

Непромысловые самцы в основном концентрировались на двух участках материкового склона: у Западной Камчатки (в районе 57° с.ш.) и в центральной части моря (55°40' с.ш.), где плотность их скоплений достигала соответственно 2300 и 9400 экз./км². Основные поселения самок краба были приурочены к тем же участкам, что и непромысловых самцов. Увеличение плотности скоплений самок наблюдалось и в центральной части моря в районе 148° в.д., здесь плотность поселений достигала 1000 экз./км².

Скопление крабов с максимальным значением плотности (21770 экз./км²) располагалось в центральной части моря на глубине 288 м, уловы в данном районе преимущественно (55,6%) состояли из мелкоразмерных самцов и самок с размерами карапакса от 35 до 94 мм по ширине карапакса.

Траловой съёмкой 2009 г. также была обследована обширная площадь морского дна северной части Охотского моря (рис. 16). Краб встречался на 68 станциях съёмки (43,6%). Максимальные уловы краба на час траления отмечались в районе впадины ТИНРО и северной части банки Кашеварова: для промысловых самцов — 13 экз., непромысловых самцов — 76 экз., самок — 74 экз./час траления.

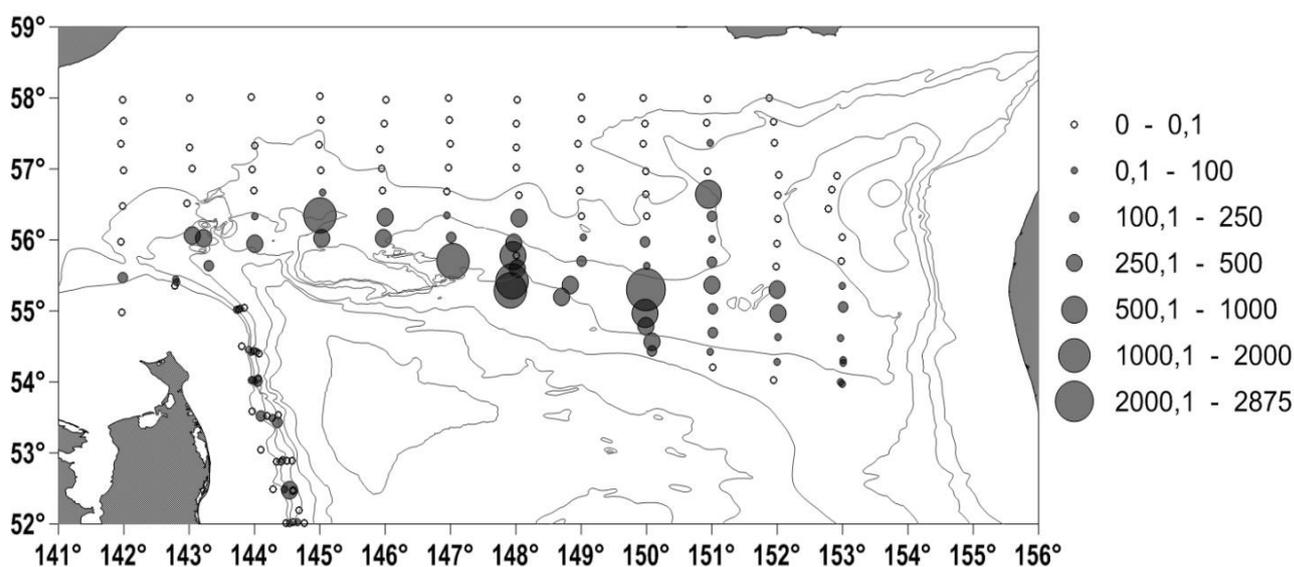


Рис. 16. Распределение плотности поселений равношипного краба (экз./км²) в северной части Охотского моря по данным траловой съёмки 2009 г. Глубины, как на рисунке 10

Наиболее плотные скопления краб формировал на глубинах от 250 до 400 м, максимальная плотность промысловых самцов достигала 214 экз./км², непромысловых — 1125 экз./км², самок — 919 экз./км² (неполовозрелых — 368 экз./км², половозрелых — 552 экз./км²). На глубинах от 400 до 500 м плотность скоплений крабов уменьшалась, а в диапазоне глубин 500–650 м вновь возрастала, при этом плотность скоплений самок увеличилась до 1570 экз./км² (неполовозрелых — 1215 экз./км², половозрелых — 356 экз./км²), доля непромысловых самцов при этом увеличилась незначительно.

Температура придонных вод в районах с наибольшими концентрациями крабов, изменялась от +1,5 до +2,3°C, при этом в районах с максимальной плотностью непромысловых самцов и неполовозрелых самок

она составляла $+1,5^{\circ}\text{C}$, в скоплениях промысловых самцов и половозрелых самок находилась в диапазоне от $+1,7$ до $+2,3^{\circ}\text{C}$.

На материковом склоне восточного Сахалина уловы крабов были значительно ниже, чем в центральной части моря. Максимальные уловы крабов регистрировались в северной части района, и достигали у промысловых самцов 9 экз./час траления, на глубине 300 метров (плотность скоплений 142 экз./ км^2), у самок — 21 экз./час траления, на глубинах от 450 до 550 м (321 экз./ км^2). У непромысловых самцов выделялись два обособленных участка с повышенными концентрациями: один на севере Сахалина, другой — в районе $52^{\circ}30'$ с.ш. Уловы в этих районах достигали 12 экз./час траления, с глубинами 300 и 500 метров (183 экз./ км^2).

Съёмкой 2013 г. преимущественно был охвачен шельф северо-западной части Охотского моря — из выполненных 110 донных тралений, 85 приходились на глубины 80–200 м (рис. 17). Краб присутствовал в уловах всего на 10 станциях съёмки. В северо-восточной части исследованного района краб в уловах присутствовал единично, а в районе, расположенном севернее банки Кашеварова, его уловы достигали 180 экз./час траления. В обозначенном районе плотностные показатели скоплений крабов были сопоставимы со значениями, полученными по данным траловой съёмки 2009 г. Наиболее плотные скопления краб формировал на глубинах от 270 до 290 м, максимальная плотность промысловых самцов достигала 510 экз./ км^2 , непромысловых — 1104 экз./ км^2 , половозрелых и неполовозрелых самок — 544 и 1529 экз./ км^2 соответственно.

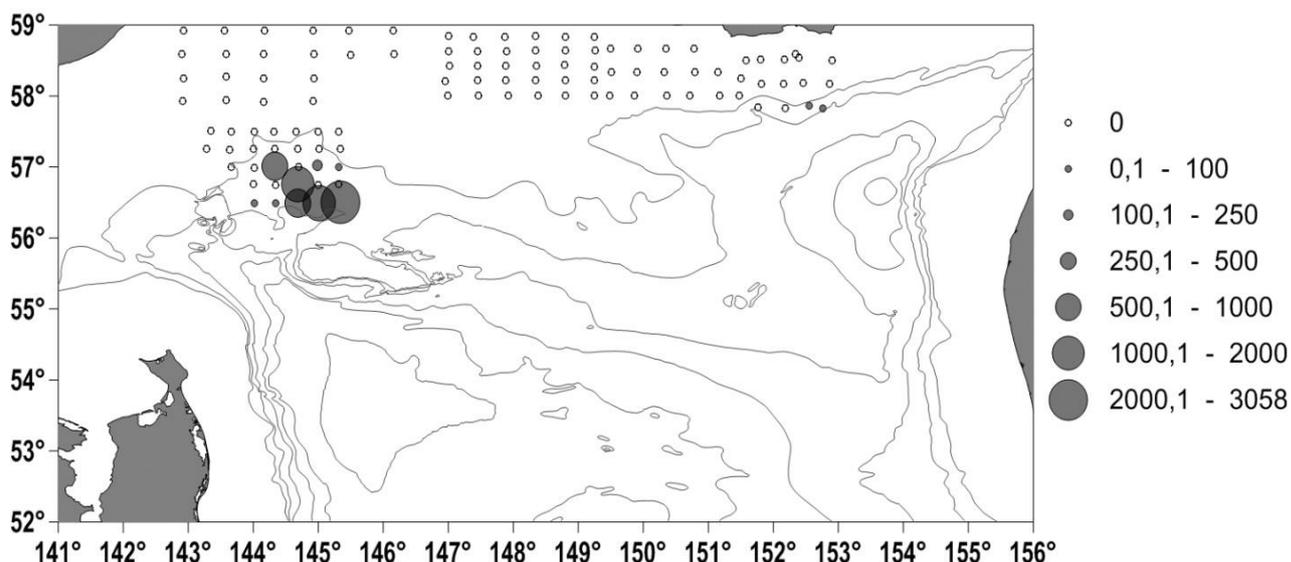


Рис. 17. Распределение плотности поселений равношипного краба (экз./км²) в северной части Охотского моря по данным траловой съёмки 2013 г. Глубины, как на рисунке 10

Анализ встречаемости крабов от температуры придонных вод по данным трёх траловых съёмок показал, что температура вод, где в уловах регистрировался краб, изменялась в узком диапазоне от 0°С до +2,9°С, наибольшее число наблюдений приходилось на диапазон от +0,7 до +2,9°С. На станциях у северо-восточного Сахалина, где зарегистрированы поимки крабов, наблюдались наиболее низкие значения температуры придонных вод. Здесь существенное влияние оказывает холодноводное Амурское течение, которое в период выполнения съёмки в августе – сентябре 2009 г. прослеживалось вдоль о-ва Сахалин до 52°с.ш. (Глебов и др., 2009).

Если рассматривать распределение ловушечных уловов в направлении с юга на север и с востока на запад, то первое относительно плотное скопление промысловых самцов в исследованном районе наблюдалось у побережья Западной Камчатки — на участке акватории 56°04'–56°19' с.ш. и 154°08'–154°14' в.д. (рис. 18). По направлению к югу и северу от данного скопления плотность поселений промысловых крабов резко снижалась до нуля, однако небольшие скопления крабов наблюдались на некотором удалении от него — на севере-востоке впадины ТИНРО (жёлб Шелихова) и в районе 55°00' с.ш.

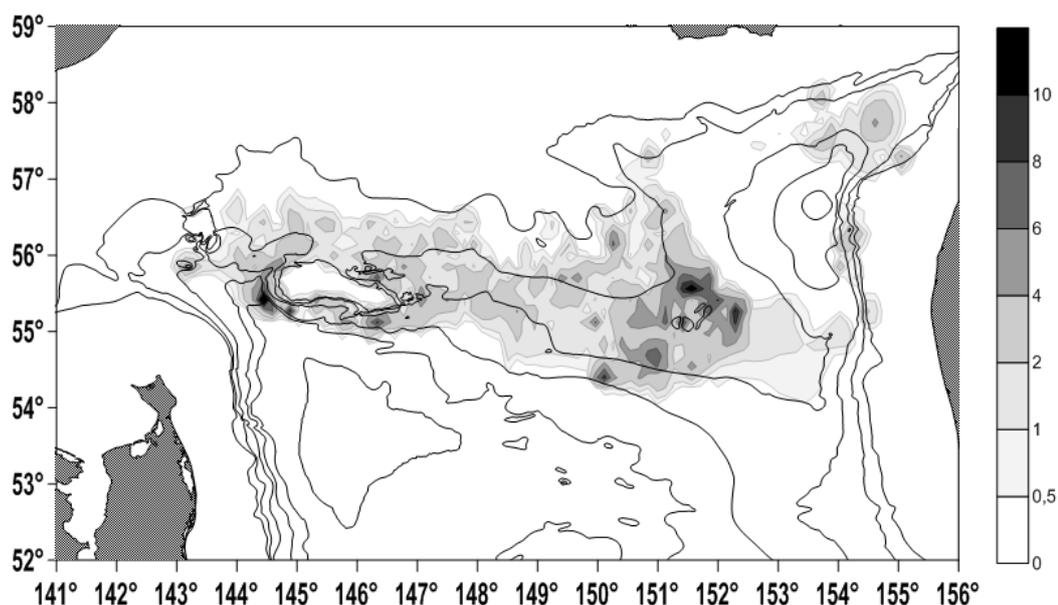


Рис. 18. Распределение уловов промысловых самцов равношипового краба (суммарное за все годы) в северной части Охотского моря, экз./лов. Глубины, как на рисунке 10

В северо-восточном районе равношипый краб встречается довольно редко. Плотных скоплений крабов в этом районе практически не наблюдалось: единичное присутствие особей в уловах имело место на всём протяжении вдоль западного склона впадины ТИНРО.

Более плотные поселения краба на материковом склоне североохотоморского района начинают регистрироваться южнее $56^{\circ}30'$ с.ш. В центральной части моря промысловые самцы образуют сплошной пояс скоплений вплоть до юго-западной части острова святого Ионы, окаймляя банку Кашеварова. Плотные скопления промысловых самцов (более 10 экз./лов.) регистрировались в восточной части района (в окрестностях 300-метровых возвышенностей), в центральной части моря в северо-западном и юго-западном направлениях. В центре исследованного района отмечено некоторое снижение плотности крабов, однако непрерывность поселений сохранялась. На северо-западном, юго-западном и юго-восточном склонах банки промысловые самцы формировали несколько поселений с высокой плотностью. Также незначительное снижение плотности скоплений крабов

регистрировалось от острова святого Ионы до Старицкого прогиба, после которого вновь имело место незначительное повышение уловов.

Скопления непромысловых самцов встречались на разных участках исследованной акватории (рис. 19). В западнокамчатском районе наиболее плотное скопление особей наблюдалось севернее 56° с.ш., где отмечалось поселение крупноразмерных самцов, и на севере впадины ТИНРО.

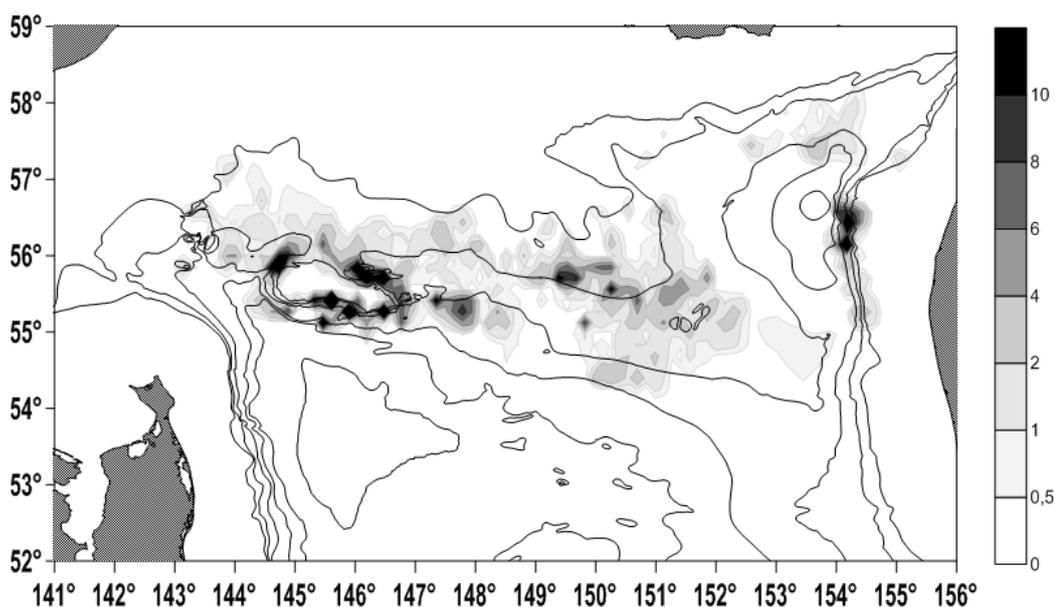


Рис. 19. Распределение уловов непромысловых самцов (суммарное за все годы) в северной части Охотского моря, экз./лов. Глубины, как на рисунке 10

На протяжённом участке акватории между $149^{\circ}01'$ и $152^{\circ}57'$ в.д., в северо-западном направлении от 300-метровых возвышенностей непромысловые самцы формировали несколько плотных агрегаций. В центральной части моря между $148^{\circ}30'$ и $149^{\circ}00'$ в.д. и южнее $56^{\circ}40'$ с.ш., мелкоразмерные самцы поселений не образовывали. Агрегации молоди отмечались на всех склонах банки Кашеварова. Наиболее плотные скопления крабов располагались на южном склоне возвышенности, минимальная глубина которой достигает 168 м, расположенной северо-восточнее банки Кашеварова, а также на южных, юго-восточных и северо-западных склонах банки Кашеварова.

Самки на исследованной акватории распределялись компактней, чем самцы, и формировали более плотные скопления (рис. 20). Увеличение

плотности поселения половозрелых самок в районе Западной Камчатки регистрировались только на севере впадины ТИНРО, при этом единично они встречались на протяжении всего побережья. В районе северо-охотской возвышенности высокие уловы самок были приурочены к центральной части моря, вытягиваясь в западном направлении к северо-восточному склону банки Кашеварова, а также небольшое обособленное скопление располагалось на западном склоне банки Кашеварова — в верховьях Старицкого прогиба. На северо-западном склоне банки в районе понижения глубин также регистрировались небольшие по площади скопления самок.

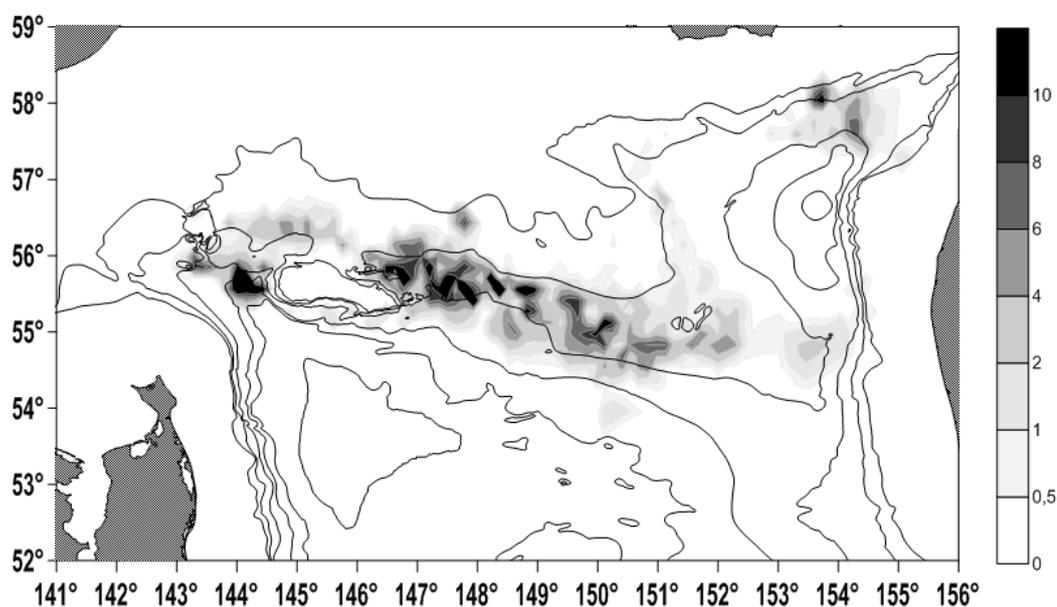


Рис. 20. Распределение уловов половозрелых самок (суммарное за все годы) в северной части Охотского моря, экз./лов. Глубины, как на рисунке 10

Неполовозрелые самки по акватории распределялись компактно, при этом на западнокамчатском побережье они формировали, в отличие от половозрелых особей, несколько плотных скоплений (рис. 21). Повышение уловов также отмечалось в северо-западном направлении от 300-метровых возвышенностей, расположенных в восточной части североохотоморского района. Основные скопления крабов были расположены на восточном склоне банки Кашеварова и в центральной части моря, при этом скопления плотных агрегаций молоди самок находились в границах обитания половозрелых особей.

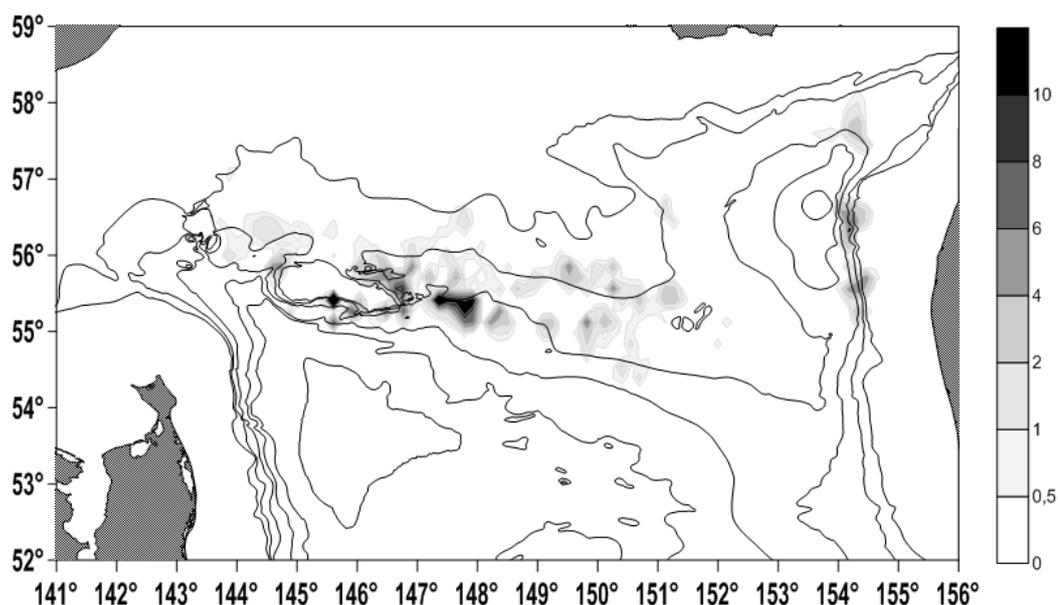


Рис. 21. Распределение уловов неполовозрелых самок (суммарное за все годы) в северной части Охотского моря, экз./лов. Глубины, как на рисунке 10

На северо-западном склоне впадины ТИНРО плотные скопления крабов не обнаружены, возможно, вследствие малого количества станций, выполненных в этом районе на глубинах более 350 м. Однако на всём протяжении от северо-восточной окраины впадины ТИНРО вдоль её западного склона равношипый краб регулярно присутствовал в уловах, формируя концентрации низкой плотности.

В районе северо-восточной возвышенности равношипый краб встречается наиболее широко. Регистрируемые здесь плотные скопления различных размеренно-функциональных групп краба свидетельствуют о наличии здесь благоприятных условий для его существования. Сложный рельеф банки Кашеварова и динамика вод вокруг неё способствуют образованию зон высокой продуктивности, которая становится одним из предпочтительных мест обитания краба.

В центральной части материкового склона, восточнее банки Кашеварова, отмечается обширная зона преобладания самок над самцами, а присутствие здесь высоких концентраций половозрелых особей свидетельствует об обособленности данного района как одной из зон воспроизводства этого вида.

Равношипый краб в северной части Охотского моря обитает на значительной площади материкового склона от Восточного Сахалина до побережья Западной Камчатки. Согласно выполненным исследованиям, определены границы его встречаемости: от $51^{\circ}36'40''$ до $58^{\circ}00'20''$ с.ш. и от $141^{\circ}59'30''$ до $154^{\circ}59'60''$ в.д. На участках материкового склона с резким свалом глубин равношипый краб встречался более узкой полосой, в отличие от центральной части моря, где его поселения представлены широко. Уточнена картина пространственного распределения скоплений, в которой выделяются зоны с преобладанием различных размерно-функциональных групп краба. Материалы траловых и ловушечных сборов дают примерно одинаковый результат по оконтуриванию границ встречаемости равношипного краба в исследованном районе и пространственному распределению его наиболее плотных агрегаций.

Вертикальное распределение

Будучи эврибатным видом, равношипый краб в различных районах Тихого океана встречается в широком диапазоне глубин. Так, в системе узких и взаимосвязанных глубоководных заливов (фиордов) Британской Колумбии (Канада) краб отмечен на глубинах 51–569 м (Jamieson, Sloan, 1985; Sloan, 1985). У восточного побережья центральной части о. Хонсю (Япония) краб обитает на глубинах от 400 до 900 м (Hiramoto, Sato, 1970; Hiramoto, 1985). В районе Курильской гряды диапазон глубин его встречаемости более широк — 57–1010 м (Низяев, 2005). В экспедициях ТИНРО равношипый краб регулярно регистрировался на западнокамчатском склоне и на 500-метровом срединном плато в северной части Охотского моря, на глубинах от 185 до 500 м (Виноградов, 1947). По данным глубоководной траловой съёмки, проведённой ТИНРО в 1989 г. в батиали Охотского моря на НПС «Дарвин», краб отмечался на глубинах от 288 до 832 м (Долганов и др., 1989). Несмотря на то, что равношипый краб иногда

регистрируется на глубинах менее 100 м, он относится к батимальным видам, т.к. плотные поселения он образует на глубинах более 300 м.

В ходе выполненных исследований, равношипый краб был обнаружен на глубинах от 126 до 987 м. В северо-восточной части исследованного района (во впадине ТИНРО и шельфе, расположенном севернее) располагались места с наибольшей и наименьшей глубиной, где были пойманы крабы. Распределение уловов промысловых самцов в границах исследованного района характеризовалось относительной равномерностью в широком диапазоне глубин (рис. 22). Существенное снижение уловов наблюдалось вблизи границ батиметрического диапазона. Наиболее высокие значения удельных уловов (более 10 экз./лов.) регистрировались на глубинах от 280 до 760 м, которые преимущественно приходились на район банки Кашеварова и центральную часть моря.

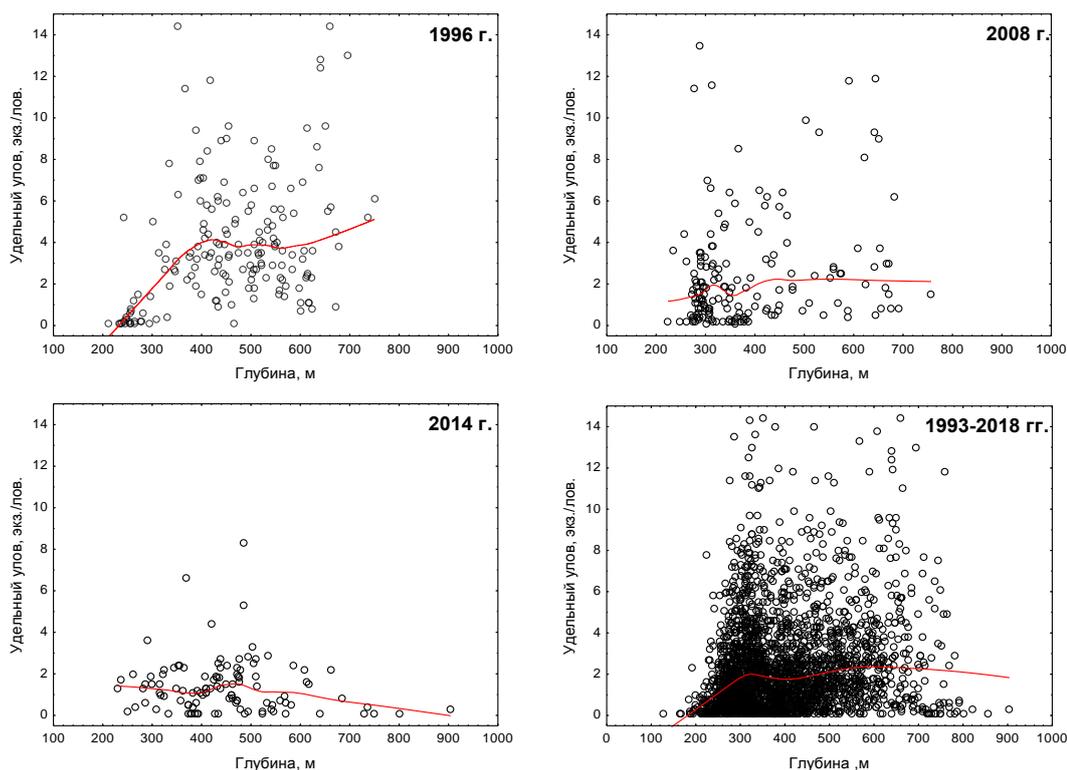


Рис. 22. Диаграммы рассеяния удельных уловов (экз./лов.) промысловых самцов *L. aequispinus* по глубинам в северной части Охотского моря по данным ловушечных уловов 1993–2018 гг.

Половозрелые самки, как и промысловые самцы, встречались в широком диапазоне глубин (156–932 м), однако их распределение по

глубинам было более компактным (рис. 23). Уловы более 10 экз./лов. регистрировались на разных участках материкового склона от района банки Кашеварова до северо-восточной части моря в батиметрических границах от 280 до 760 м, уловы более 20 экз./лов. преимущественно обнаруживались на глубинах 280–595 м. На глубоководных участках материкового склона (глубже 760 м) уловы самок резко снижались аналогичным образом, как и промысловых самцов.

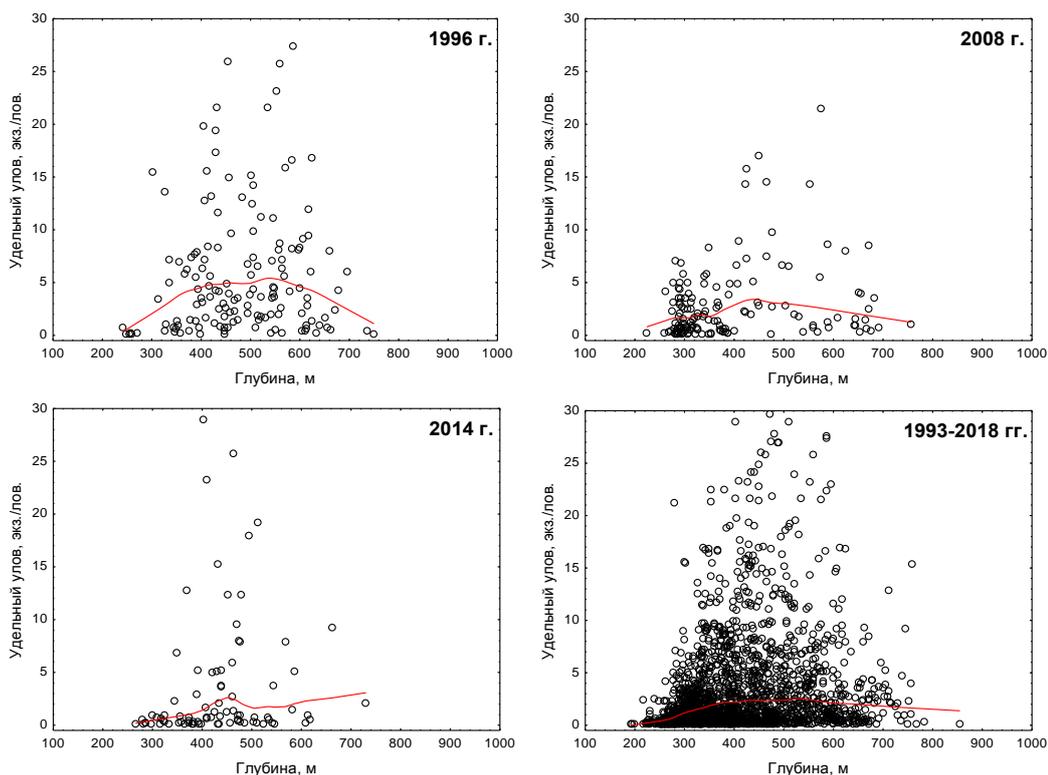


Рис. 23 Диаграммы рассеяния удельных уловов (экз./лов.) половозрелых самок *L. aequispinus* по глубинам в северной части Охотского моря по данным ловушечных уловов 1993–2018 гг.

Непромысловые самцы присутствовали в уловах практически на всех исследованных глубинах от 184 до 977 м (рис. 24), при этом на некоторых участках они могли формировать агрегации высокой плотности. Определённых предпочтений в батиметрическом распределении обозначенной размерно-функциональной группы не обнаружено. Высокие концентрации крабов отмечались на всех склонах банки Кашеварова, в центральной части моря и на западнокамчатском материковом склоне. Уловы

более 10 экз./лов. преимущественно обнаруживались на глубинах 260–745 м, более 20 экз./лов. — 280–745 м, более 30 экз./лов. — 285–745 м.

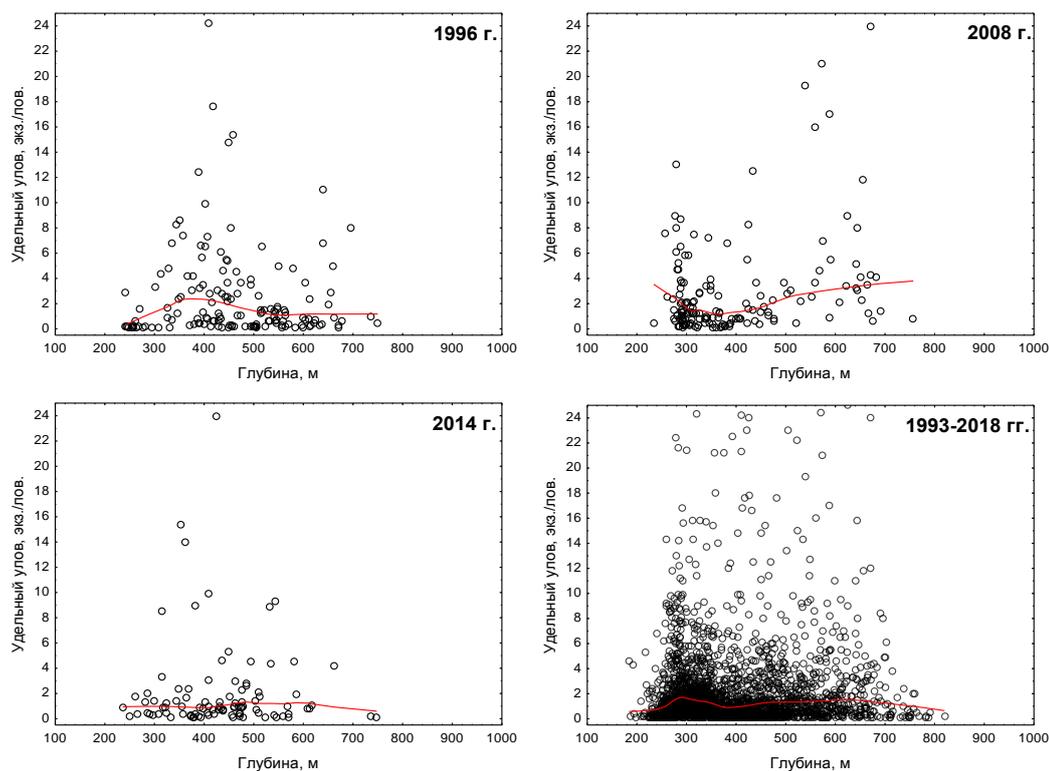
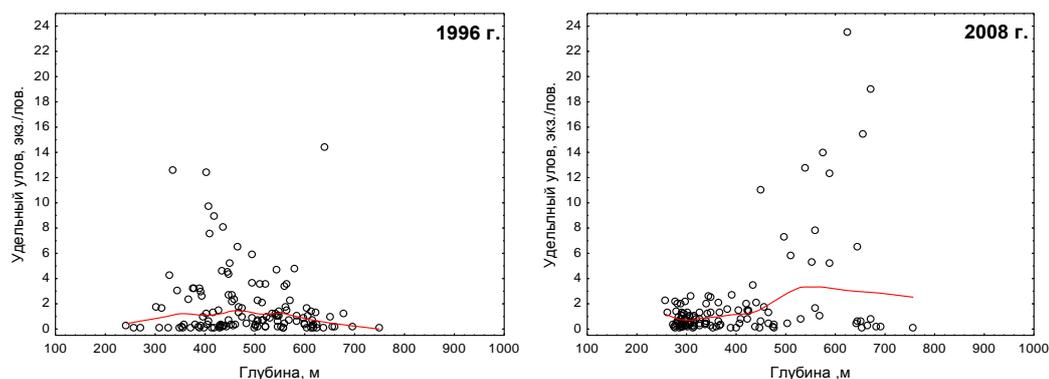


Рис. 24. Диаграммы рассеяния удельных уловов (экз./лов.) непромысловых самцов *L. aequispinus* по глубинам в северной части Охотского моря по данным ловушечных уловов 1993–2018 гг.

Удельные уловы неполовозрелых самок в границах исследованного района варьировали в диапазоне глубин 157–932 м (рис. 25). Самки, как и непромысловые самцы, формировали агрегации высокой плотности на разных участках материкового склона. Наиболее высокие показатели удельных уловов (более 10 экз./лов.) были приурочены, главным образом, к глубинам 310–690 м.



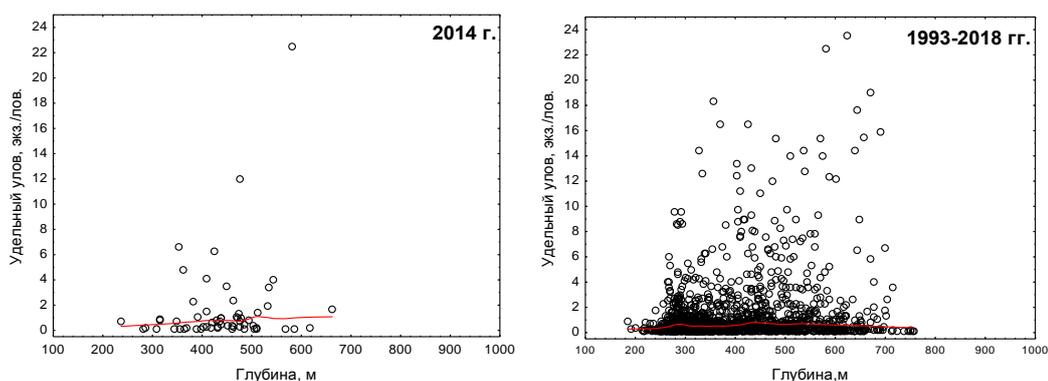


Рис. 25. Диаграммы рассеяния удельных уловов (экз./лов.) неполовозрелых самок *L. aequispinus* по глубинам в северной части Охотского моря по данным ловушечных уловов 1993–2018 гг.

В ходе выполненных исследований уточнены батиметрические границы встречаемости равношипного краба в северной части Охотского моря: краб зарегистрирован на глубинах от 126 до 987 м, основные скопления сосредоточены от 260 до 760 м. В районах с узким шельфом и крутыми свалами глубин крабы обитают в широком диапазоне глубин: места поимок крабов с минимальными и максимальными глубинами находились в северо-восточной части исследованного района. В центральной части моря, где материковый склон более пологий, крабы обитают в экотопе материкового склона, формируя протяжённые поселения ленточного характера.

Миграции по данным мечения

Изучению особенностей формирования пространственной структуры равношипного краба в зависимости от рельефа дна посвящён ряд работ (Низяев, 2005; Клитин, Живоглядова, 2006; Клитин, Живоглядова, 2007). Наличие уступов или впадин в рельефе дна препятствует перемещению крабов, приводя к образованию отдельных группировок. Так, в условиях сложно-расчленённого подводного рельефа у берегов Курильских островов с многочисленными разломами или поднятиями континентального склона, которые существенно ограничивают свободное перемещение крабов,

выделяется не менее девяти независимых популяций равношипного краба (Низяев, 2005). Исследования миграционной активности равношипного краба в районе Курильских островов (по данным мечения) показали, что средняя скорость перемещений крабов здесь составляет 0,04 км/сутки, максимальная — 0,16 км/сутки, а наибольшее удаление от мест выпуска не превышало 22 км (Живоглядова, 2006).

Для изучения миграционной активности равношипного краба, обитающего в северной части Охотского моря, выполнялось его мечение в период с 2008 по 2015 гг. За 8-летний период всего выпущено 8219 экз. крабов с метками, из которых на протяжении нескольких лет (2008–2016 гг.) повторно поймано 147 экз. (1,8%). Следует отметить, что информация о поимках крабов чаще всего поступала с судов, ведущих их промысел, что несколько сужает представление о реальных перемещениях крабов. Тем не менее, благодаря оперативному взаимодействию с капитанами промысловых судов при обнаружении крабов с метками помимо мест поимок получилось собрать информативный материал и о биологических характеристиках вторично пойманных крабах.

Для наглядного представления материалов, карты с перемещениями равношипного краба представлены в зависимости от участков их выпуска. Как показали выполненные исследования, направления передвижений крабов с метками на исследованной акватории были разнонаправленны: большая часть крабов, выпущенных на склонах банки Кашеварова, повторно выловлена в восточном (48,8%) и северо-западном направлениях (20,9%). В незначительном количестве крабы мигрировали и в других направлениях, за исключением юго-западного (рис. 26).

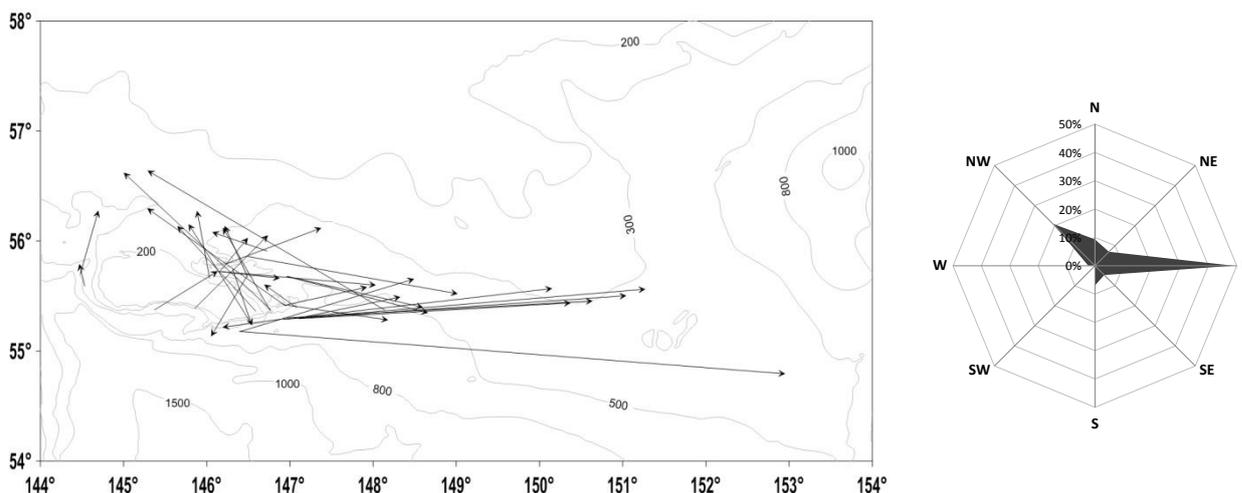


Рис. 26. Перемещения крабов *L. aequispinus* с метками по прямой, выпущенных в районе банки Кашеварова

Перемещения в сторону меньших глубин отмечено у 69,8% крабов. Основная часть выловленных особей состояла из самцов (90,7%), из них на долю крабов промыслового размера приходилось 84,6%. Период пребывания крабов в море варьировал от 3 до 2170 дней. Значительная часть особей за этот период совершила протяжённые миграции: 90,7% регистрировалась на расстоянии, превышавшем 20 км от места их выпуска, а наибольшее удаление составило 420 км, которое было пройдено крабом за 632 дня. Скорость передвижения крабов в среднем составила $0,32 \pm 0,04$ км в сутки при колебаниях от 0,03 до 0,91 км/сутки. Наиболее протяжённые миграции (более 200 км) совершили самцы промыслового размера, находившиеся во время выпуска во 2 и 3 ранней СЛЦ, т.е. с неокрепшим после линьки панцирем и слабым наполнением конечностей мышечной тканью. Средняя скорость их передвижения составила $0,77 \pm 0,04$ км/сутки, при колебаниях от 0,66 до 0,91 км/сутки.

Следует отметить, что перемещения крабов, восстановленные по данным вторичных поимок, не в полной мере отображают их миграционные пути, в силу того, что крабы передвигаются по акватории более хаотично, чем построенные прямые, и путь их лежал по более удобным для их перемещений участкам дна. Так, перемещения крабов с южных склонов банки Кашеварова в северо-восточном и в обратном направлениях, скорее

всего, происходили вдоль её склонов, а не с преодолением возвышенности и выходом на глубины менее 200 м.

На западных склонах банки Кашеварова в 2010 г. удалось выполнить несколько удачных постановок порядков на глубинах от 350 до 715 м, а также выпустить около 300 экз. крабов с метками. Основную часть уловов преимущественно составляли самцы (64,3%), на глубинах до 400 м их доля достигала 92,7%. Большая часть крабов (80,2%) характеризовалась наличием недавно сменившегося панциря (2 СЛЦ — 27,1%, 3 ранняя СЛЦ — 53,1%).

Из выпущенных крабов на западном склоне банки Кашеварова повторно выловлены две особи в точках, расположенных севернее мест их выпуска. Самец, выпущенный на глубине 600 м, по истечению 1,2 года повторно пойман на глубине 320 м. Состояние его панциря при выпуске по всем признакам относилось к 3 поздней СЛЦ, т.е. за период его пребывания в море у него произошла смена панциря. Второй самец краба, напротив, выпускался на глубине 430 м (в 3 ранней СЛЦ), а спустя 6 месяцев он сместился на глубину 600 м в зону с преобладанием в уловах половозрелых самок. Самцы в 3 средней и 3 поздней СЛЦ в этом районе преимущественно (58,3%) мигрировали в сторону больших глубин, при этом их средняя скорость составляла $0,21 \pm 0,06$ км/сутки.

Половозрелые самки в количестве двух экземпляров с северного и южного склонов банки Кашеварова (спустя 314 и 334 суток) также мигрировали в центральную часть моря, преодолев при этом расстояние в 142 и 161 км соответственно. На момент их выпуска они вынашивали свежееотложенные яйца, а при их повторном вылове яйца одной самки были с малозаметными глазками эмбрионов, другой — с развитыми эмбрионами. Средняя скорость их перемещений составила 0,47 км/сутки. Перемещения двух особей неполовозрелых самок также отмечены в восточном направлении, однако их средняя скорость миграций заметно уступала половозрелым особям (0,09 км/сутки).

В центральной части моря крабы преимущественно выпускались на двух участках, один из которых находился в средних координатах 56°00' с.ш. и 149°00' в.д., второй располагался южнее (55°30' с.ш., 148°00' в.д.) Направления передвижений меченых крабов носили здесь, как правило, неупорядоченный характер (рис. 27). Наибольшая часть крабов (27,3%) мигрировала в юго-восточном направлении и практически в равном количестве крабы перемещались во всех остальных направлениях.

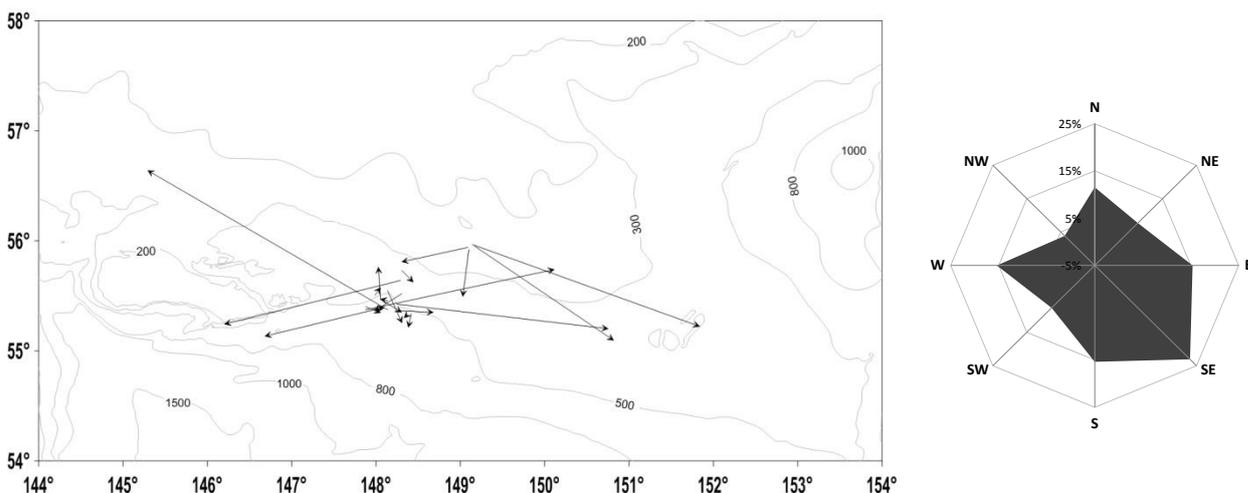


Рис. 27. Перемещения меченых крабов *L. aequispinus* по прямой, выпущенных в центральной части моря

Наиболее протяжённые миграции (более 100 км) совершили самцы промыслового и непромыслового размера, находившиеся во время выпуска во 2 и 3 ранней СЛЦ, при этом крабы мигрировали в равных долях как на большие, так и на меньшие глубины. Средняя скорость их передвижения составила $0,35 \pm 0,08$ км/сутки, при колебаниях от 0,15 до 0,61 км/сутки. Максимальное удаление от мест мечения крабов здесь не превышало 224 км (самец ШК 91 мм).

Глубина обитания в местах вторичных поимок крабов, выпущенных в северной части района, в среднем была больше (323 м), чем при мечении (252 м), при этом все самцы в период их выпуска находились во 2 СЛЦ. Здесь также отмечена миграция самца, инвазированного корнеголовым ракообразным *B. callosus*, в сторону увеличения глубины. Единственная повторно выловленная самка, которая несла под абдоменом

свежеотложенные яйца, мигрировала в сторону меньших глубин (с 523 до 398 м).

Наибольшее количество вторично пойманных крабов были выпущены в восточной части исследованного района. Основная часть крабов мигрировала в восточном (30,1%) и юго-западном направлениях (19,2%). Крабы, выпущенные здесь, также совершали протяжённые перемещения как и в других исследованных районах (рис. 28). Максимальное удаление от мест выпуска составило 391 км, которое было преодолено самцом промыслового размера за 1185 суток.

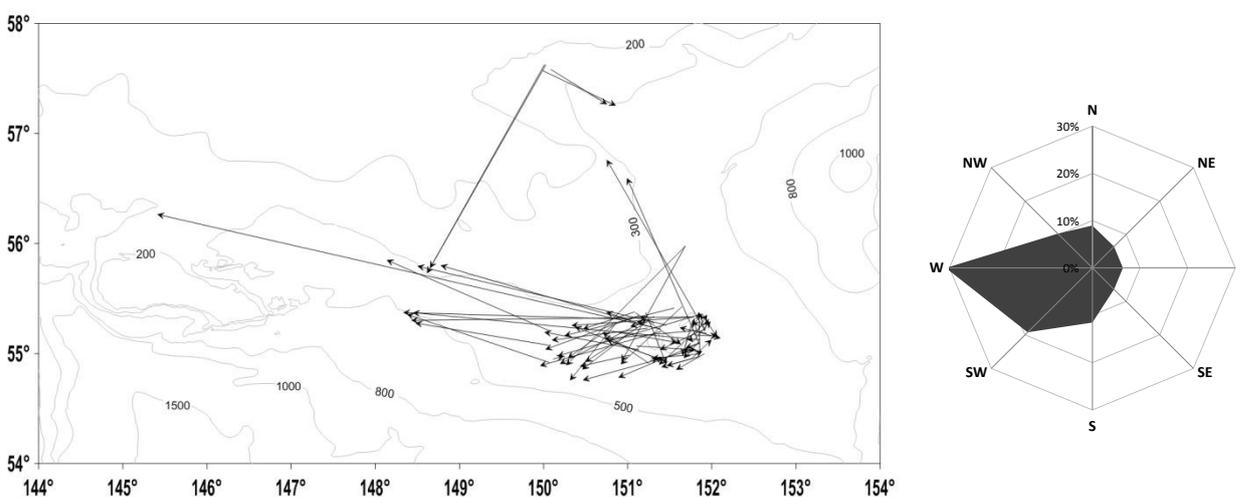


Рис. 28. Перемещения меченых крабов *L. aequispinus* по прямой, выпущенных в восточной и северо-восточной частях района

По материалам исследований короткопериодных осенне-зимних миграций крабов отмечено, что самцы промыслового размера находившихся во 2 и 3-ей ранней СЛЦ, выпущенных в сентябре – октябре в районе 300-метровых возвышенностей, спустя от 117 до 180 суток сместились в более глубоководные участки материкового склона (рис. 29). Глубина обитания в местах вторичных поимок в среднем составляла 352 м, в местах мечения — 321 м. Курс перемещений находился в диапазоне от 23° до 273°, однако большинство самцов (43,8%) мигрировало в юго-западном направлении. Спустя от 4 до 6 месяцев после выпуска крабов наполнение конечностей мышечной тканью у большинства из них достигало 60–70%. При повторном

вылове крабов на промысловых судах все они шли на изготовление продукции, т.е. для наращивания мышечной массы тела крабов после смены панциря им было достаточно 6 месяцев. Подобные короткопериодные миграции крабов в сторону больших глубин наблюдались и на северо-восточном участке, при этом крабы мигрировали в юго-восточном направлении (см. рис. 28).

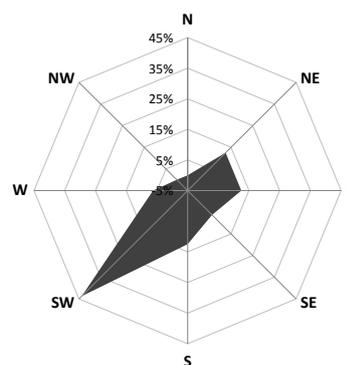
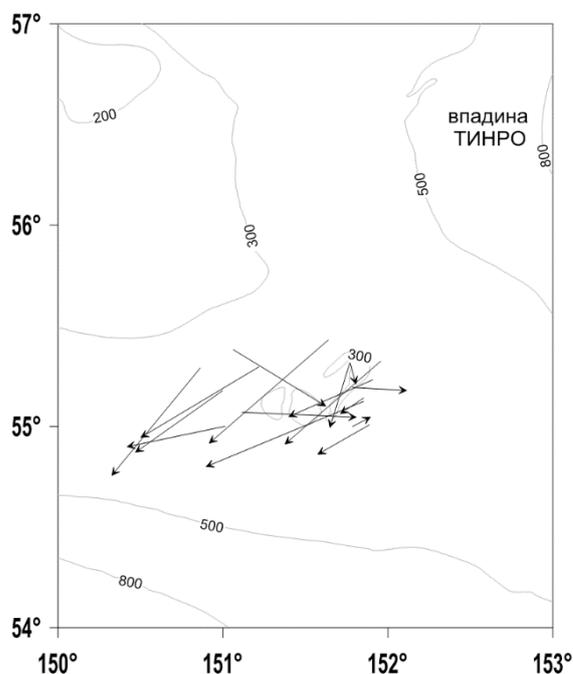


Рис. 29. Перемещения самцов *L. aequispinus* промыслового размера по прямой, выпущенных во 2 и 3-ей ранней СЛЦ в сентябре – октябре 2009 г. и выловленных в феврале – марте 2010 г.

Полученные оценки миграционной активности крабов за более продолжительный период пребывания их в море можно охарактеризовать лишь как хаотические, ненаправленные перемещения которых связаны, вероятно, с поиском пищи в пределах всего материкового склона северной части Охотского моря.

Средняя и максимальная скорости перемещений самцов равношипого краба во всех исследуемых районах составили, соответственно, 0,47 и 2,65 км/сутки. При этом максимальные скорости перемещений регистрировались у особей с минимальными периодами между их выпуском и повторной поимкой, не превышающими 12 дней. Максимальная скорость передвижения крабов, пойманных более обозначенного периода, уже составляла 1,40 км/сутки, при среднем значении 0,34 км/сутки. Это

свидетельствует о том, что крабы передвигаются весьма интенсивно, но при этом остаются в одном районе.

Анализ миграционной активности крабов в зависимости от стадий состояния показал, что средняя скорость самцов, выпущенных во 2 СЛЦ, составляла $0,51 \pm 0,06$ км/сутки, в 3-ей ранней СЛЦ — $0,43 \pm 0,07$ км/сутки, 3-ей средней СЛЦ — $0,47 \pm 0,15$ км/сутки, 3-ей поздней — $0,40 \pm 0,15$ км/сутки. Проверка непараметрическим критерием Манна-Уитни показала отсутствие между ними статистически значимых различий ($p > 0,05$), т.е. эти характеристики не зависели от стадии линочного цикла особей, несмотря на тренд снижения средней скорости крабов при старении их панцирей.

Средняя скорость самцов промыслового размера несколько превышала аналогичный показатель для промысловых крабов, однако статистически значимые различия между обозначенными размерными группами особей отсутствовали ($p > 0,05$). Ограниченное количество повторно пойманных самок не позволило провести корректный анализ их миграционной активности, однако можно отметить близкие показатели значения средней скорости перемещений у половозрелых самок и промысловых самцов (табл. 4).

Таблица 4. Характеристика миграционной активности равношипного краба *L. aequispinus* в северной части Охотского моря

Размерно-функциональные группы	Дальность перемещений, км	Скорость перемещений, км/сутки	Время в пути, сутки	Н, экз.
Промысловые самцы	$\frac{0,9-419,7}{79,0 \pm 7,8}$	$\frac{0,03-2,62}{0,45 \pm 0,05}$	$\frac{3-2170}{347 \pm 39}$	105
Половозрелые самки	$\frac{31,7-160,8}{106,1 \pm 18,6}$	$\frac{0,25-0,81}{0,46 \pm 0,08}$	$\frac{39-405}{276 \pm 55}$	8
Непромысловые самцы	$\frac{2,6-259,8}{63,9 \pm 14,1}$	$\frac{0,01-2,65}{0,54 \pm 0,10}$	$\frac{2-1438}{275 \pm 53}$	28
Неполовозрелые самки	$\frac{62,6-67,8}{65,2 \pm 2,6}$	$\frac{0,06-0,20}{0,13 \pm 0,07}$	$\frac{345-1050}{698 \pm 353}$	2
Инвазированные самцы	$\frac{37-52,6}{25,2 \pm 11,4}$	$\frac{0,2-1,47}{0,57 \pm 0,30}$	$\frac{7-178}{93 \pm 48}$	4

Примечание: в числителе — пределы, в знаменателе — средняя арифметическая \pm ошибка

Ювенильные самки характеризовались минимальной скоростью миграций, несмотря на длительный период пребывания их в естественной среде.

В верхней части материкового склона, где повторно выловлена большая часть особей с метками, преобладающего развития вдали от берега вновь получает фауна обрастаний на необычных для неё глубинах и рыхлых песчано-илистых и илистых грунтах. Руководящая роль в трофической группировке здесь принадлежит многочисленным видам губок, гидроидам, гидрокораллам, асцидиям и мшанкам, а также седентарным полихетам (сем. Sabellidae) близких к приспособительным типам. Среди развитой фауны обрастателей массово встречаются формы собирающие детрит с поверхности дна (*O. sarsi*, *O. leptoctenia*, *Ophiacantha bidentata* (кл. Ophiuroidea), *Nucula tenuis*, *Leda*, *Masoma* (кл. Bivalvia), заглатывающих грунт (главным образом Maldanidae), хищники и трупоеды (из Polychaeta) (Савилов, 1957, 1961).

Наличие фауны обрастателей на нижней границе материковой отмели свидетельствует о существовании здесь особых гидродинамических условий. Усиленная вертикальная циркуляция возникает в результате взаимодействия водных масс с различными характеристиками: собственно охотоморской (холодного подстилающего слоя) и поступающими с юга тёплыми тихоокеанскими водами, содержащими высокие концентрации биогенных элементов. В результате активной вертикальной циркуляции водных масс здесь создаются многочисленные зоны высокой продуктивности, где интенсивное развитие получают организмы всех трофических уровней, в частности фауны сестонофагов. Различные представители фауны обрастателей (преимущественно губки, мшанки и асцидии) в обозначенном районе встречались и в крабовых ловушках, расположенных на концах порядков, при их поднятии и захвате диффузором или сетным полотном части грунта.

Выполненные исследования миграций посредством мечения позволили установить, что крабы, в частности крупноразмерные самцы, в пределах

североохотоморского района могут совершать протяжённые перемещения, достигающие максимальных значений, выявленных для этого вида, в 420 км. При этом преимущественно протяжённые перемещения совершают крабы с неокрепшим после линьки панцирем, которые связаны, вероятно, с поиском кормового бентоса в период нагула. Высокая миграционная активность характерна не только для самцов разных размерных групп, но и половозрелых самок. Перемещения крабов в пределах материкового склона носят произвольный характер, что связано с особенностями геоморфологии дна и отсутствием сложно преодолимых препятствий для их передвижений.

Состав уловов и размерный состав

Траловые сборы. В уловах комплексной донной траловой съёмки 1997 г. ширина карапакса самцов равношипого краба изменялась от 20 до 196 мм. На графике вариационных рядов ширины карапакса самцов выделяются четыре размерные группы: 20–64, 80–114, 125–154 и 165–189 мм (рис. 30). Ширина карапакса самок варьировала от 20 до 170 мм, в их размерном составе также выделяется четыре группы. Основу уловов самок (более 63%) преимущественно составляли особи 100–139 мм. Модальный класс самцов и самок приходился на крабов одной размерной группы — 115–119 мм.

Траловой съёмкой 2009 г. удалось выполнить меньшее количество станций, но по общему количеству выловленных особей равношипого краба она немного превосходила съёмку 1997 г (682 экз.). Размеры самцов в уловах варьировали от 16 до 194 мм, самок — в пределах 12–174 мм. Модальный класс самцов приходился на крупноразмерных особей (165–169 мм), самок, также как и в 1997 г., — на 115–119 мм. Наибольшее количество крабов из траловых уловов было представлено среднеразмерными особями. В уловах, по сравнению с 1997 г., количество мелкоразмерных особей было ниже, что

обусловлено проведением большего количества тралений на меньших глубинах.

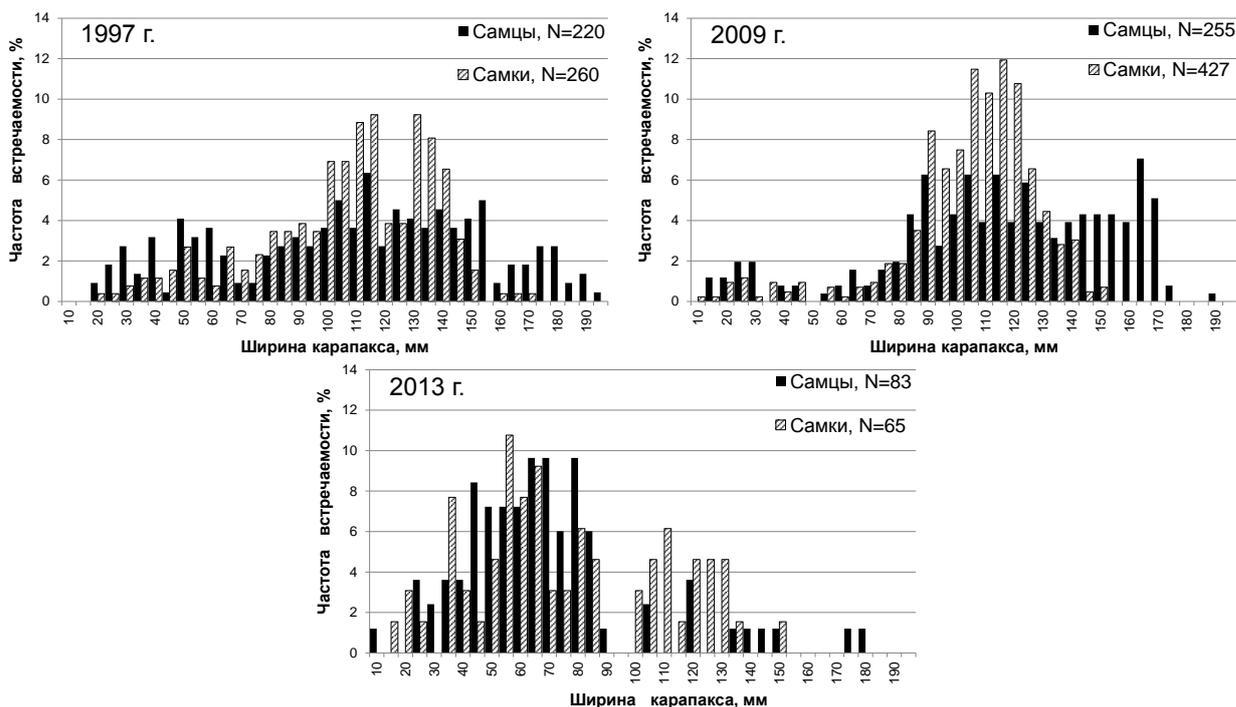


Рис. 30. Размерный состав равнощипого краба из траловых уловов в северной части Охотского моря по данным 1997, 2009 и 2013 гг.

Съёмка 2013 г. характеризовалась наименьшим количеством тралений с уловами равнощипого краба, так как основная часть постановок тралов выполнялась на глубинах менее 200 м. Размеры самцов изменялись от 11 до 184 мм, самок — в пределах 16–151 мм. Модальный класс самцов составляли особи размером 65–74 и 80–84 мм, самок — 55–59 мм. Основная часть уловов равнощипого краба была представлена мелкоразмерными особями, которые преимущественно встречались в районе, расположенном севернее банки Кашеварова, в диапазоне глубин от 270 до 300 м. Траления с максимальными уловами равнощипого краба выполнялись в зонах преобладания неподвижных сестонофагов, где в значительном количестве присутствовали губки различных видов. В некоторых случаях значительные уловы губок не позволяли выполнить полноценные 30 минутные траления.

В ходе обследования полости тела губок была обнаружена молодь равношипного краба (с шириной карапакса от 11 до 30 мм), которую они, вероятно, использовали в качестве защитного укрытия.

Анализ изменения размерного состава крабов в зависимости от глубины выполненных тралений показал, что размеры самцов и самок имели незначительную, но статистически значимую тенденцию к повышению с увеличением глубины (рис. 31).

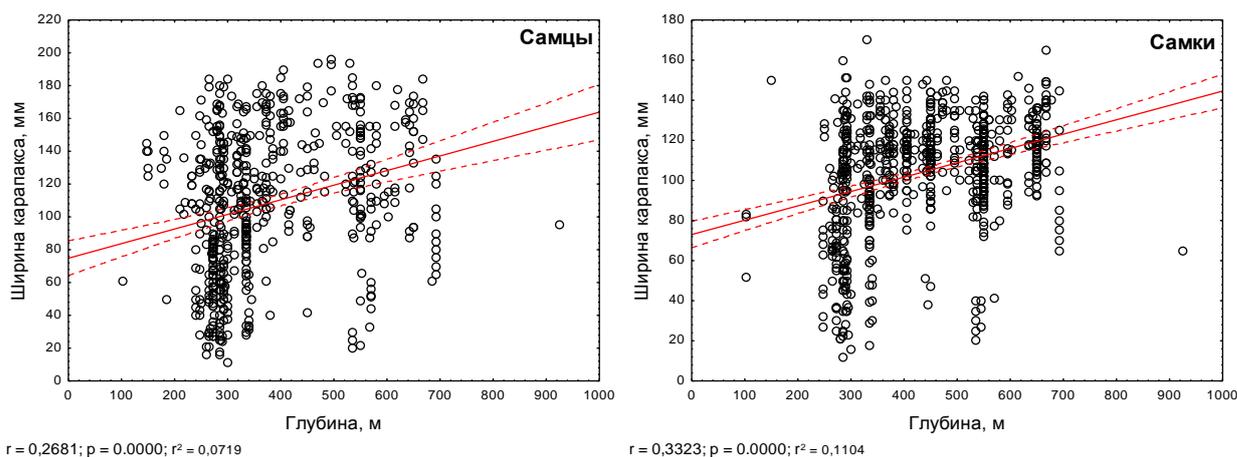


Рис. 31. Диаграммы рассеяния ширины карапакса (мм) самцов и самок равношипного краба от глубины (м) по данным траловых съёмок 1997, 2009, 2013 гг. (прямой линией указана линия тренда, пунктирными — границы 95% доверительного интервала)

Как показали дальнейшие исследования, в ловушечных сборах практически отсутствовали крабы с шириной карапакса менее 60 мм. В этой связи важным представлялось рассмотрение пространственного распределения крабов в исследованном районе в первые годы его жизни. Молодь равношипного краба с шириной карапакса от 11 до 59 мм встречалась в общей сложности на 38 траловых станциях. Уловы обозначенной размерной группы отмечались от побережья Западной Камчатки, севернее впадины ТИПРО, вдоль материкового склона в центральной части моря и до Восточного Сахалина. Крабы обозначенной размерной группы регистрировалась в диапазоне глубин от 185 до 570 м, а наиболее часто она отмечалась на станциях, расположенных в центральной части моря и северо-западнее банки Кашеварова.

Наиболее плотные скопления (более 300 экз./км²) молоди равношипого краба (11–59 мм по ширине карапакса) располагались к северо-западу от 300-метровых возвышенностей (55°16' с.ш., 149°53' в.д., 340 м) и в районе, расположенном севернее банки Кашеварова (56°30'–56°45' с.ш., 144°41'–145°21' в.д., 271–293 м) (рис. 32).

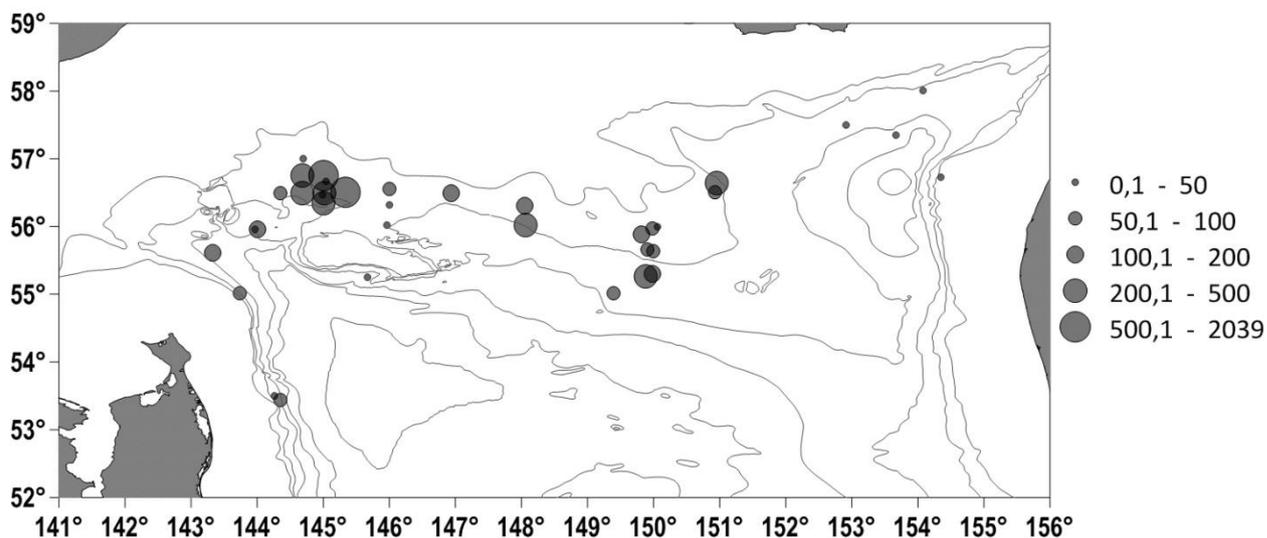


Рис. 32. Распределение равношипого краба (экз./км²) размерной группы 11–59 мм по ширине карапакса по данным траловых съёмок 1997, 2009, 2013 гг. Глубины, как на рисунке 10

В литературных источниках имеются сведения о размерном составе крабов из траловых уловов съёмок 1969 и 1989 гг. Так, по результатам съёмки 1969 г., которая выполнялась в районе Западной Камчатки, размеры ширины карапакса самцов изменялись от 20 до 200 мм, самок — в пределах 20–160 мм. Размерный состав крабов существенно различался в зависимости от района проведения работ. В северной части моря (55°–57° с.ш.) основу уловов составляла молодь краба (самцы с шириною карапакса 75–80 мм, самки — 60–65 мм), тогда как в южной части (53°–55° с.ш.) в значительной степени преобладали крупноразмерные крабы (самцы 170–175 мм, самки 125–130 мм) (Родин, 1970).

Размеры ширины карапакса самцов равношипого краба в североохотоморском районе по результатам съёмки 1989 г. изменялись от 5 до 205 мм, основу уловов составляли крупноразмерные самцы от 140 до

180 мм, с модой 160 мм. Самки были представлены особями от 10 до 160 мм, преобладали крабы от 90 до 130 мм с модой 100 мм. Также у мелкоразмерных и среднеразмерных самцов выделялись пики: 45 и 115 мм. При этом общее количество проанализированных крабов было невелико — 671 экз. (Долганов и др., 1989).

Результаты анализа распределения молоди краба в исследованном районе показывают, что зоны обитания, где краб проводит первые годы жизни, расположены повсеместно от верхней части впадины ТИНРО до восточносahalинского побережья, при этом наиболее частые и более агрегированные скопления сосредоточены в центральной части материкового склона и в районе, расположенном северо-западнее банки Кашеварова.

Ловушечные сборы. Крабы, собранные с помощью ловушек, встречались в широком размерном диапазоне: самцы от 10 до 216 мм, самки — от 18 до 185 мм по ширине карапакса. Частотное распределение самцов и самок за период исследований (1992–2015 гг.) представляло собой одновершинную кривую с модальным классом — 135–139 и 110–114 мм соответственно. Более наглядное представление о размерной структуре ловушечных уловов крабов дают результаты учётно-ловушечных съёмов, которые выполнялись по заранее намеченной сетке станций (рис. 33).

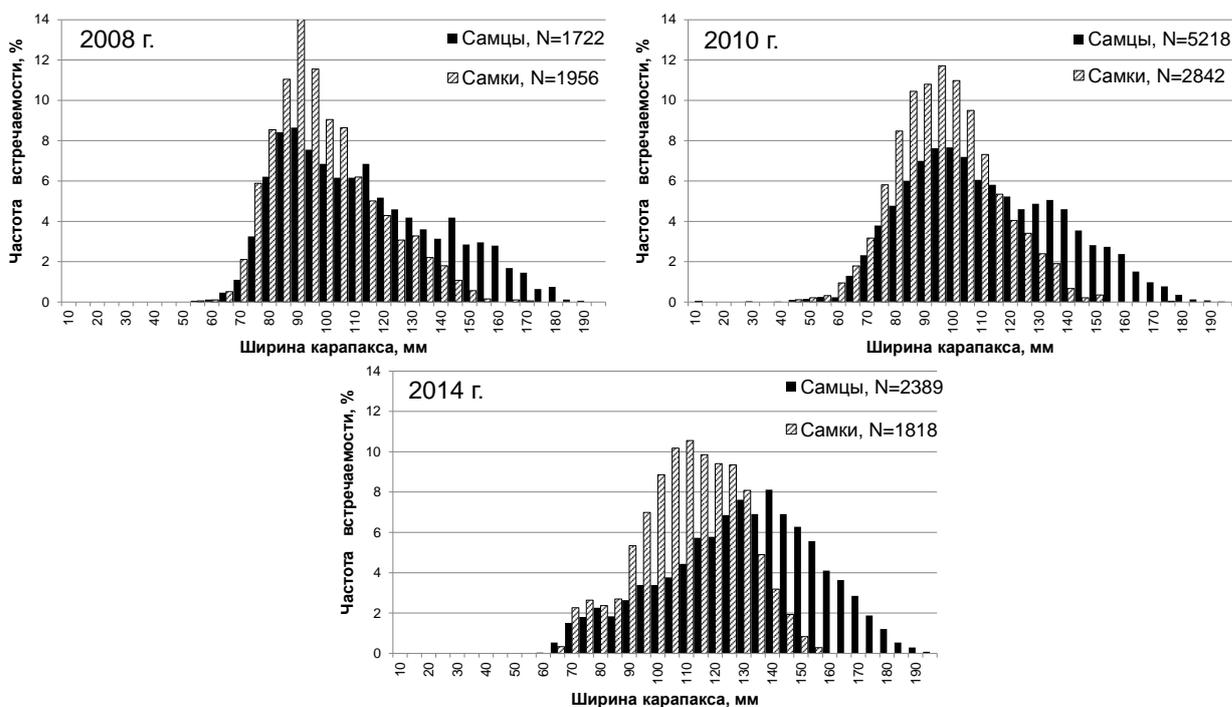


Рис. 33. Размерный состав равношипого краба из ловушечных уловов в северной части Охотского моря с использованием ловушек со стандартным размером сетного полотна (2008, 2014 гг.) и с мелкоячеистой делью (2010 г.)

Крабовыми ловушками особи равношипого краба начинают облавливаться при ширине карапакса от 60 мм, в уловах ловушек преимущественно преобладают средне- и крупноразмерные особи обоих полов. Низкая встречаемость мелкоразмерных крабов в ловушечных сборах связана как с размерами ячее, которая на стандартных крабовых ловушках, как правило, составляет 50–60 мм между узлами сетки (при таких размерах сетного полотна крабы выскальзывали сквозь него), так и одиночным образом жизни молоди крабов в первые годы их жизни.

Большинство мелкоразмерных крабов (менее 60 мм по ширине карапакса) были отобраны из ловушек, обтянутых мелкоячеистой делью (20 мм между узлами сетки). Применение подобных ловушек позволило отловить молодь крабов, не встречавшихся ранее в уловах (до 40 мм). Особи с минимальными размерами от 10 до 19 мм обнаруживались чаще всего в губках, которые концевыми ловушками порядков цеплялись со дна моря.

Естественно, что наилучшим образом распределение облавливаемой различных размерных групп краба дало бы одновременное выполнение

траловых и ловушечных станций в одних и тех же координатах. Однако подобный сравнительный анализ выполнить не удалось в силу ограниченности имеющихся данных. В тех районах, где имелись близкие по координатам и срокам сборы из ловушечных уловов, поимки крабов в тралах были единичными, поэтому сопоставить имеющиеся материалы не представлялось возможным.

В отличие от данных траловых работ, по ловушечным сборам в нашем распоряжении имеется значительно бóльший массив данных. Анализ изменения размерного состава крабов в зависимости от глубины показал, что средние размеры самцов, как и при траловых работах, имели статистически незначимую тенденцию к повышению, у самок же, напротив, наблюдалось некоторое снижение средних размеров с увеличением глубины (рис. 34).

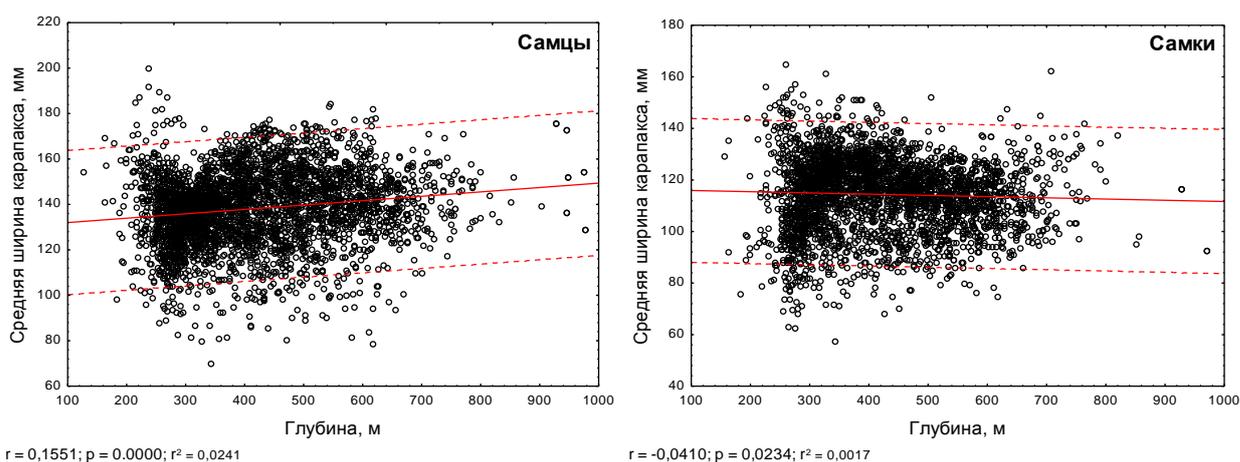


Рис. 34. Диаграммы рассеяния средней ширины карапакса (мм) самцов и самок равношипого краба от глубины (м) по данным ловушечных сборов 1992–2015 гг. (пунктирными линиями указаны границы 95% предсказательного интервала)

Общее количество анализируемых статистических квадратов составило 67 (рис. 35). Количество станций в этих квадратах существенно варьировало, однако в большей своей части объём проанализированных крабов в каждом из статистических квадратов превышал 100 экз.

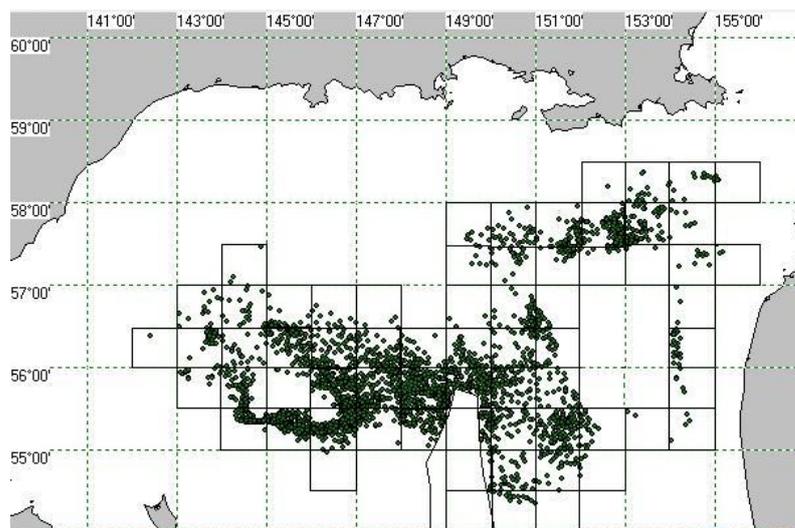


Рис. 35. Схема станций ловушечных сборов по размерному составу равношипного краба по 30-минутным статистическим квадратам

Распределение средних размеров самцов равношипного краба, построенное по статистическим квадратам, преимущественно отражало количественное распределение крупноразмерных особей. Так, наиболее крупные самцы сосредотачивались в центральной части моря восточнее банки Кашеварова в зоне, где отмечается высокая плотность поселений половозрелых самок (рис. 36). Увеличение средних размеров самцов также отмечено на границе шельфа в районе северо-восточной впадины и северо-восточнее впадины ТИНРО. В этих районах самцы регистрировались в небольших количествах, однако большинство из них имели крупные размеры. Снижение размерных характеристик самцов наблюдалось в центральной части моря — вдоль 300-метровой изобаты.

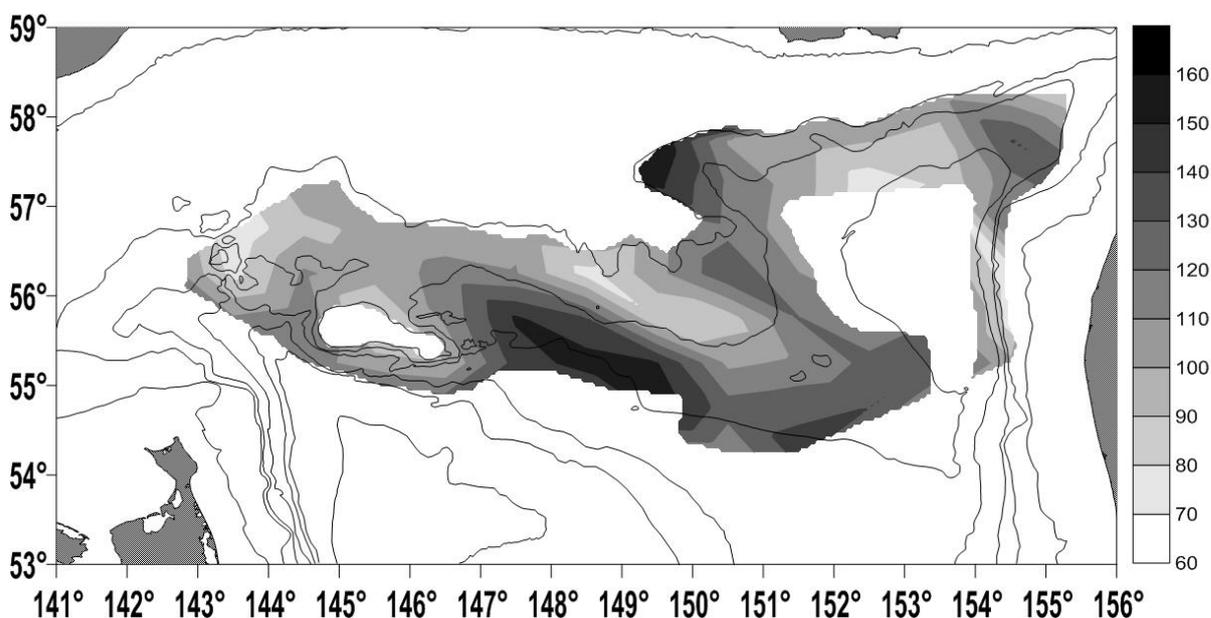


Рис. 36. Распределение средних размеров самцов равношипого краба (мм) из ловушечных уловов, построенное по статистическим квадратам. Глубины, как на рисунке 10

Особых изменений в распределении средних размеров ширины карапакса самок по сравнению с самцами на исследованной акватории не наблюдалось (рис. 37). Самки крупных размеров концентрировались в центральной части моря и в северо-восточном районе. Мелкоразмерные самки, хоть и встречались в центральной части моря на глубине, однако в количественном отношении значительно уступали крупноразмерным особям. На участке акватории от северо-восточной впадины до горла залива Шелихова мелкоразмерные самки практически отсутствовали в уловах, в то время как крупноразмерные особи регулярно встречались в небольших количествах.

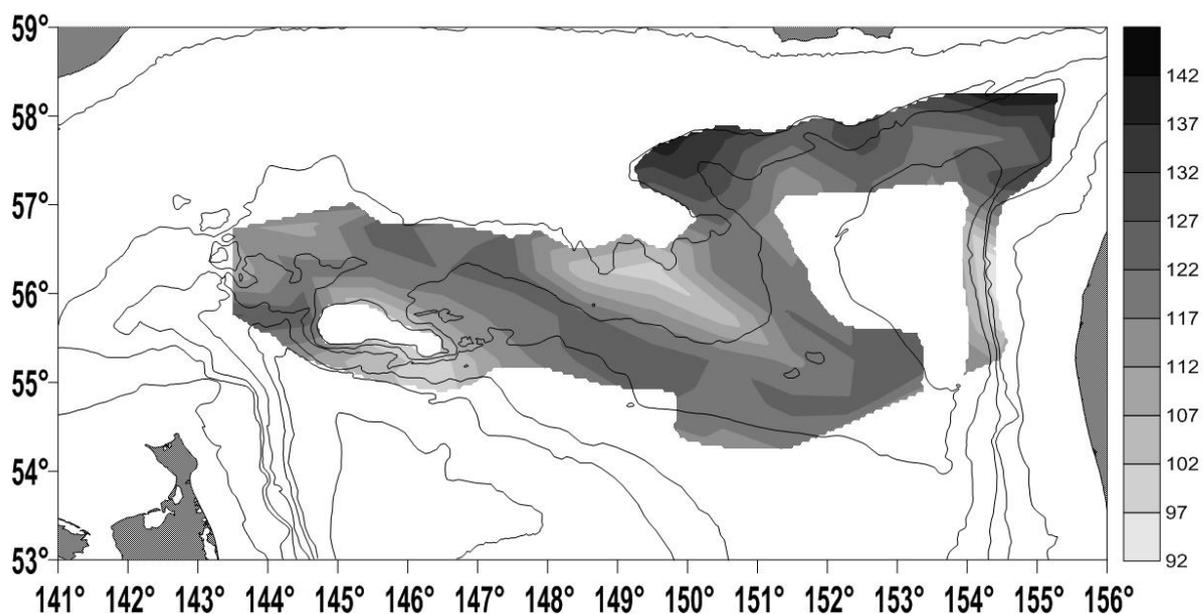


Рис. 37. Распределение средних размеров самок равношипного краба (мм) из ловушечных уловов, построенное по статистическим квадратам. Глубины, как на рисунке 10

Уменьшение размерных характеристик самок и самцов равношипного краба в центральной части моря на глубинах от 200 до 300 м обусловлено увеличением его молоди, которые в этом районе формировали несколько плотных и устойчивых скоплений.

Более объёмные и систематические данные о биологическом состоянии равношипного краба начали поступать с 1994 г., когда был налажен мониторинг его промышленного лова. В районе банки Кашеварова крабы были представлены в широком размерном диапазоне. В первые годы наблюдений размерный состав крабов чаще имел мономодальное распределение, а в некоторые годы отмечалось даже близкое к нормальному (1995 г.) с модой у самцов 140–144 мм, у самок — 105–109 мм (рис. 38).

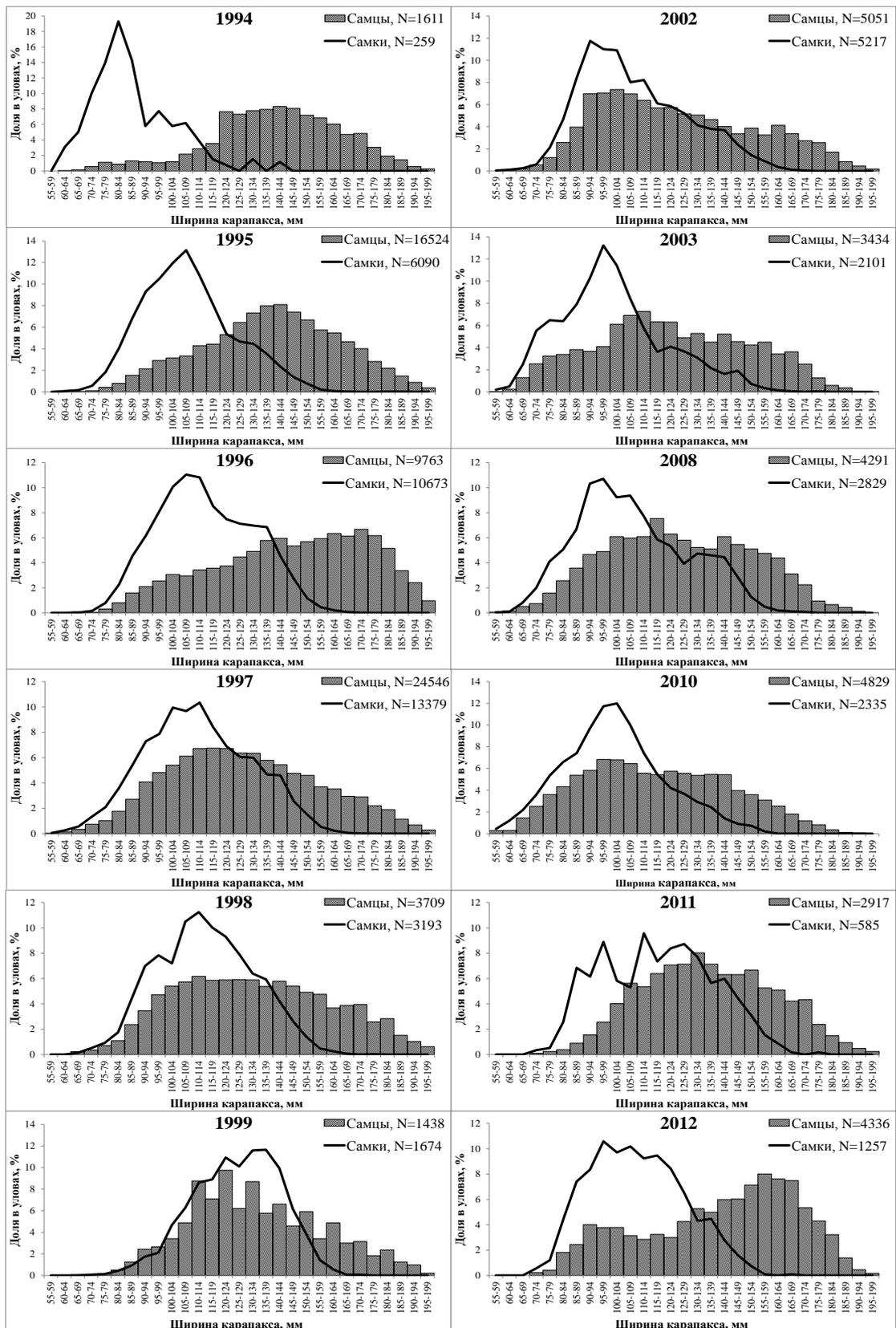


Рис. 38. Размерный состав самцов и самок равношипого краба на акватории банки Кашеварова по данным ловушечного лова

Анализ динамики размерных характеристик крабов с 1994 по 1999 гг. показал отчётливое уменьшение доли крупноразмерных особей. Особенно

резкое снижение наблюдалось в 1997 г., когда средний размер самцов уменьшился до 129 мм, а модальный класс составляли особи 115–119 мм. Такое резкое изменение размерного состава самцов стало результатом активного промышленного освоения и изъятия крупноразмерных крабов. Это подтверждается отсутствием изменений в размерном составе самок, которые, как известно, запрещены для добычи. В результате промыслового изъятия наблюдалось снижение и плотности поселений самцов. На фоне неблагоприятных изменений в состоянии равношипного краба было предложено ввести запрет на промышленный лов равношипного краба на акватории банки Кашеварова ($55^{\circ}00'–56^{\circ}00'$ с.ш. и $144^{\circ}30'–148^{\circ}00'$ в.д.) и снизить объёмы рекомендованных к вылову квот (Афанасьев и др., 1998). Действие запрета в пределах обозначенных координат вступило в силу с 2000 г.

После закрытия промышленной добычи равношипного краба на акватории банки Кашеварова, исследования в этом районе носили неперIODический характер, однако позволяли оценить наблюдавшиеся изменения в его размерном состоянии. В первые годы после закрытия района (2002–2003 гг.) размерный состав крабов был близок к частотному распределению особей, собранных в конце 90-х годов прошлого столетия. Немного позже наблюдались некоторая стабилизация в размерном составе самцов и постепенное увеличение средних размеров промысловых крабов, за исключением 2010 г. В обозначенный год работы выполнялись по заранее намеченной сетке станций, в том числе на скоплениях молоди равношипного краба.

В 2012 г. основной материал собирался на скоплениях краба с высокой долей особей промыслового размера, что повлияло на увеличение модального класса самцов (155–159 мм) и их среднего размера — 140,1 мм.

В отличие от самцов, у самок изменения в размерном составе были не столь существенными. Из года в год основу уловов составляли крабы от 90 до 115 мм, в некоторые годы отмечались резкие изменения размерного

состава, однако в большей степени они были связаны с районом проведения работ. Так, в 1999 г. в целях поиска новых скоплений промысловых самцов, исследованная площадь была значительно расширена, в её пределах были обнаружены поселения крупноразмерных самок.

Размерный состав самцов на материковом склоне в центральной части моря, также как на акватории банки Кашеварова, состоял из крабов разных размерных групп (рис. 39, 40). Накопленный за эти годы материал демонстрировал преобладание в этой части моря в первые годы исследований (1995–2000 гг.) высокой доли крупноразмерных особей.

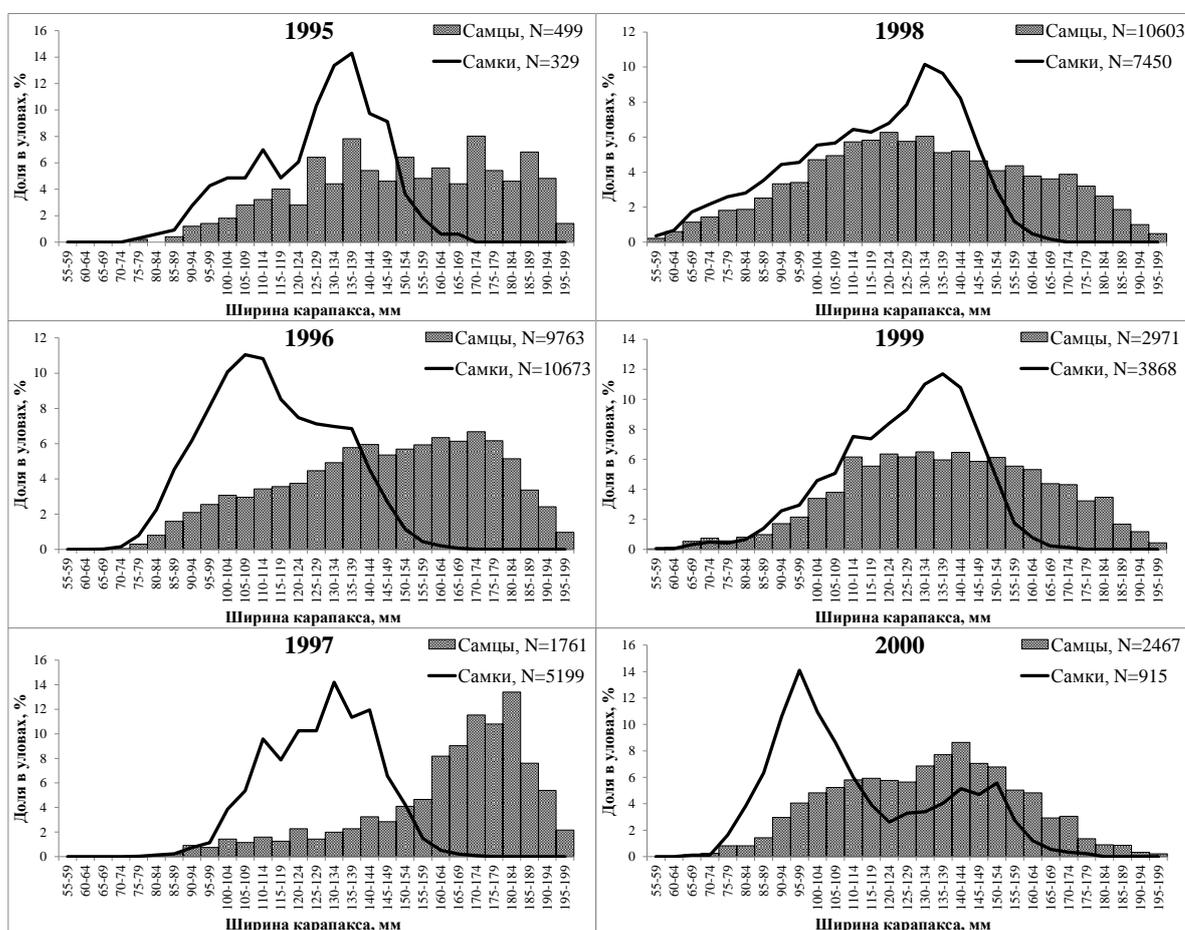


Рис. 39. Размерный состав самцов и самок равношипового краба на североохотоморском склоне по данным ловушечного лова в период с 1995 по 2000 гг.

Промысловая нагрузка на этот участок материкового склона была менее значительной, чем на акваторию банки Кашеварова, по крайней мере, до 2000 г. Значительных изменений в размерном составе крабов в пределах обозначенного района не наблюдалось. Промысловое изъятие

крупноразмерных самцов происходило на значительной площади материкового склона, к тому же объёмы рекомендованных к вылову квот к этому времени значительно сократились. В поисках промысловых скоплений крабов исследовательские работы были значительно расширены в восточном направлении. Найденные в этой части поселения крабов были включены в промышленный оборот, тем самым промысловая нагрузка на североохотоморский район стала более равномерной.

В последние годы отмечалось некоторое увеличение доли крупноразмерных крабов, что свидетельствует о хорошем пополнении этой группы. Размерный состав самцов в большей части представлял мономодальное распределение, однако нередко отмечались и полимодальные кривые, которые чаще проявлялись при уменьшении количества проанализированных крабов.

Северо-восточный участок, включающий материковый склон у Западной Камчатки, по обеспечению статистическим материалом — самый ограниченный. Наиболее репрезентативные данные по этому району были собраны в 1998 г. и с 2002 по 2006 гг., однако их объём несравним с количеством крабов, проанализированных из центральной части моря.

Размерный состав крабов, обитающих в этой части исследованного района, характеризовался преобладанием особей меньшего размера по сравнению с предыдущими двумя участками. Распределение самцов носило чаще полимодальный характер, что может быть обусловлено более компактным обитанием крабов на узком материковом склоне по сравнению с североохотоморским районом, и соответственно, большей облавливаемостью разных размерных групп краба.

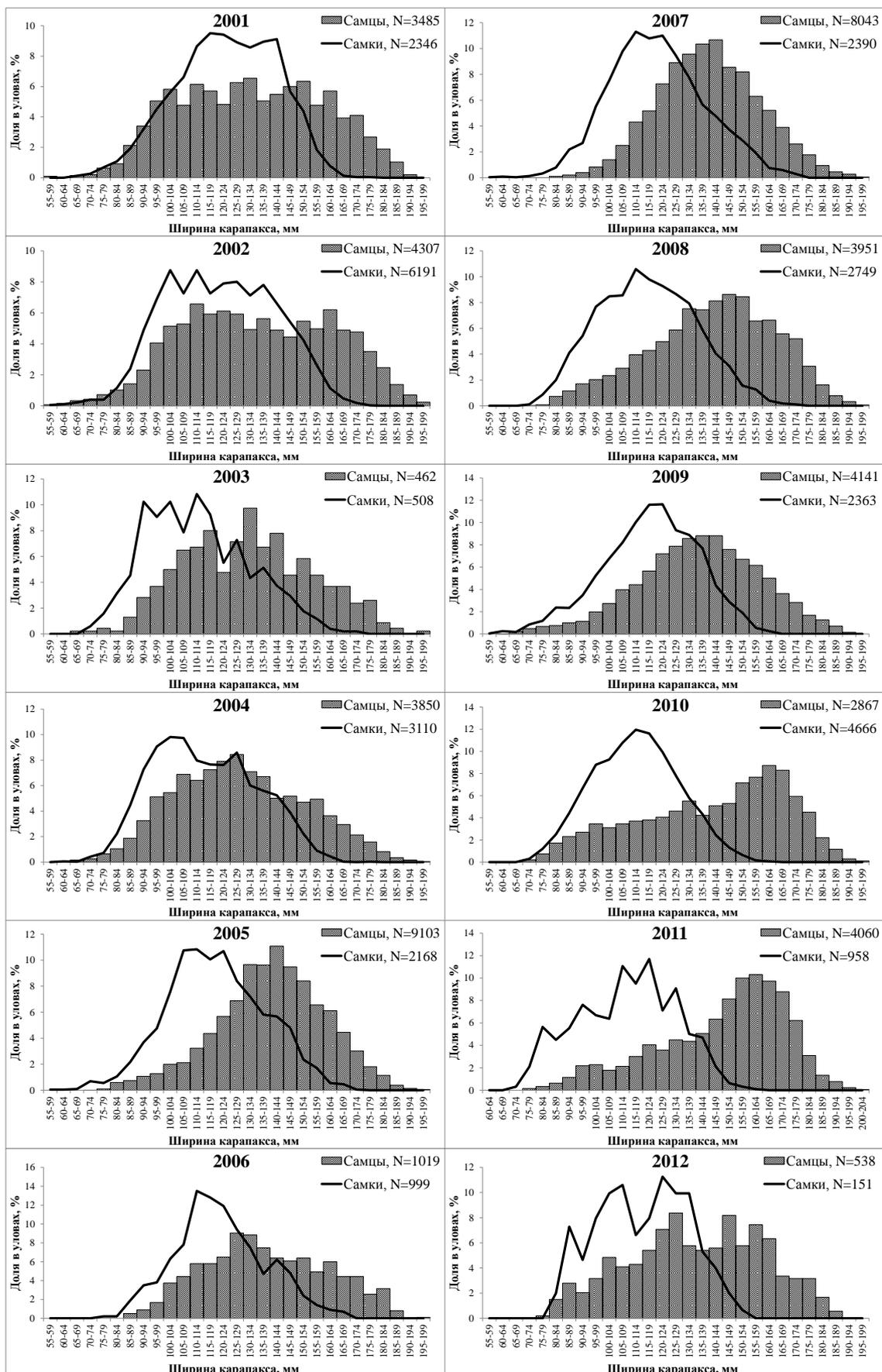


Рис. 40. Размерный состав самцов и самок *L. aquispinus* на североохотоморском склоне по данным ловушечного лова в период с 2001 по 2012 гг.

Как видно из представленного материала на всех выделенных нами участках в уловах присутствовали различные размерные группы краба. На акватории банки Кашеварова преобладали промысловые самцы, доля которых в разные годы исследований колебалась от 29 до 98%. При этом, в первые годы активного промыслового изъятия (1994–1997 гг.) доля промысловых самцов в этом районе составляла в среднем 63%, однако позже (2002–2003 гг.) она снизилась до 40% вследствие промыслового изъятия крупноразмерных особей, осуществлявшегося в этом районе до 2000 г. Доля самцов в среднем по району за все годы исследований составила 62%. Самки также были представлены большей своей частью крупноразмерными половозрелыми особями. Неполовозрелые самки в основном встречались на локальных участках исследованного района, образуя при этом скопления высокой плотности.

В центральной части материкового склона доля промысловых самцов значительная, как и на акватории банки Кашеварова. Соотношение полов по данным ловушечных уловов практически равное, однако, отмечаются участки с преобладанием половозрелых и неполовозрелых самок. Размерная структура крабов в северо-восточном районе характеризовалась сильным варьированием в зависимости от участков, на которых была собрана информация, что, вероятно, обусловлено малочисленностью выборок, полученных из этой части исследованного района.

Равношипый краб ведёт подвижный образ жизни и в одних и тех же районах, но в разное время, сохраняется тип его размерной структуры, т.е. существует устойчивая пространственная сегрегация между определенными размерными группами. Знание о пространственно-временной изменчивости размерного состава имеет большое значение при эксплуатации популяции промысловых видов, так как это позволяет выбрать оптимальную модель распределения промысловых усилий, а также внедрить различные меры регулирования промысла (Буяновский, 2004, 2005).

Пространственно-временная изменчивость размерного состава равношипного краба в большей степени подходит к сегрегированному типу. При сегрегированном типе в разных районах должен быть установлен разный режим долговременной эксплуатации, а в районах обитания молодежи промысел следует полностью запретить, в то время как в районах обитания взрослых особей его можно усилить (Буяновский, 2004, 2005).

Линочные процессы

Ракообразные покрыты жёстким хитиновым панцирем — экзоскелетом, наличие которого препятствует их непрерывному росту. Увеличение размеров тела или рост у них связан с периодически повторяющимися сменами панциря. При сбрасывании старого панциря ракообразные быстро растут до тех пор, пока новый панцирь не затвердеет. Процесс смены панциря называется линькой и протекает в течение короткого промежутка времени, а временной интервал между линьками, по устоявшейся терминологии, называется межлиночным периодом, который у крупных представителей ракообразных может длиться до нескольких лет. На основе данных о состоянии панциря можно судить о том, насколько давно произошла линька или как скоро она может вновь произойти (Виноградов, 1941, 1947; Иванов, Стрелков, 1949).

Линочный цикл равношипного краба изучен недостаточно, однако сведения из литературных источников позволяют восполнить пробелы о биологии вида. Так, наблюдения за исследуемым объектом в лабораторных условиях показали, что продолжительность развития личинки от вылупления до I мальковой стадии (при температуре +3°C и солёности 33–34 ‰) составляла в среднем 148 дней. Зависимость длительности периода развития от температуры воды имела следующий вид: период развития (суток) = $-35,82(°C)+1,96(°C^2)+238,6$; $r^2=0,99$. Каждый градус повышения температуры воды сокращал продолжительность периода их развития, примерно на 9%.

На первой мальковой стадии крабы имеют длину карапакса в среднем 2,5 мм и высоту клешни 0,57 мм. После смены панциря длина карапакса крабов размерной группы от 2 до 35 мм увеличивается в среднем на 28%, а высота клешни — на 33% (Paul, Paul, 1999, 2001б).

Выполнение исследования показали, что закономерностей в доминировании крабов по стадиям линочного цикла в зависимости от времени года не обнаружено (рис. 41). Крабы в послелиночном и предлиночном состоянии встречались в незначительных количествах в течение календарного года. Изменения были несущественными и в большей степени зависели от района проведения работ, чем от времени года. Доля крабов с отвердевшим после линьки панцирем в 3 ранней стадии линочного цикла варьировала поквартально от 13 до 65%. Доля крабов в 3 средней и 3 поздней стадии линочного цикла изменялась от 24 до 76% и от 3 до 59% соответственно.

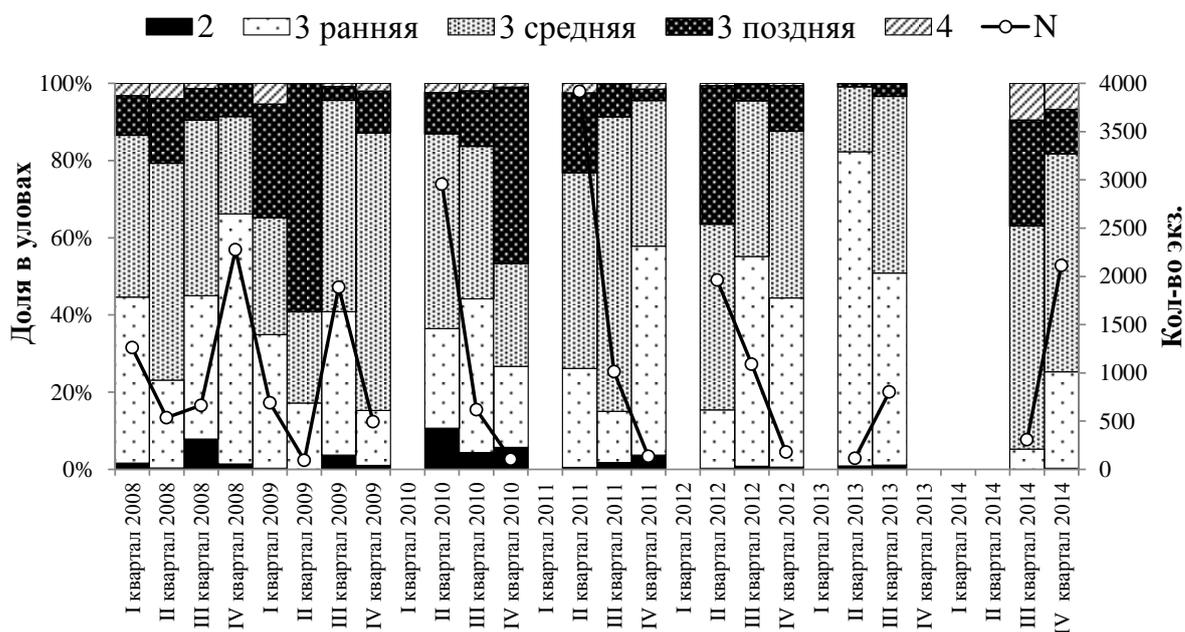


Рис. 41. Линочное состояние самцов равношипого краба промыслового размера поквартально с 2008 по 2014 гг.

Анализ распределения равношипого краба по глубинам также не выявил горизонты, на которых преобладали крабы в какой-либо стадии линочного цикла. Крабы в послелиночном и предлиночном состоянии присутствовали во всём исследуемом диапазоне глубин. Однако к периферии

батиметрических границ, где регистрировался исследованный объект, наблюдалось увеличение относительного количества особей с ещё неокрепшим после линьки панцирем, тогда как в среднем диапазоне глубин в большей степени преобладали крабы с постаревшим панцирем (рис. 42).

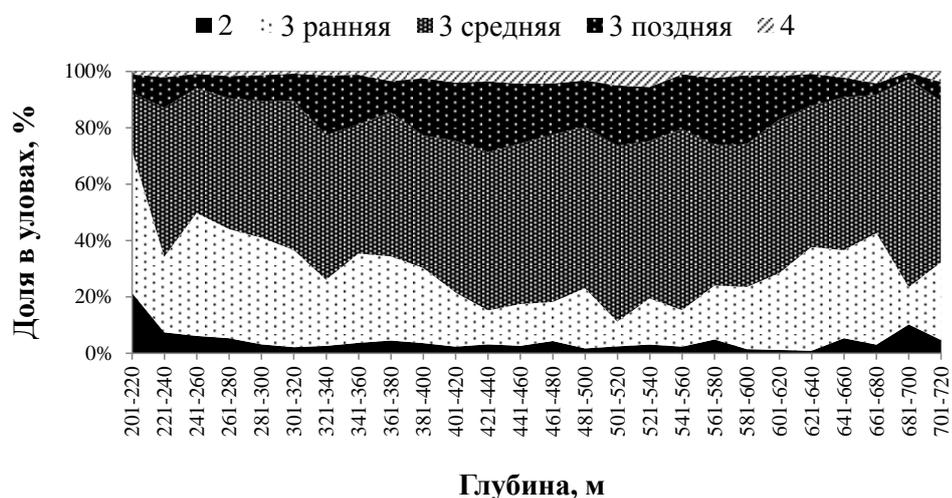
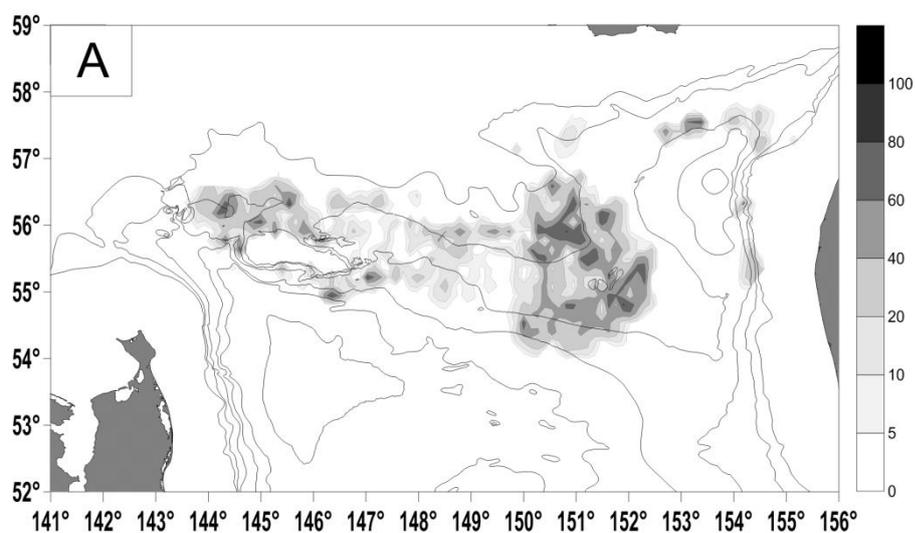
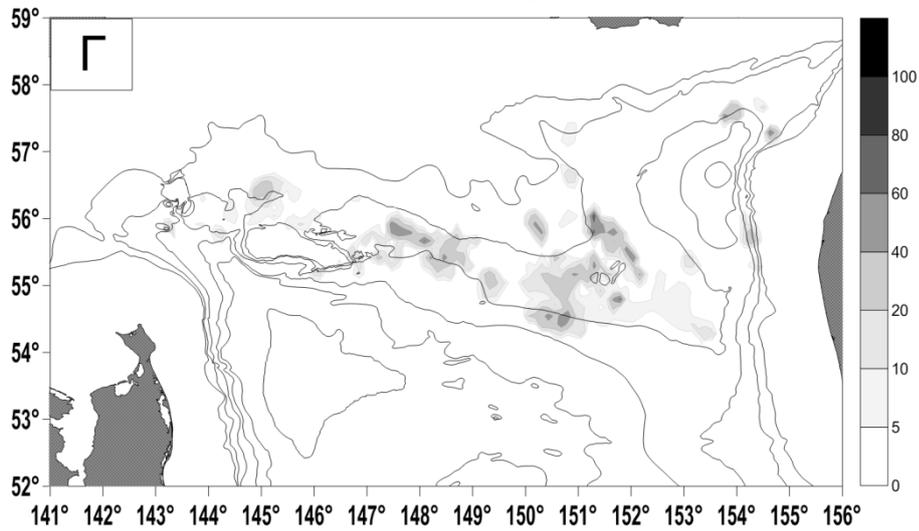
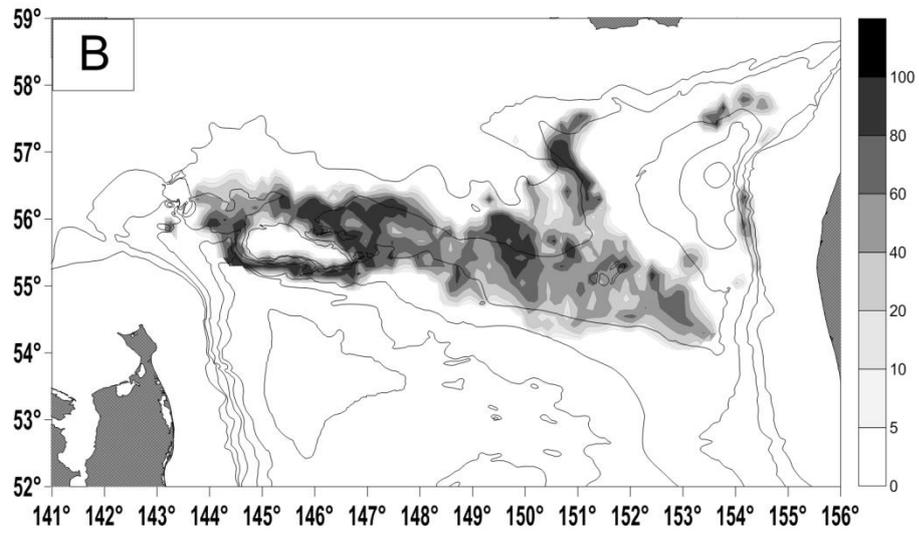
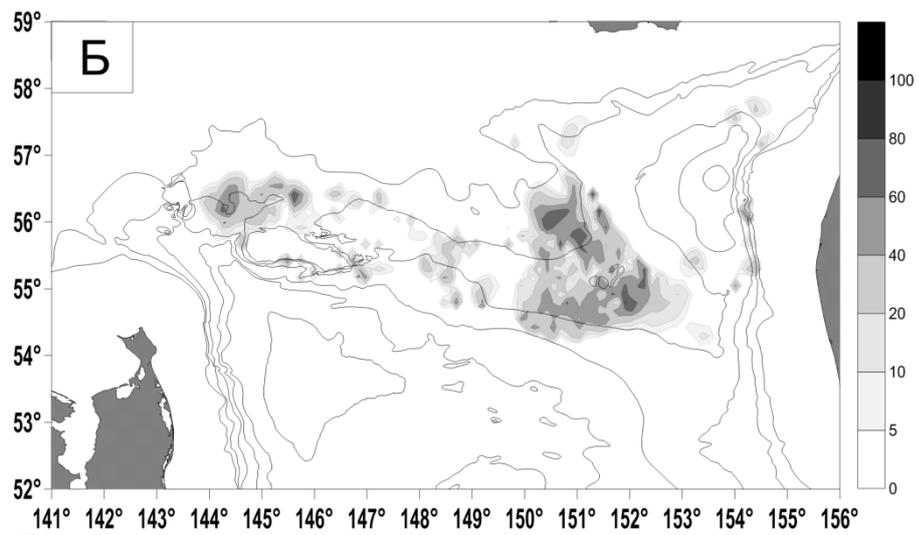


Рис. 42. Распределение промысловых самцов равношипого краба по глубинам в зависимости от состояния их панциря

Крабы в предлиночном состоянии преимущественно встречались в центральной части моря и распространялись широкой полосой от восточных склонов банки Кашеварова до 300 метровых возвышенностей. Повышение доли их в уловах также наблюдалось на различных участках материкового склона (рис. 43).





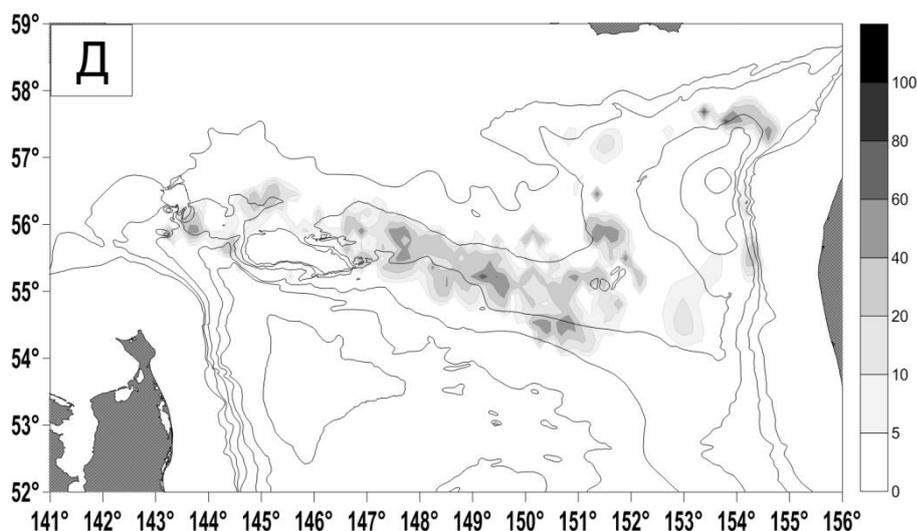


Рис. 43. Распределение промысловых самцов равношипового краба (А — 2 СЛЦ, Б — 3 ранняя СЛЦ, В — 3 средняя СЛЦ, Г — 3 поздняя СЛЦ, Д — 4 СЛЦ), %. Глубины, как на рисунке 10

Крабы в послелиночном состоянии (во 2 СЛЦ) встречались на обширной акватории, а наибольшее их количество в пробах приходилось на восточную часть моря — в районе 300 метровых возвышенностей и северо-западнее банки Кашеварова. Также они присутствовали в центральной части моря у верхней границы материкового склона.

Самцы в предлиночном состоянии сосредотачиваются в зонах с повышенной концентрацией половозрелых самок (см. рис. 20), где, вероятно, и происходит их линька. После смены панциря особи активно мигрируют на участки с развитой эпифауной для нагула в пределах материкового склона, при этом они могут перемещаться от мест их линьки в сторону меньших глубин и на более глубоководные участки морского дна.

Системности в распределении крабов по стадиям линочного цикла в ходе выполненных исследований в зависимости от сезона года не выявлено. Для крабов, обитающих в районе Курильских островов, также отмечено отсутствие сезонности в линочных процессах (Низяев, 2002а, 2005). Аналогичные данные о растянутости линочных процессов были получены в ходе наблюдений за крабами в искусственно созданных условиях. Смена панциря у крабов происходила в каждом месяце в течение календарного

года, при этом наибольшее количество линяющих особей обоих полов отмечалось в период с мая по октябрь (Paul, Paul, 2000).

Для определения продолжительности периода между линьками и диагностирования длительности стадий личиночного цикла использовались результаты мечения. Для решения данной задачи использовались крабы с неокрепшим после линьки панцирем (2 СЛЦ). Крабы, у которых недавно сменился панцирь, в ловушечных уловах встречаются редко и за период исследований удалось пометить 1567 крабов в подобном личиночном состоянии, а повторно поймано всего 55 экземпляров. Малочисленность выборки — основной недостаток выполненных исследований, однако большая часть крабов метилась и осматривалась после их повторного вылова автором, что позволило снизить субъективные оценки, превалирующие особенно в описаниях стадий состояния панциря. Результаты вторичных поимок крабов, выпущенных во 2 СЛЦ, представлены в таблице 5.

Таблица 5. Количество повторно пойманных самцов равношипового краба, выпущенных во 2 СЛЦ, и состояние их панциря по размерным группам

Кол-во суток	Размерные группы, мм			
	113–129	130–149	150–169	170–193
< 20	2 СЛЦ — 1	2 СЛЦ — 3 3 ранняя СЛЦ — 1	2 СЛЦ — 2 3 ранняя СЛЦ — 1	3 ранняя СЛЦ — 3
21–59	—	3 ранняя СЛЦ — 1	—	—
60–119	3 ранняя СЛЦ — 1	—	3 ранняя СЛЦ — 1	—
120–179	—	3 ранняя СЛЦ — 5	3 ранняя СЛЦ — 1	3 ранняя СЛЦ — 3
180–239	—	3 ранняя СЛЦ — 2 3 средняя СЛЦ — 1	3 ранняя СЛЦ — 3 3 средняя СЛЦ — 2	3 ранняя СЛЦ — 2 3 средняя СЛЦ — 1
240–299	3 средняя СЛЦ — 1	3 средняя СЛЦ — 2	3 ранняя СЛЦ — 1 3 средняя СЛЦ — 1	—
300–359	—	3 средняя СЛЦ — 2	—	—
360–419	—	—	3 средняя СЛЦ — 1	—
420–479	—	3 средняя СЛЦ — 1	—	—
540–599	—	3 поздняя СЛЦ — 1 3 ранняя СЛЦ — 1 (Линял)	3 средняя СЛЦ — 2 3 поздняя СЛЦ — 1	—
600–659	3 ранняя СЛЦ — 1 (Линял)	3 поздняя СЛЦ — 1	—	—

840–899	—	3 поздняя СЛЦ — 1	—	—
1020–1079	3 средняя СЛЦ — 1 (Линял)	—	—	3 поздняя – 4 СЛЦ — 1
1140–1199	—	3 поздняя — 1 (Линял)	—	—
2170	—	—	3 поздняя СЛЦ — 1 (Линял)	—

Примечание: исключены периоды, в которых поимок крабов не было

Первые крабы, панцирь которых был отнесён к 3 ранней стадии линочного цикла, регистрировались в уловах спустя 14 дней после их выпуска, а наибольший период для этой стадии составил 249 суток (ШК — 159 мм) (рис. 44). Крабы в 3 средней стадии регистрировались в уловах спустя 201–565 суток. При этом у трёх особей по истечению 201–300 суток, состояние карапакса оценивалось как переходное — от 3 ранней к 3 средней СЛЦ. В 3 поздней СЛЦ крабы отлавливались спустя 579 суток. Наибольший межлиночный период принадлежал крабу размером 176 мм, он оставил 1022 суток. На момент поимки состояние панциря краба по всем признакам было отнесено к 3 поздней СЛЦ, переходящей к предлиночную стадию. Последующие поимки крабов больше этого срока повторно регистрировались, но уже без временных меток.

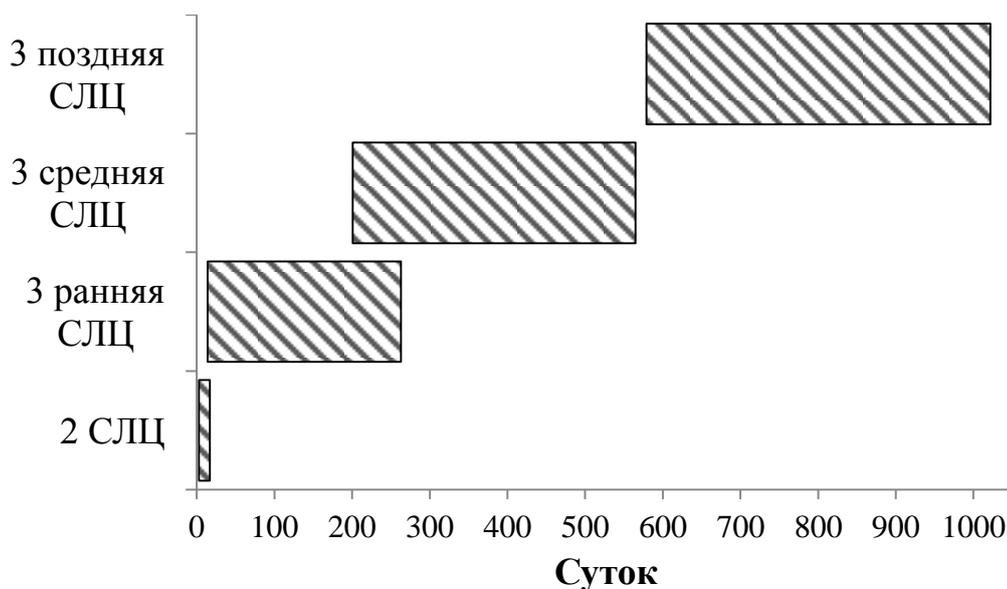


Рис. 44. Продолжительность стадий линочного цикла у самцов равношипного краба по данным мечения

Сопоставимые результаты по максимальной продолжительности межлиночного периода у крупноразмерных самцов равношипого краба были получены для вод залива Аляски (Koeneman, Buchanan, 1985) и Курильской гряды (Живоглядова, 2006), где он достигал 33–34 месяцев.

Для определения прямого прироста крабов в естественных условиях применялось мечение (табл. 6). Метки ставились крабам разных размерно-функциональных групп, однако большинство повторно пойманных особей, у которых произошла смена панциря, было представлено крупноразмерными самцами. Приросты крабов изменялись в пределах от 10 до 35 мм по ширине карапакса, по длине карапакса — от 9 до 31 мм, при экспозиции роста крабов от 117 до 1438 суток.

Таблица 6. Результаты мечения самцов равношипого краба, перелинявших за время пребывания в естественной среде обитания

Выпуск	Поимка	Пребывание в среде, сут.	ШК1	ШК2	ДК1	ДК2	Δ ШК	Δ ДК
14.08.2009	07.11.2010	450	149	170	142	161	21	19
08.09.2009	06.12.2012	1185	140	159	134	151	19	17
27.09.2009	19.03.2010	173	120	130	116	125	10	9
28.09.2009	13.04.2011	562	144	165	137	156	21	19
05.10.2009	30.01.2010	117	158	170	150	161	12	11
14.06.2010	09.07.2011	390	163	180	154	169	17	15
17.06.2010	31.10.2013	1232	139	160	133	152	21	19
21.06.2010	20.10.2012	852	149	165	142	156	16	14
24.07.2010	19.11.2013	1214	143	158	137	150	15	13
17.06.2010	25.04.2014	1408	130	153	125	145	23	20
14.06.2010	22.05.2014	1438	120	155	116	147	35	31

Примечание: Δ ШК, Δ ДК — приросты по ширине и длине карапакса, мм

Оценка величины прироста осложняется тем, что точно не известно сколько раз линяли крабы. Крабы с наибольшей экспозицией в 1408 и 1438 суток, вероятно, линяли минимум два раза, учитывая, что особи размерной группы (113–129 мм), выпущенные во 2 СЛЦ, сменили панцирь спустя 647 суток. Остальные крабы, учитывая длительность межлиночного периода (рис. 45), очевидно, линяли по одному разу. Тогда прирост самцов, вычисленный по результатам мечения, изменялся по ширине карапакса от 10

до 21 мм, по длине карапакса — от 9 до 19 мм, при среднем значении $16,9 \pm 1,3$ мм и $15,1 \pm 1,2$ мм соответственно.

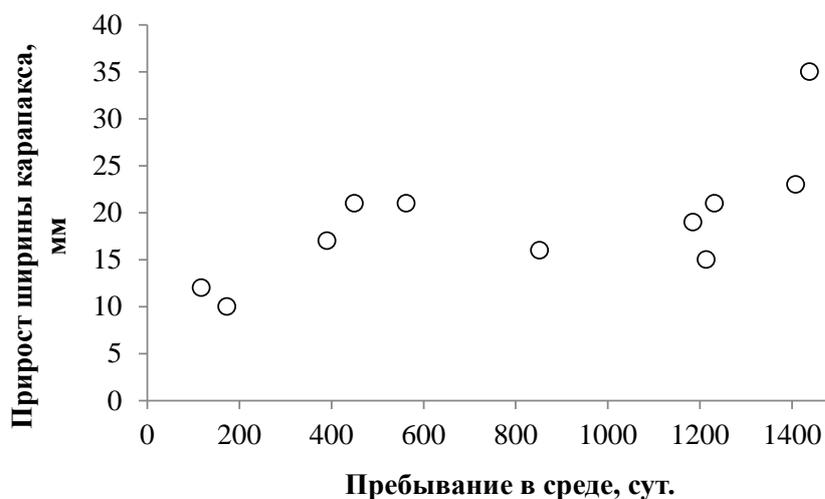


Рис. 45. Прирост ширины карапакса самцов краба в зависимости от времени пребывания в среде обитания

Ширина карапакса самцов анализируемой размерной группы после смены панциря (за исключением крабов, перелинявших, вероятно, два раза) в среднем увеличилась на 11,6%, длина — на 10,9%. Сопоставимые результаты были получены при наблюдении за крабами в искусственно созданных условиях: длина карапакса самцов размерной группы от 95 до 155 мм после смены панциря увеличивалась в среднем на 10%, самок — на 5% (Paul, Paul, 2000).

Логистическая кривая, построенная на основе имеющихся данных о частоте линьки крабов с метками, показала, что 50% вероятность линьки приходится на самцов с размером ширины карапакса 161,4 мм. Вероятность линьки рекрутов, т.е. крабов которые пополняют промысловый запас после смены панциря, составляет 87%, пререкрутов — 92% (рис. 46).

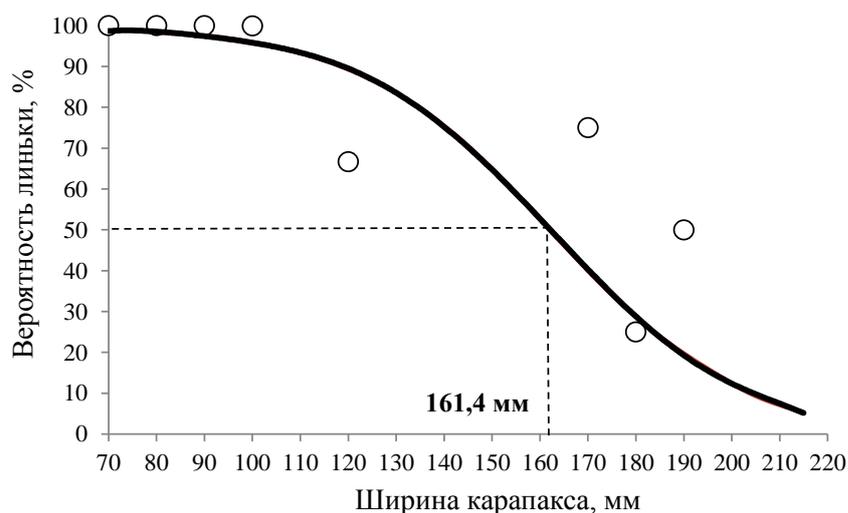


Рис. 46. Вероятность линьки самцов краба (сплошная линия — моделируемая логистическая кривая, пунктирная — порог 50% вероятности, \circ — эмпирические данные)

Размерный состав самцов равношипого краба варьировал от 40 до 216 мм по ширине карапакса, самок — от 46 до 178 мм. Оценки параметров уравнения Берталанфи приведены в таблице 7, кривые роста самцов и самок представлены на рисунке 47.

Таблица 7. Параметры уравнения Берталанфи для самцов и самок равношипого краба из центральной части Охотского моря

Метод	L_{∞}	K	t_0
SLCA, самцы	252	0,081	0,4
SLCA, самки	165,3	0,13	0,51
Восстановленная кривая, самцы	296	0,073	0,4

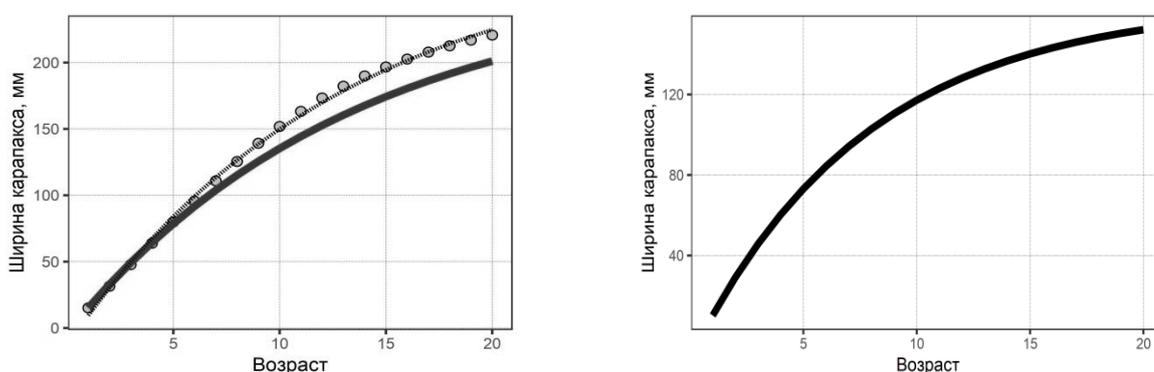


Рис. 47. Расчётные кривые роста самцов (слева) и самок (справа) равношипого краба в северной части Охотского моря (сплошная линия — метод SLCA, \odot — по результатам мечения)

Значение асимптотической ширины W_{∞} в рассматриваемом районе обитания равношипого краба для самцов по методу SLCA составила 252 мм, самок — 165,3 мм. Восстановленная кривая для самцов краба показала несколько больший результат W_{∞} равный 296 мм. Константа роста K определяет, как быстро вид достигает теоретическую максимальную ширину карапакса, у самцов равношипого краба из рассматриваемого нами района она варьировала в относительно небольших пределах по SLCA и восстановленной кривой 0,081 и 0,073 соответственно.

Данные, полученные методом SLCA, свидетельствуют, что самцы краба достигают промыслового размера (130 мм по ширине карапакса) в возрасте 9 лет. Кривая, восстановленная по данным мечения, демонстрирует близкие, но несколько сниженные оценки по возрасту, при котором самцы достигают промысловой меры, — 8 лет.

В ходе выполненных исследований установлено, что процесс линьки у краба растянут во времени и характерных зависимостей его протекания не наблюдается. Увеличение доли крабов в послелиночном и предлиночном состоянии в большей степени зависит от района работ. Отмеченное увеличение доли крабов с постаревшим панцирем на средних глубинах становится следствием их миграций в репродуктивные зоны для участия в процессах воспроизводства. Увеличение доли крабов в послелиночном состоянии на меньших глубинах связано с их нагульными миграциями. Нахождение крабов с неокрепшим после линьки панцирем на значительных глубинах по нашему мнению связано с тем, что крабы, участвовавшие в нересте, линяли на смежных более глубоководных участках.

Внутривидовая морфологическая изменчивость

Внутривидовая дифференциация крабов по морфологическим признакам в северной части Охотского моря освещалась в частности при изучении шельфового краба-стригуна опилю (Карасёв, 2014), северной

креветки *Pandalus borealis* Krøyer, 1838 и углохвостой креветки *Pandalus goniurus* Stimpson, 1860 (Бандурин, Карпинский, 2015). В ходе выполненных А.Н. Карасёвым (2014) исследований были определены достоверно различающиеся наборы морфологических признаков, которыми обладали самцы краба из различных географических районов его обитания. Выявленные различия были обусловлены специфическими условиями жизнедеятельности краба и низкой миграционной активностью терминальных (широкопалых) самцов, несмотря на непрерывность их скоплений формирующих в северной части Охотского моря. К.В. Бандуриным и М.Г. Карпинским (2015) исследовались межгрупповые различия северной креветки из двух районов: Притауйского и Ионно-Кашеваровского, углохвостой креветки — из зал. Шелихова и Шантарского района. Результаты выполненных исследований показали, что в процессе онтогенеза, пропорции тела северной креветки, как и углохвостой креветки, достоверно меняются. В тоже время различия между одинаковыми размерно-функциональными группами креветок из различных участков Охотского моря, несмотря на их значительную пространственную разобщенность, статистически не значимы.

Равношипый краб в исследованном районе не образует обособленных группировок, за исключение поселений на западнокамчатском шельфе, скопления которых разграничены от североохотоморских желобом Лебеда и глубоководной котловиной впадины ТИПРО. Для изучения внутривидовой изменчивости краба по морфологическим признакам в пределах исследуемого района проводился отбор проб на отдельных участках его обитания, расположенных по возможности на равном удалении друг от друга (рис. 48).

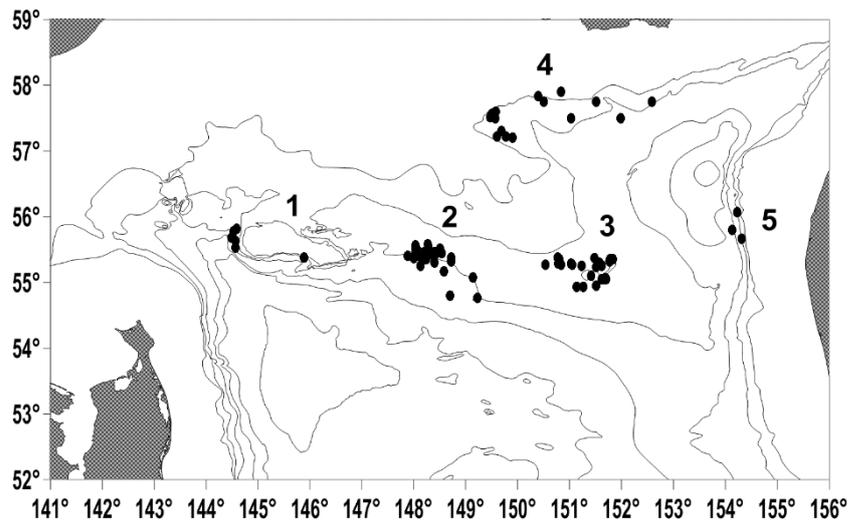


Рис. 48. Районы отбора проб крабов на морфометрический анализ: 1 — западный, 2 — центральный, 3 — восточный, 4 — северо-восточный, 5 — западно-камчатский. Глубина, как на рисунке 10

Для исключения влияния аллометрии, отбирались самцы с шириной карапакса от 126 до 196 мм с развитой правой клешней, одинаково объёмно представленные на всех участках исследованного района. Для анализа отбирались нетравмированные крабы, в том числе исключались особи с высокой степенью регенерации конечностей. Всего было измерено 638 самцов равношипового краба.

В дискриминантную модель с пошаговым включением переменных вошли 23 из 26 признаков. Расположение выборок в плоскости двух первых канонических переменных, охватывающих 79,1% межгрупповой дисперсии, представлено на рис. 49.

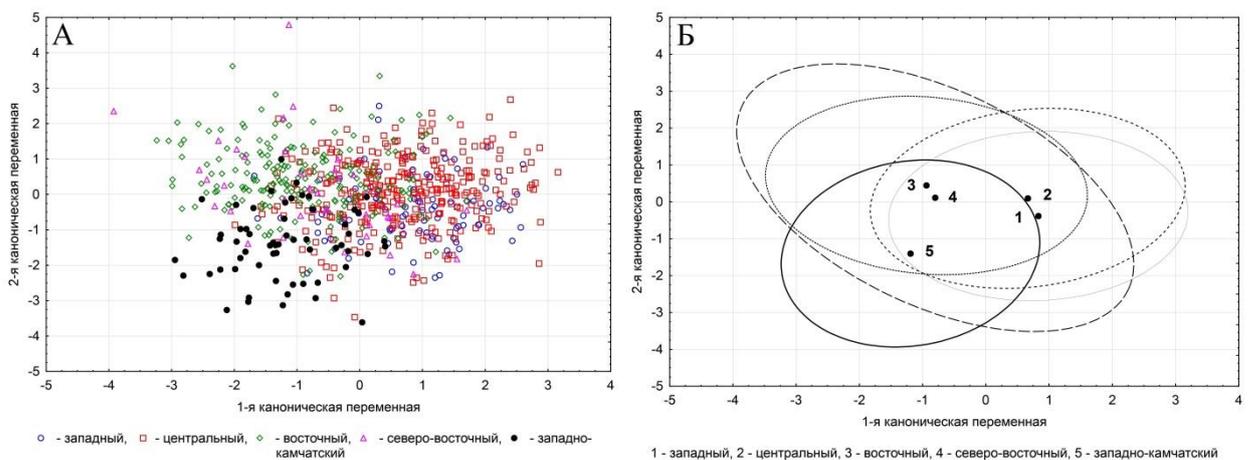


Рис. 49. Взаиморасположение морфометрических выборок краба (А) и их центроидов (Б) в плоскости первых канонических переменных

Как видно из рисунка и вторичных матриц дискриминантного анализа (табл. 8), центроиды выборок крабов из разных районов отбора проб располагаются близко друг от друга. Нулевая гипотеза о совпадении центроидов выборок для всех участков отбора проб не была опровергнута на высоком уровне значимости ($p < 0,01$). Иными словами, проанализированные особи крабов из разных районов его обитания по морфометрическим признакам являются выборкой из одной генеральной совокупности.

Таблица 8. Квадрат расстояния Махаланобиса D_M^2 между центроидами выборок крабов (верхний правый угол) и F-уровни удалённости их центроидов друг от друга (нижний левый угол)

Районы	Западный	Центральный	Восточный	Северо-восточный	Западно-камчатский
Западный	–	1,86	4,39	4,80	6,76
Центральный	5,96	–	2,98	3,20	5,68
Восточный	12,42	15,33	–	1,41	3,76
Северо-восточный	5,59	4,57	1,90	–	3,69
Западно-камчатский	10,73	12,04	7,32	3,61	–

При очевидной пространственной изоляции поселений крабов на западнокамчатском шельфе, которые разграничены от североохотоморских скоплений желобом Лебеда и глубоководной котловиной впадины ТИНРО, статистически значимых различий между ними не выявлено, что указывает на сходство условий жизни крабов или активные миграции крабов между имеющимися группировками. Популяции крабов, обитающие в районе островов Курильской гряды, пространственно изолированы от североохотоморских скоплений большими глубинами Курильской котловины, которые местами достигают 3900 м, поэтому миграции между ними, вероятнее всего, полностью отсутствуют. При этом схожесть комплекса факторов внешней среды может повлиять на отсутствие морфологических различий между этими пространственно разобщенными группировками крабов.

Таким образом, результаты проведённого исследования указывают на отсутствие статистически значимых морфометрических различий у равношипного краба в пределах северной части Охотского моря. Сходные условия обитания, а также высокая миграционная активность крабов в пределах материкового склона отразились в результатах настоящих исследований.

ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ РАВНОШИПОГО КРАБА СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

Размерно-массовые характеристики

Размерно-массовые соотношения широко используются в рыбохозяйственной науке, в том числе в расчётах численности и биомассы крабов, исследованиях массового роста. Для описания обозначенных зависимостей крабов, чаще всего, используют соотношения ширины и длины карапакса. Первые оценки размерно-массовых соотношений равношипного краба в северной части Охотского моря были рассчитаны в конце прошлого века (Михайлов и др., 2003). Однако коэффициенты уравнений, аппроксимирующих обозначенные зависимости, ранее не приводились. Объёмные измерения массы тела равношипного краба на весах, оборудованных демпферным устройством, позволили оценить коэффициенты основных размерно-массовых зависимостей. Следует отметить, что отечественные исследователи преимущественно используют ширину карапакса (без учёта шипов) как основной размер крабов, зарубежные — длину карапакса (до заглазничной выемки).

На рисунке 50 представлены графики регрессий длины и ширины карапакса, а также массы тела равношипного краба от ширины карапакса, параметры уравнений приведены в таблице 9.

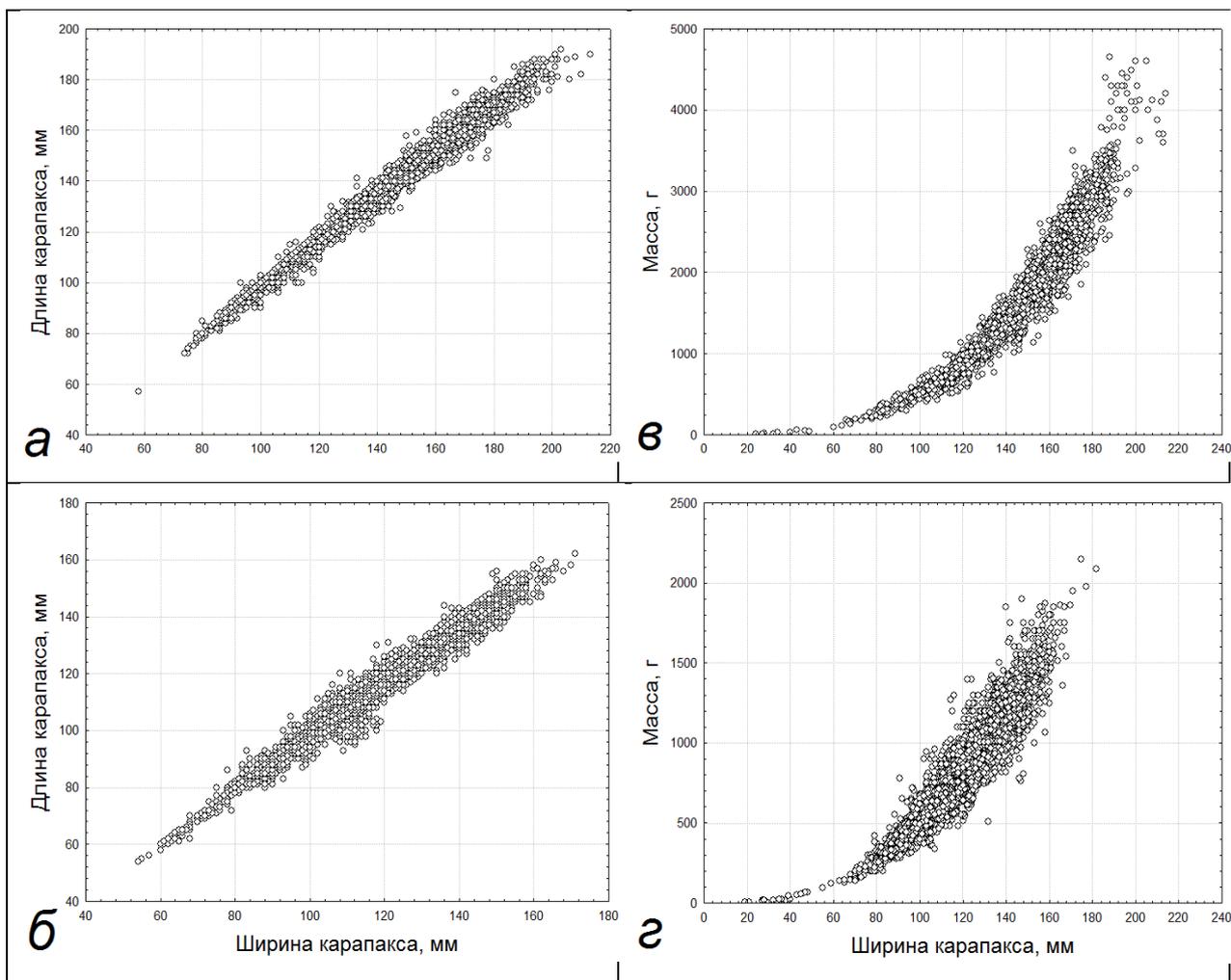


Рис. 50. Соотношение ширины и длины (*a* — самцы, *б* — самки), ширины и массы (*в* — самцы, *г* — самки) равношипового краба в северной части Охотского моря

Таблица 9. Коэффициенты некоторых регрессионных уравнений, описывающих взаимосвязь размеров (мм) и массы (г) тела равношипового краба северной части Охотского моря

Пол	Коэффициенты регрессии		Коэффициент корреляции±ошибка	N, экз.
	$a \pm \text{ошибка}$	$b \pm \text{ошибка}$		
$ДК = a + b \cdot ШК$				
Самцы	$9,9316 \pm 0,3851$	$0,8857 \pm 0,0026$	$0,9903 \pm 0,0030$	2276
Самки	$6,5624 \pm 0,2373$	$0,9193 \pm 0,0020$	$0,9251 \pm 0,0022$	5501
$Масса = a \cdot ШК^b$				
Самцы	$0,0007 \pm 0,00002$	$2,9390 \pm 0,0073$	$0,9848 \pm 0,0024$	5050
Самки	$0,0033 \pm 0,00015$	$2,5920 \pm 0,0100$	$0,9614 \pm 0,0037$	5538

Примечание: ДК — длина карапакса, ШК — ширина карапакса

В ходе выполненных исследований установлено, что за весь период наблюдений максимальный размер ширины карапакса самцов равношипового

краба, зарегистрированный в северной части Охотского моря, составил 216 мм (длина — 201 мм), а масса тела не превышала 4650 г. Предельный размер ширины карапакса самок достигал 182 мм (длина — 174 мм), масса тела — 2150 г.

По своим размерным характеристикам равношипый краб северной части Охотского моря близок к поселениям крабов, обитающих в южной и центральной частях Берингова моря, где максимальный размерный класс самцов (по длине карапакса) составляет 200–205 мм, самок — 170–175 мм (Otto, Cummiskey, 1985; Somerton, Otto, 1986; Низяев, 2005).

Полученные коэффициенты уравнений, описывающие основные размерно-массовые соотношения краба, могут использоваться в дальнейших расчётах, например, при восстановлении массы крабов по размерам, или применяться в сравнительном анализе с литературными данными.

Размер достижения морфометрической половой зрелости самцов

Для определения размера половозрелости самцов применялась методика, описанная Д. Сомертоном (Somerton, 1980), суть которой заключалась в определении точки пересечения линий регрессий, вычисленных для неполовозрелых и половозрелых особей. Методика основана на существовании различий в аллометрическом росте правой клешни, которая значительно увеличивается в размерах после наступления полового созревания, в результате изменяются пропорции между размерами тела краба и клешни. Этот факт был подробно описан для настоящих крабов (*Brachyura*) (Hartnoll, 1974, 1978), позже начал применяться и при изучении крабов-литодид (*Anomura*) (Клитин, 2003; Низяев, 2005; Somerton, 1981; Jewett et al., 1985; Otto, Cummiskey, 1985; Somerton, Otto, 1986; Blau, 1989).

Период полового созревания — один из наиболее важных этапов в жизни любого организма, приводящий к морфо-функциональным и поведенческим изменениям. У крабов под размером половозрелости принято

считать линейный размер (отечественные исследователи используют ширину карапакса, зарубежные — длину), при достижении которого наступает их половая зрелость. Для промысловых видов животных размер половозрелости также сопряжён с обоснованием минимальной промысловой меры.

Размеры 50% половозрелости самцов с двух участков северной части Охотского моря имели близкие значения: для крабов западного (122,8 мм) и центрального (124,9 мм) (рис. 51).

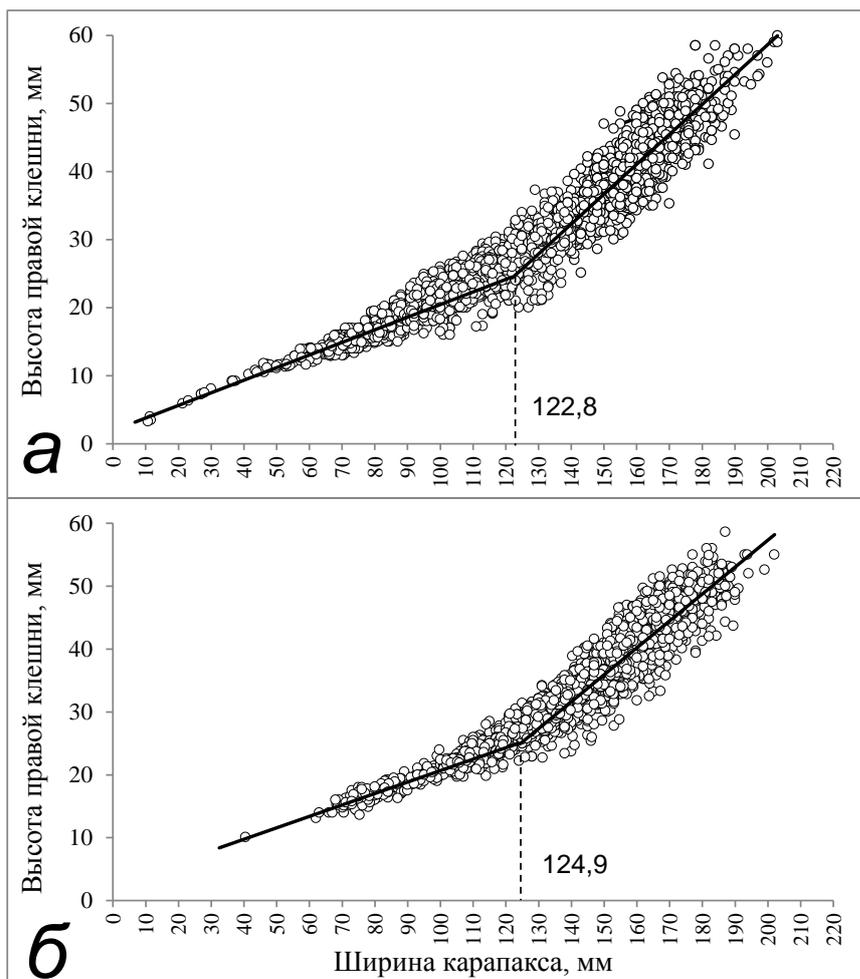


Рис. 51. Размер морфометрической половозрелости самцов равношипого краба с западного (а) и центрального (б) участков северной части Охотского моря

Параметры регрессионных уравнений для молодежи и взрослых самцов краба представлены в таблице 10. Выполненный t-тест регрессий для молодежи и взрослых крабов с двух участков не выявил статистически значимых различий между сравниваемыми размерно-функциональными группами

краба ($t_{\text{факт}}=0,25, 1,18, t_{\text{табл}}=1,98, p=0,05$). Размер 50% половозрелости самцов для объединённого североохотоморского района составил 124,7 мм.

Таблица 10. Размер морфометрической половозрелости (ширина карапакса) и параметры регрессионных уравнений самцов равношипного краба на двух участках североохотоморского района

Район	Размер половозрелости	Группы крабов	Коэффициенты регрессии		г±ошибка	N, экз.
			а±ошибка	б±ошибка		
Западный	122,8	молодь	1,8828±0,2570	0,1862±0,0033	0,9029±0,0152	799
		взрослые	-29,2902±1,2108	0,4400±0,0076	0,8672±0,0149	1112
Центральный	124,9	молодь	2,5701±0,7071	0,1810±0,0088	0,8500±0,0375	199
		взрослые	-28,3048±0,8433	0,4282±0,0054	0,8752±0,0108	1999

Вычисленный размер наступления морфометрической половозрелости для самцов равношипного краба северо-охотоморского района были ниже для особей, обитающих у островов Курильской гряды (135,2–142,1 мм по ширине карапакса) (Низяев, 2005).

В большинстве доступных литературных источниках размер морфометрической половозрелости приводится относительно длины карапакса. Для сравнительного анализа размер половозрелости североохотоморских самцов был пересчитан с учётом полученных коэффициентов соотношения ширины и длины панциря: для крабов с западного участка он составил 118,2 мм, для центрального участка — 120,9 мм, по объединённому североохотоморскому району — 120,2 мм.

Анализ статистических показателей морфометрической половозрелости равношипного краба во всём ареале показал: наименьшее различие имеют размерные выборки для поселений крабов из Британской Колумбии и южной части Берингова моря — в районе пролива Сегуам (табл. 11).

Таблица 11. Размер морфометрической половой зрелости самцов равнощипого краба в районах Тихого океана

Район	Длина карапакса, мм	Источник
Северная часть Берингова моря (о. Святого Матвея: севернее 58°31' с.ш.)	92,0	Somerton, Otto, 1986
Центральная часть Берингова моря (о. Прибылова: 54°15'–58°30' с.ш.)	107,0	
Север Британской Колумбии (55°27' с.ш.)	114,0	Jewett et al., 1985
Центральная часть Берингова моря (хребет Бауэрса: 54°–55° с.ш.)	108,6	Otto, Cummiskey, 1985
Южная часть Берингова моря (пролив Сегуам: 52°20'–52°45' с.ш.)	120,8	
Южная часть Берингова моря (южнее 54°15' с.ш.)	130,0	Somerton, Otto, 1986
Северные Курилы (48°20'–49°50' с.ш.)	129,5	Низяев, 2005
Средние Курилы (46°40'–48°20' с.ш.)	135,4	
Южные Курилы (44°20'–46°40' с.ш.)	130,6	
Северная часть Охотского моря (54°30'–58°00' с.ш.)	120,2	Настоящие исследования

При рассмотрении этого показателя в широтном направлении (с юга на север) отмечена закономерность снижения размеров морфометрической половой зрелости самцов и функциональной половозрелости самок равнощипого краба.

Размер достижения функциональной половой зрелости самок

Физиологическая зрелость самцов краба наступает раньше морфометрического оформления, т.е. увеличения размеров клешни, которое необходимо самцам для более уверенного удержания самок в период копуляции. К примеру, 56% самцов камчатского краба, выловленных в Бристольском заливе Берингова моря, имеют сперматозоиды при длине карапакса 50–59 мм (Paul et al., 1991), а размер, при котором у 50% особей наступает морфометрическое оформление, составляет 103 мм (Somerton,

1980). В экспериментах по спариванию самцы камчатского краба размером 103 мм благополучно оплодотворяли самок, проявляя тем самым 100% функциональную половую зрелость (Paul, 1992). Однако в естественных условиях морфометрически несформировавшиеся крабы, как правило, не участвуют в процессах воспроизводства (Conan, Comeau, 1986), а успех при спаривании подобных крабов в искусственно созданных условиях, вероятно, связан с отсутствием конкуренции со стороны крупноразмерных особей (Низяев, 2005).

Наступление функциональной половозрелости наиболее просто определить у самок крабов — оплодотворённые яйца под абдоменом прямо свидетельствуют об участии их в воспроизводстве. В процессе роста абдомен самок увеличивается и принимает чашеобразную форму, приспособленную для вынашивания кладки яиц, поэтому по форме абдомена также можно с уверенностью судить о том, принимала ли описываемая самка участие в нересте или нет, даже в случае если на момент поимки у неё отсутствовали оплодотворённые яйца.

Визуальный осмотр яичников самок показал, что у неполовозрелых особей гонада имеет белый цвет, а ширина её на участках максимального утолщения, как правило, не превышает 6 мм. Гонада со зрелыми ооцитами заметно увеличивается в размерах, цвет её становится ярко-оранжевым, максимальная ширина гонады при этом достигает 21 мм. Гонада со зрелыми ооцитами хорошо просматривается в области сочленения заднего края карапакса и абдомена. После нереста гонада вновь становится бледного цвета, как у неполовозрелых особей, но при этом ширина её в среднем составляет $12,5 \pm 0,5$ мм.

Минимальная ширина карапакса самки, у которой под абдоменом наблюдались оплодотворённые яйца, составила 76 мм. Неполовозрелые самки не превышали ширину карапакса в 123 мм. Показатели 50% половозрелости для самок с двух участков северной части Охотского моря имели близкие значения (западный — 100,4 мм, центральный — 98,2 мм)

(рис. 52). Размер 50% функциональной половозрелости самок равношипого краба для объединённого североохотоморского района составил 99,0 мм.

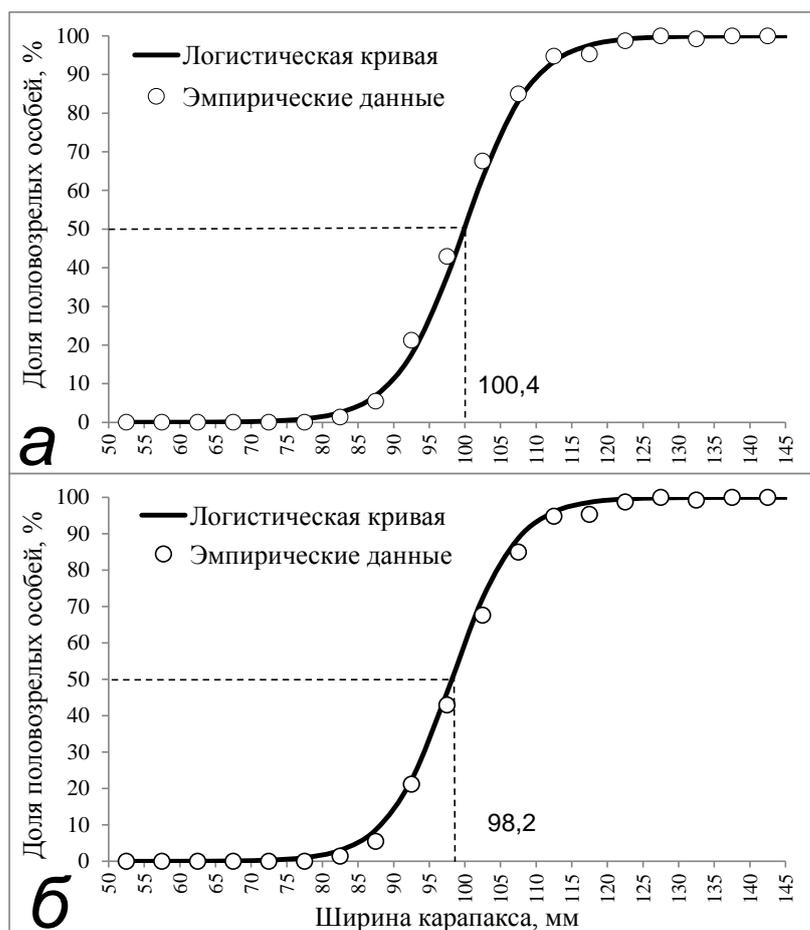


Рис. 52. Изменение доли половозрелых самок краба с увеличением ширины карапакса с западного (а) и центрального (б) участков северной части Охотского моря

В районе Курильских островов самки равношипого краба становятся половозрелыми в среднем при ширине карапакса 100 мм, однако на некоторых участках (около о. Маканруши) зрелые особи регистрировались и при ширине карапакса 79 мм. Средний размер 50% половозрелости самок, обитающих в районе Курильской гряды, также как и самцов был несколько выше, чем у североохотоморских крабов (Низяев, 2005). Размеры половозрелости самок в районе Западной Камчатки (105,8–108,1 мм) также были несколько выше полученного в ходе выполненных исследований показателя для североохотоморских особей (Шагинян, 2006). Если оценивать размер половозрелости в пересчёте на длину карапакса, то наиболее близкие

значения с североохотоморскими самками (обобщённый размер для всего района — 97,4 мм) имеют особи, населяющие северную часть Берингова моря в районе о. Святого Матвея (табл. 12).

Таблица 12. Размер функциональной половозрелости самок равношипого краба в районах Тихого океана

Район	Длина карапакса, мм	Источник
Северная часть Берингова моря (о. Святого Матвея: севернее 58°31' с.ш.)	97,7	Somerton, Otto, 1986
Центральная часть Берингова моря (о. Прибылова: 54°15'–58°30' с.ш.)	99,9	
Север Британской Колумбии (55°27' с.ш.)	105,5	Jewett et al., 1985
Центральная часть Берингова моря (хребет Бауэрса: 54°–55° с.ш.)	106,4	Otto, Cummiskey, 1985
Южная часть Берингова моря (пролив Сегуам: 52°20'–52°45' с.ш.)	113,2	
Южная часть Берингова моря (южнее 54°15' с.ш.)	110,7	Somerton, Otto, 1986
Северные Курилы (48°20'–49°50' с.ш.)	110,6	Низяев, 2005
Средние Курилы (46°40'–48°20' с.ш.)	108,5	
Южные Курилы (44°20'–46°40' с.ш.)	113,0	
Северная часть Охотского моря (54°30'–58°00' с.ш.)	97,4	Настоящие исследования

Аквариальные наблюдения

Аквариальных наблюдений за поведением равношипого краба в российских водах ранее не проводилось. Попытка организации наблюдений за особями в искусственных условиях на НИС «Зодиак», показала, что молодь крабов размером от 10 до 23 мм по ширине карапакса предпочитала концентрироваться возле губок, предварительно помещённых в аквариум, т.е. рядом с потенциальными убежищами. Крабы обозначенной размерной группы перемещались исключительно по поверхности губок, при этом у всех особей отмечались активные движения клешневыми конечностями. Захват объектов питания происходил с поверхности губок, однако

перемещений в сторону кусочков свежемороженой сельди, помещённых на губки, не отмечено.

Крабы с размерами ширины карапакса 34 и 42 мм, напротив, активно передвигались по стеклянному дну аквариума на некотором удалении друг от друга. Питались крабы как со дна аквариума частицами сельди, так и с поверхности губок неразличимыми объектами. Оборонительной реакцией при попытках их поймать преимущественно было замирание, реже — поднятие правой клешни.

После 10 дневного содержания крабов в аквариуме двигательная активность большинства особей заметно снизилась, однако гибели крабов не зафиксировано.

Выполненные исследования показали, что на ранних этапах онтогенеза (до 25 мм по ширине карапакса) особи равношипового краба ведут одиночный образ жизни, укрываясь от хищников среди развитой эпифауны. Определённая роль в подобном образе жизни, возможно, связана с каннибализмом (Paul, Paul, 2001б). По мере роста крабы начинают покидать укромные места, активно перемещаясь в пределах материкового склона. В качестве защиты реакции от хищников молодь краба, вероятно, может формировать плотные агрегации сходные с поддингами, которые образуют особи камчатского краба (Dew, 1990).

Воспроизводство

При достижении половой зрелости особи краба принимают участие в процессах, связанных с воспроизводством вида. У всех дальневосточных крабоидов оплодотворение происходит наружным способом. Перед выпуском яиц самка совершает линьку, которая протекает в присутствии и под защитой самца, после смены панциря самки происходит прикрепление мужских половых продуктов к основанию её ходильных ног. Спустя некоторое время выпускаемые самкой яйца оплодотворяются, и

прикрепляются к плеоподам, после чего начинается цикл их развития вплоть до процесса выпуска личинок (Виноградов, 1941; Иванов, Стрелков, 1949).

Некоторые особенности воспроизводства равношипного краба были открыты благодаря наблюдениям за ними в искусственно созданных условиях, которые преимущественно были выполнены в Центре морской жизни Аляски (Сьюард, США) зарубежными исследователями. Наблюдения за спаривающимися особями краба, выловленными в Аляскинском заливе (пролив Принца Вильяма, 60°30' с.ш.), показали, что некоторые самцы способны оплодотворять в течение трёх дней до трёх самок краба, при этом эффективность спаривания с первой и второй самкой немного выше (доля оплодотворённых яиц 81–100%), чем с третьей особью (56–100%). Исследователями отмечалось также, что более 90% яиц в кладках самок оплодотворялись самцами с размерами от 107 мм по длине карапакса, а некоторые самцы спаривались с самками больше своего размера. Полноценными партнёрами самцы становились спустя 11 дней после смены панциря (Paul, Paul, 1990, 2001a).

Нерестовый цикл. При изучении равношипного краба у американского побережья Берингово моря, Курильских островов, северной части Охотского моря исследователи также пришли к выводам, что для этого вида характерно отсутствие сезонности (асинхронность) в нерестовом цикле самок (Низяев 2002a, 2005; Михайлов и др., 2003; Hiramoto, 1985; Sloan, 1985; Somerton, Otto, 1986).

Результаты выполненных исследований показали, что самки со свежееотложенными яйцами встречались регулярно с апреля по декабрь, а наибольшее их количество регистрировалось в весенне-летние месяцы. В течение этих месяцев также наблюдалось сокращение относительного количества самок с развитыми личинками и увеличение доли самок с выпущенными личинками (рис. 53). Однако ярко выраженной тенденции изменения стадий нерестового цикла в ходе исследований выявить не удалось.

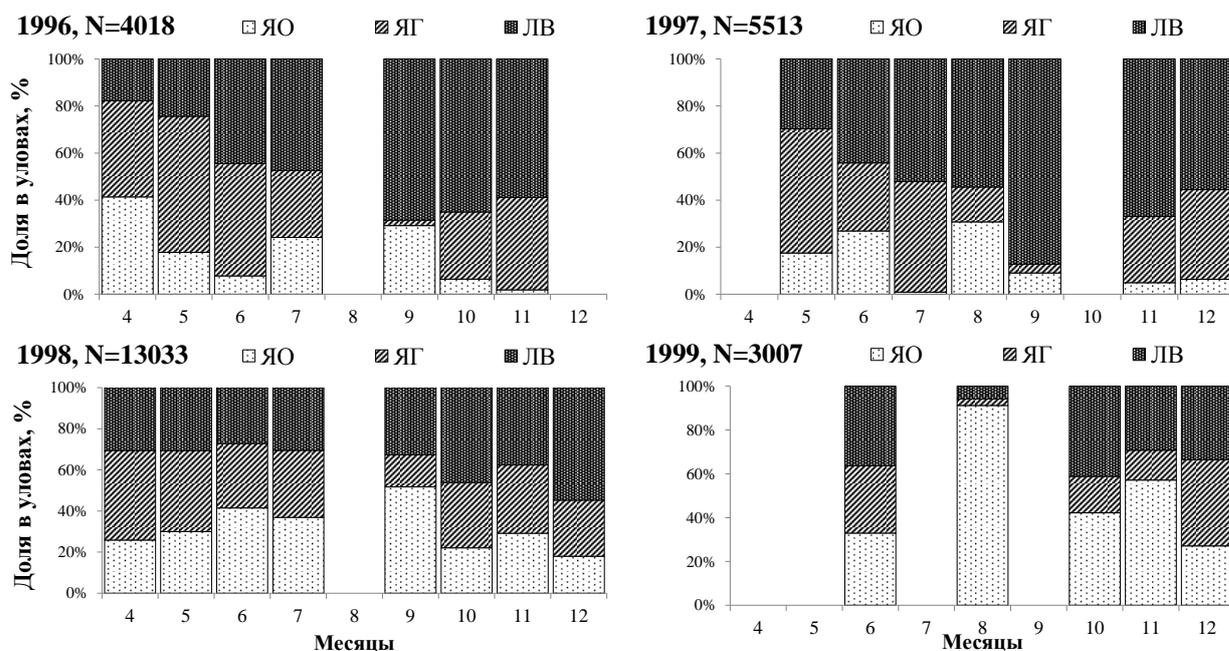


Рис. 53. Нерестовое состояние самок краба в районе, расположенном южнее $57^{\circ}00'$ с.ш., между $147^{\circ}00'$ и $152^{\circ}00'$ в.д., по данным 1996–1999 гг.

Для анализа изменений нерестовых стадий самок был выделен участок материкового склона, расположенный между 147° и 152° в.д., на который приходилось наибольшее количество станций. Данные исследований на этом участке также свидетельствовали об отсутствии сезонности в размножении. Процесс выпуска личинок регистрировался неоднократно в весенние месяцы. Наиболее показательными являются материалы 2010 г. — начало выпуска личинок было зафиксировано в последней декаде апреля, а ближе к летним месяцам наблюдалось постепенное увеличение доли самок с новыми яйцами и уменьшение особей с развитыми эмбрионами (рис. 54).

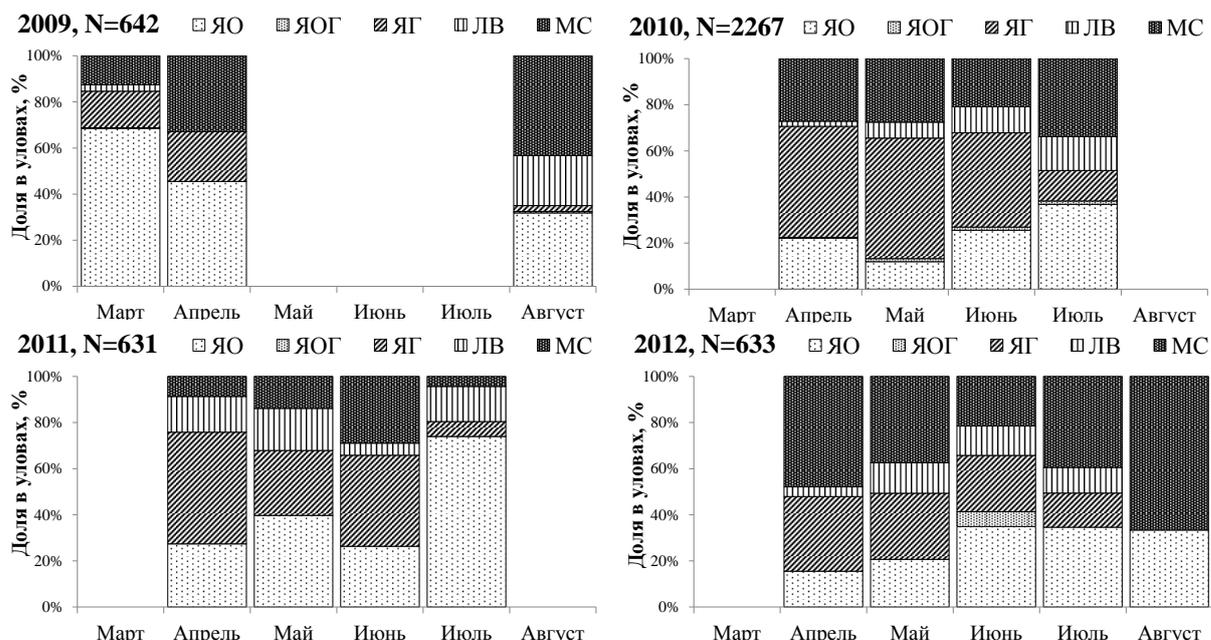


Рис. 54. Нерестовое состояние самок краба в районе, расположенном южнее $57^{\circ}00'$ с.ш., между $147^{\circ}00'$ и $152^{\circ}00'$ в.д., по данным 2009–2012 гг.

В распределении самок равношипного краба в зависимости от глубин их обитания наблюдалась некоторая зональность: неполовозрелые самки составляли существенную долю (в среднем около 44%) в уловах на глубинах до 300 м и в диапазоне от 621 до 720 м (около 33%) (рис. 55). В этом диапазоне глубин ювенальные самки встречались равномерно и составляли в среднем около 17%.

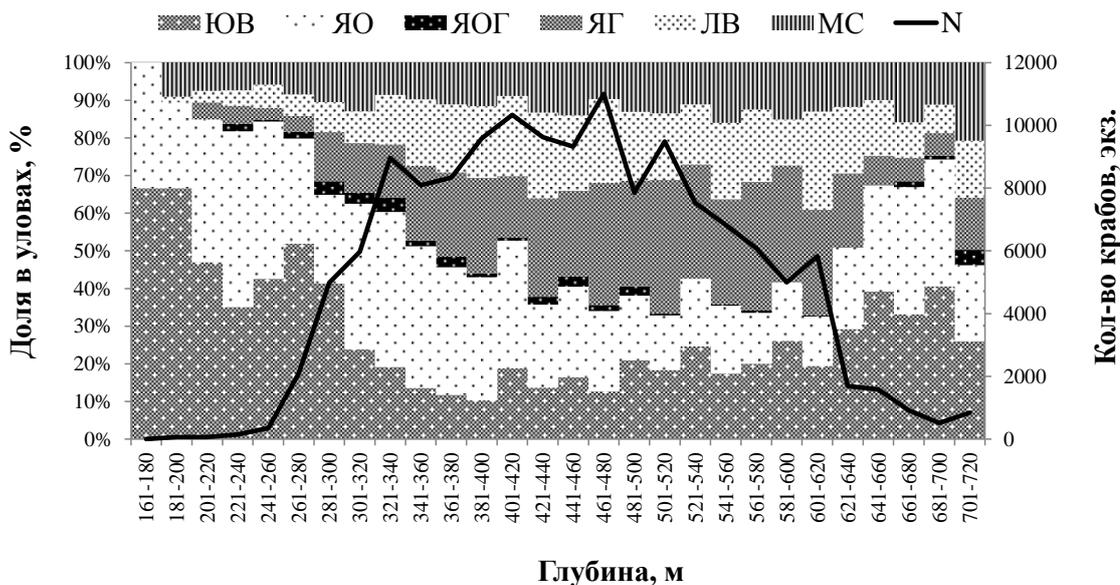


Рис. 55. Распределение ювенильных самок и особей на разных стадиях нерестового цикла по глубинам

Самки равношипного краба с новыми яйцами регистрировались на всех исследованных глубинах, однако наибольшее их количество отмечено на глубинах до 420 м (около 35%). С увеличением глубины доля их в уловах снижалась (в среднем до 18%) за исключением участка в диапазоне от 621 до 720 м, где вновь наблюдалось их увеличение (до 26%). Противоположная ситуация наблюдалась у самок с яйцами, у которых эмбрионы были хорошо развиты, — на глубинах до 420 м и от 621 до 720 м доля их в уловах составляла в среднем около 17%, тогда как между этими батиметрическим горизонтам количество их возрастало в среднем до 30%.

Самки с яйцами в стадии начального глазка в уловах регистрировались в незначительных количествах и на протяжении всего анализируемого диапазона глубин. На обширном участке акватории, где отсутствуют резкие свалы глубин, расположенном южнее $57^{\circ}00'$ с.ш. и между $147^{\circ}00'$ и $152^{\circ}00'$ в.д (северо-восточная возвышенность), прослеживалась аналогичная батиметрическая зональность в распределении неполовозрелых самок и особей на разных стадиях инкубационного периода.

Увеличение в уловах самок на разных стадиях инкубационного периода в большей степени зависит от батиметрических горизонтов. Отмечаемый процесс выклева личинок в весенне-летний период и увеличение доли самок с яйцами свежеотложенными в этот период всё же указывают на присутствие пика нереста, хоть и не чётко выраженного, как у шельфовых видов крабов-литодид.

Значительные вариации физиологического состояния самок на разных стадиях нерестового цикла в течение календарного года свидетельствуют о существенных временных различиях в сроках спаривания и нереста, т.е. об отсутствии у равношипного краба выраженных сезонных нерестовых процессов.

Плодовитость — одна из важнейших биологических характеристик, которую используют для оценки воспроизводительной способности популяций крабов. Под термином плодовитость здесь подразумевается

абсолютная реализованная плодовитость (АРП) на разных стадиях инкубационного периода. Зависимость процессов воспроизводства отдельных группировок отдельно взятой популяции вида от условий обитания приводит к варьированию плодовитости, а колебание её в межгодовом аспекте может свидетельствовать об изменении условий существования.

Плодовитость равношипного краба в исследованном районе изменялась в широких пределах — от 0,84 до 22,06 тыс. яиц, предельные значения колебаний различались в 26 раз. Наименьшее значение АРП отмечено у самки с шириной карапакса 91 мм, наибольшее — у особи размером 153 мм, отловленных с западного участка (рис. 56). Масса кладки яиц краба колебалась от 1 до 121 г, составляя в разных районах в среднем 5,5–6,3% от массы самки. Наибольшая её вариабельность отмечена для самок с западного участка.

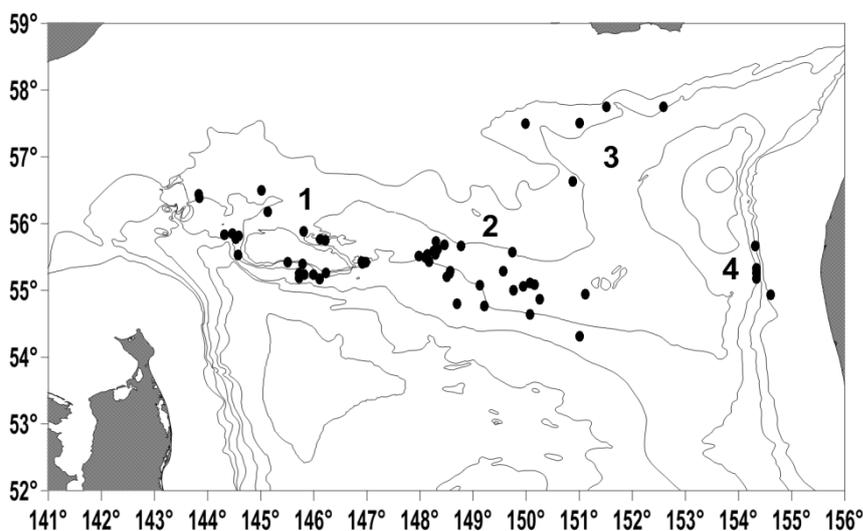


Рис. 56. Точки отбора проб на плодовитость: 1 — западный, 2 — центральный, 3 — северо-восточный, 4 — западно-камчатский участки. Глубина, как на рисунке 10

Плодовитость равношипного краба закономерно повышалась с увеличением размеров самок (рис. 57). У наиболее крупноразмерных особей (более 160 мм) наблюдалось снижение АРП. Зависимость АРП (Y) от ширины карапакса (X) в одинаковой мере хорошо аппроксимируется

уравнениями линейной и степенной регрессии, тем не менее несколько лучше она описывается линейной (ИО, N=141, линейная — $r=0,8154$, степенная — $r=0,7957$).

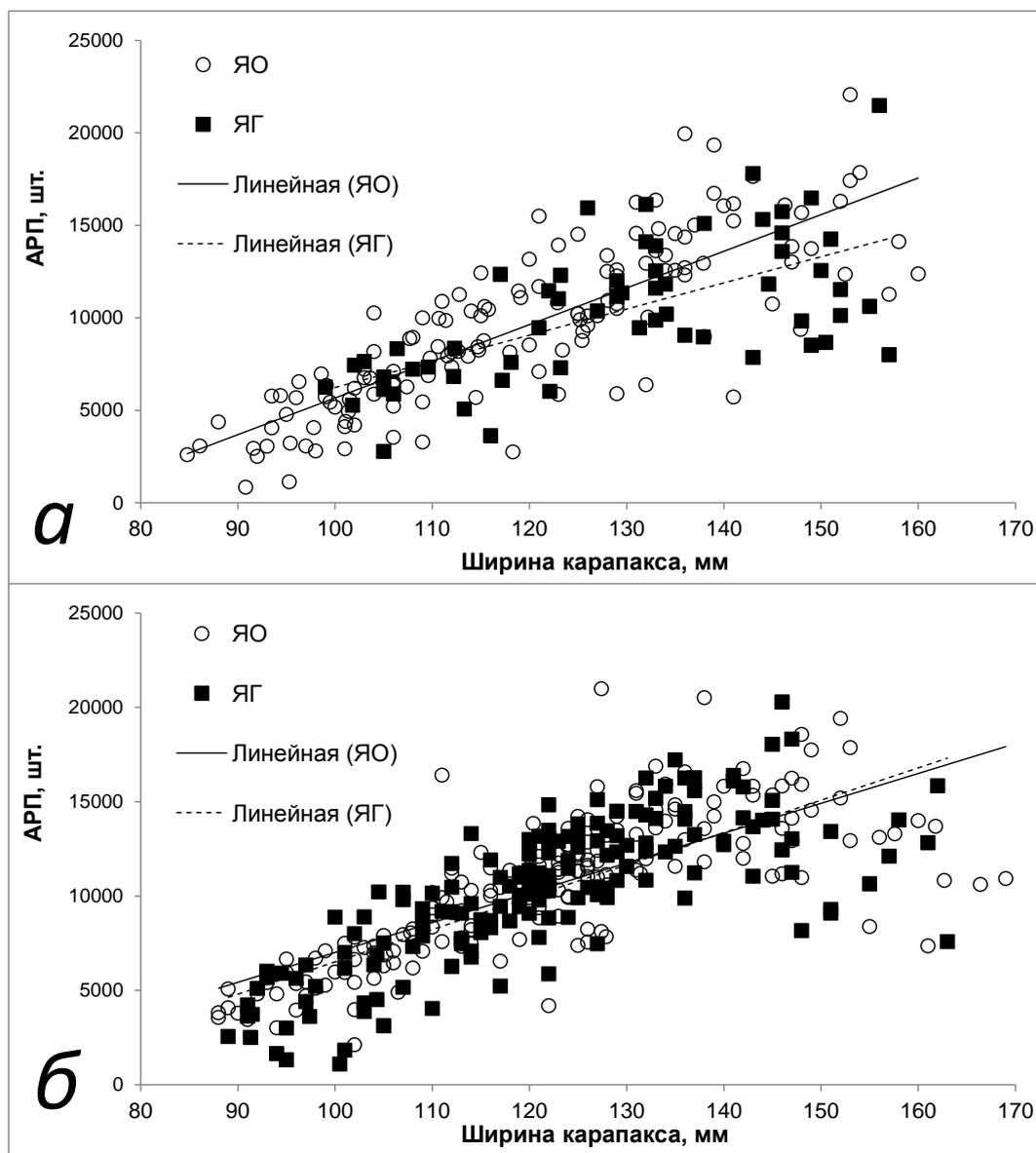


Рис. 57. Зависимость АРП от ширины карапакса у самок равношипового краба с западного (а) и центрального (б) участков северной части Охотского моря

Сравнение средних значений АРП из двух участков северной части Охотского моря показало, что самки из центральной части в размерном диапазоне от 80 до 149 мм несли на плеоподах преимущественно больше яиц, чем особи аналогичного размера с западного участка (рис. 58). У крупноразмерных самок (150–169 мм) наблюдалась противоположная ситуация, однако статистически значимых различий между всеми

сравниваемыми парами с двух участков, по которым наиболее полно собран материал, выявить не удалось ($t_{\text{факт}}=0,28-1,71$, $t_{\text{табл}}=1,98-2,45$, $p=0,05$). Сравнение дисперсий с помощью критерия Фишера также подтвердило отсутствие статистически значимых различий между этими выборками ($F_{\text{факт}}=1,21$, $F_{\text{табл}}=1,22$, $p=0,05$).

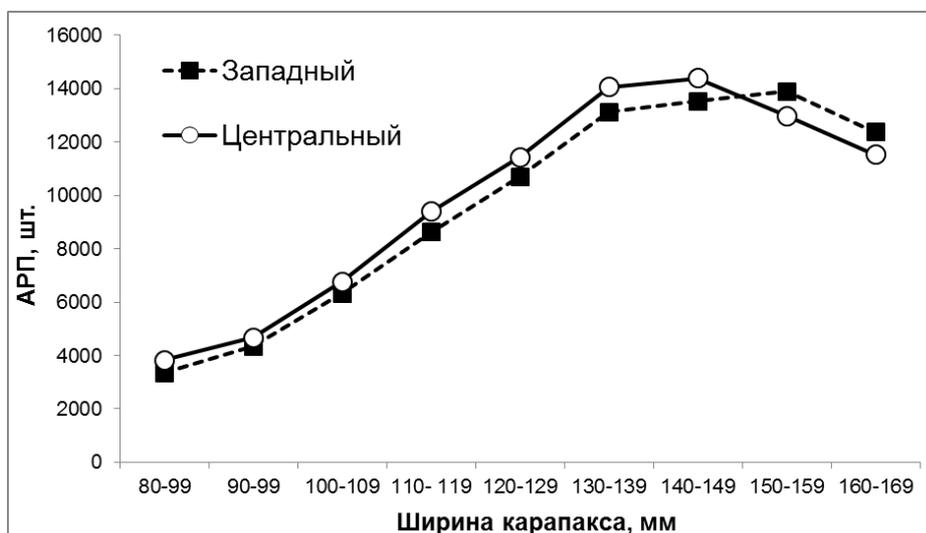


Рис. 58. Кривые зависимости АРП самок равношипового краба от ширины карапакса с западного и центрального участков северной части Охотского моря

Зависимость величины АРП от линейных размеров самок не позволяет использовать для сравнительной оценки их средние значения, так как данный показатель связан с размерной выборкой крабов (табл. 13). Сравнение АРП одноразмерных самок с шириною карапакса 130 мм показало, что их плодовитость на начальной стадии развития яиц варьировала в узком диапазоне от 11,0 до 12,0 тыс. шт. Какой-либо зависимости изменений АРП самок, населяющих разные участки северной части Охотского моря, выявить не удалось.

Относительная популяционная плодовитость (ОПП) равношипового краба для западного участка составила 9,2, для центрального участка — 10 тыс. икринок. ОПП оказалась немного ниже, чем АРП, рассчитанная по пробам с двух проанализированных участков.

Таблица 13. Зависимость АРП от ширины карапакса самок равношипового краба на четырёх участках северной части Охотского моря

Участок	Стадия инкубационного развития	Ширина карапакса, мм		АРП по собранным пробам, яиц		АРП самок при ширине карапакса 130 мм	N, экз.
		Колебания	Средняя \pm ошибка	Колебания	Средняя \pm ошибка		
Западный	ЯО	85–160	119,4 \pm 1,5	838–22059	9499 \pm 368	11608	141
	ЯГ	99–157	129,2 \pm 2,2	2774–21477	10358 \pm 610	10474	59
Центральный	ЯО	88–169	122,3 \pm 1,3	2119–20978	10538 \pm 276	11754	187
	ЯГ	89–163	121,9 \pm 1,3	1086–20286	10264 \pm 496	11651	164
Северо-восточный	ЯО	112–151	133,1 \pm 1,7	5054–16126	12163 \pm 441	11967	30
Западно-камчатский	ЯО	91–136	112,6 \pm 2,8	2502–15000	8619 \pm 680	10966	24

Диапазон индивидуальной относительной плодовитости (ИОП) варьировал от 2,0 до 34,5 яиц на 1 г массы. Минимальные и максимальные значения ИОП различались в 17 раз. Наибольшие значения ИОП на всех исследованных участках приходились на самок равношипого краба в размерном диапазоне 110–140 мм, по направлению к крайним размерным рядам ИОП плавно уменьшалась (рис. 59). Корреляционная связь ИОП с линейными размерами самок отсутствовала ($r=0,05-0,15$). Сравнение ИОП самок, средняя масса которых в выборках составляла 1,3 кг, показало незначительные различия между этими параметрами: наименьшим показателем характеризовались особи с северо-восточного участка (10,8 шт./г, N=15), немногим большим — особи с западного (11,2 шт./г, N=33) и центрального участков (11,7 шт./г, N=36).

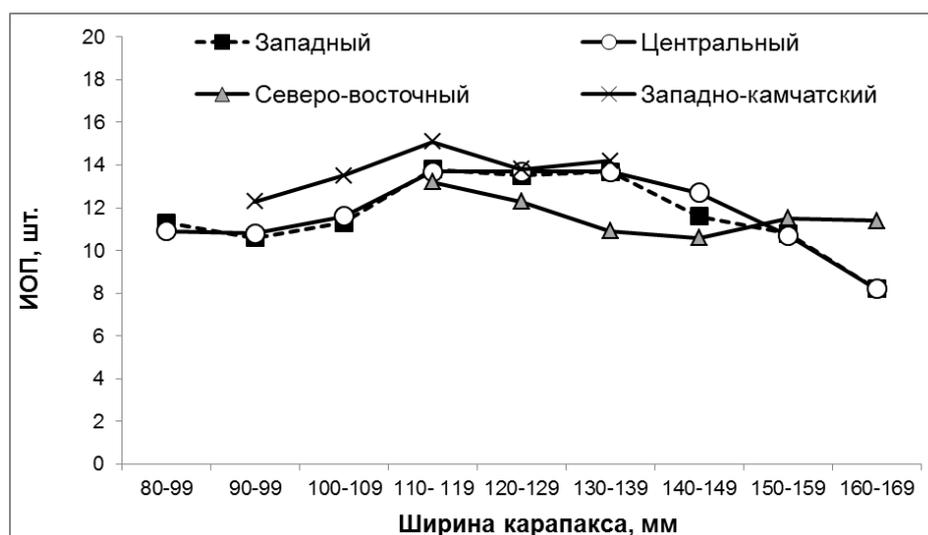


Рис. 59. Кривые зависимости ИОП самок равношипого краба от ширины карапакса с четырёх участков северной части Охотского моря

Сопоставление с данными С.А. Низяева (2002б) показало, что наибольшее сходство по величине АРП одноразмерных особей (130 мм) имеется с самками, обитающими в районе островов Итуруп и Симушир Курильского архипелага. Самки с разных участков северной половины Охотского моря несли на 2,8–3,8 тыс. яиц больше, чем особи из вод, прилегающих к о-ву Итуруп, и на такое же количество яиц меньше, чем самки из района о. Симушир. Сравнительный анализ по всему видовому

ареалу равношипного краба показал, что наиболее близкие величины АРП обладают самки из района Алеутских островов, у которых количество яиц в кладке лишь на 2,6–3,6 тыс. яиц больше, чем у североохотоморских (Низяев, 2002б; Jewett at al., 1985; Somerton, Otto, 1986; Otto, Cummiskey, 1986). Таким образом, североохотоморские особи характеризуются наименьшим количеством яиц после особей, обитающих в районе о. Итуруп. Показатели плодовитости самок из других исследованных участков видового ареала превосходят таковые охотоморских особей. Это свидетельствует о большей выживаемости молоди краба в условиях северной части Охотского моря по сравнению с другими районами его обитания, за исключением района о. Итуруп.

В течение эмбриогенеза могут происходить случайные потери яиц в процессе воздействия различных факторов (трение абдоменом об грунт, выедание хищниками и т.д.). Для самок из центрального участка потери яиц были минимальны, в среднем около 1%, у особей с западного участка яйца терялись на порядок выше (10%). Такая существенная разница может быть следствием большего влияния неопределённых факторов на самок с западного участка. В водах, примыкающих к Курильским островам, самки теряли яйца в незначительных количествах (не более 6%), за исключением района о. Итуруп (свыше 8%), небольшие потери яиц связывались с низкой миграционной активностью особей в этом районе (Низяев, 2002б). Для других популяций краба, например в Британской Колумбии, потери яиц были более значительными и составляли в среднем от 8 до 13% (Jewett at al., 1985).

Яйца равношипного краба чаще имеют эллипсовидную форму, чем шаровидную. Средний диаметр яиц в стадии ЯО составил $2,0 \pm 0,01$ мм, длина — $2,22 \pm 0,01$ мм ($N=235$). В процессе эмбрионального развития происходит увеличение размеров — яйца с глазками в среднем имели диаметр $2,08 \pm 0,01$ и длину $2,34 \pm 0,01$ мм ($N=65$). Размеры яиц на начальной и завершающей стадиях инкубационного периода статистически значимо различались между собой ($t_{\text{факт}}=5,7$ и $t_{\text{факт}}=7,16$, $t_{\text{табл}}=1,97$ при $p=0,05$).

Питание

Пространственное распределение крабов, миграции и численность в значительной степени определяются характером их питания, поэтому эти знания являются важным звеном исследований. Для изучения питания крабов необходимо использовать пробы, отобранные из активных орудий лова (тралов, драг и т.д.), ловушечные сборы не позволяют выполнить подобные исследования, так как в их желудках в большинстве случаев будет присутствовать приманка.

Выдвинутая Д. Сомертоном (Somerton, 1981) гипотеза о том, что глубоководные крабы в своей стадии развития имеет лецитотрофную личинку, питание которой идёт за счёт желтка вплоть до наступления мальковой стадии в ходе выполненных дальнейших исследований подтвердилась (Haynes, 1982; Shirley, Zhou, 1997). Об этом свидетельствовал ряд анатомических и морфологических признаков, в частности описана редукция конечностей пищеварительного аппарата на стадии глаукотоз для равношипного краба (Haynes, 1982) и таких представителей семейства *Lithodidae* как, *L. maja* (Linnaeus, 1758) и *Paralomis granulosa* (Hombron & Jacquinot, 1846 [in Hombron & Jacquinot, 1842-1854]) (Campodonico, Guzman, 1981; Anger, 1996).

Литературные данные о пищевой структуре и интенсивности питания равношипного краба немногочисленны в силу труднодоступности сбора данных. По типу питания равношипный краб — бентофаг и некрофаг, а спектр его питания значительно варьирует от мест его обитания (Надточий и др., 1998; Живоглядова, 2005; Клитин, 2006; Чучукало и др., 2016; Tarverdieva, Zgurovsky, 1985). В ходе выполнения экспериментальных работ также приведены некоторые сведения о предпочтениях в питании краба в условиях искусственного содержания (Paul, Paul, 2000, 20016).

Выполненный анализ содержимого 30 желудков равношипного краба из северной части Охотского моря позволил получить дополнительные знания о

его спектре питания, а имеющиеся литературные сведения позволяют сделать необходимые для общего понимания выводы.

Материалом для исследования питания послужили желудки краба, собранные в ходе выполнения донной траловой съёмки в августе – сентябре 2013 г. на двух участках верхней части материкового склона в диапазоне глубин от 215 до 302 м (рис. 60).

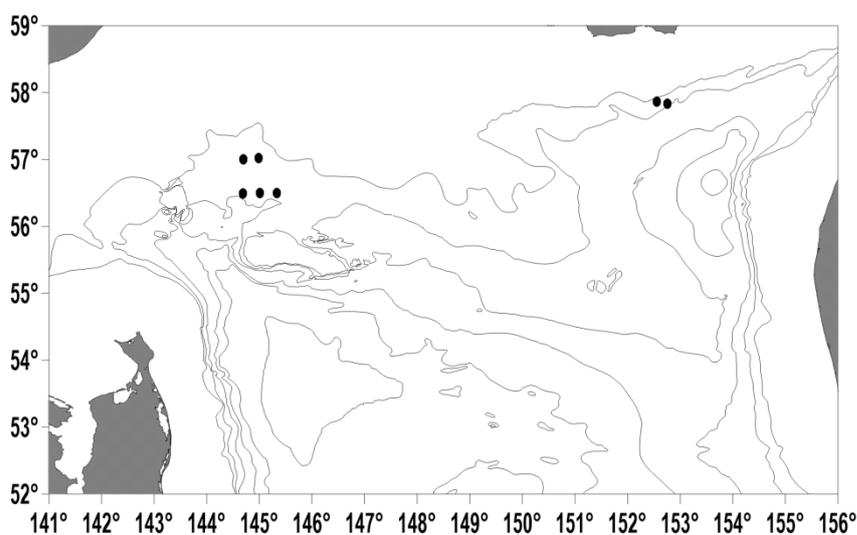


Рис. 60. Точки отбора крабов для исследования содержимого их желудков. Глубины, как на рисунке 10

Результаты выполненных исследований показали, что максимальная масса пищевых комков достигала величины 2,98 г (в среднем — 0,72 г). Из 30 проанализированных желудков 5 оказались пустыми. Средний ИНЖ составил 11,4‰. Спектр питания равношипного краба был разнообразным (табл. 14). Основную роль в питании играли иглокожие (42,7% по массе), из которых подавляющая часть принадлежала круглым морским ежам *Strongylocentrotus sp.* — 42,6%. На втором месте находились полихеты (25,2%), на третьем — мшанки (7,6%), по частоте встречаемости они занимали 72,0 и 76,0% соответственно. Частота встречаемости фораминифер достигала 76,0%, однако их доля по массе была незначительной (1,4%). Из других объектов питания фрагментарно встречались ракообразные, в основном десятиногие раки, рыбы и моллюски. Наибольшие значения ИНЖ (более 20,0‰) были отмечены для крабов, пойманных в диапазоне глубин

292–302 м. С увеличением глубины спектр питания равношипого краба стал более разнообразным: в пищевых комках стали появляться иглы губок (предположительно сем. *Mycalidae*), обнаружены фрагменты гидроидных полипов, в одном желудке отмечена сипункулида.

Таблица 14. Состав пищи равношипого краба

Компоненты питания	ЧИН, ‰	Доля по массе, %	Частота встречаемости, %	Частота доминирования, %
Crustacea	0,73	6,09		
Decapoda (<i>Pagurus sp.</i> , <i>Pandalus sp.</i> , молодь декапод)	0,71	6,02	16,0	–
Cirripedia	+	0,02	4,0	–
Amphipoda	0,01	0,03	4,0	–
Echinodermata	5,09	42,70		–
Ophiuroidea	0,01	0,11	4,0	–
Echinoidea	5,07	42,59	80,0	36,0
Mollusca	0,34	2,88		–
Bivalvia	0,16	1,36	28,0	–
Gastropoda	0,18	1,52	28,0	–
Polychaeta	3,00	25,19	72,0	32,0
Sipunculida	0,00	0,01	4,0	–
Hydroidae	0,02	0,13	4,0	–
Bryozoa	0,90	7,59	76,0	16,0
Rhizopoda	0,17	1,42	76,0	–
Spongia	0,36	3,04	8,0	4,0
Pisces	0,26	2,14	24,0	4,0
Детрит	+	0,01	4,0	–
Песок	0,06	0,52	16,0	–
Растительные остатки	0,38	3,18	48,0	8,0
Неопределённые остатки	0,61	5,11	36,0	–
Средний ИНЖ, ‰	11,4			

Примечание: + — компонент присутствует $\leq 0,005$

Сравнительный анализ состава пищи равношипого краба различных размерно-половых групп показал, что самцы непромыслового размера предпочитали питаться иглокожими и полихетами, в меньшей степени ракообразными. У самцов промыслового размера в питании в основном доминировали иглокожие, реже мшанки и полихеты, ракообразные при этом отсутствовали. Спектр питания самок был менее разнообразным, в их желудках не были зарегистрированы губки и рыбы. Основными

компонентами питания самок краба являлись полихеты, их доля от массы составляла 40,1%, на втором месте иглокожие — 28,9% и мшанки — 18,0% (табл. 15). По индексу наполнения желудков также имелись отличия: у самцов непромыслового размера средний ИНЖ составил 15,0‰, тогда как у крупноразмерных самцов и самок накормленность была ниже — 5,5 и 6,3‰ соответственно.

Таблица 15. Характеристика питания различных размерно-половых групп равношипного краба

Компоненты пищи	Доля по массе, %		
	Непромысловые самцы	Промысловые самцы	Самки
Crustacea	7,42	–	4,18
Echinodermata	46,09	50,97	28,87
Mollusca	3,48	0,18	2,16
Polychaeta	25,57	12,06	40,10
Sipunculida	–	0,14	–
Hydroidae	0,17	–	–
Bryozoa	4,68	13,54	17,97
Rhizopoda	1,31	2,18	2,13
Spongia	–	5,91	–
Pisces	1,45	5,52	–
Детрит	–	0,06	–
Песок	0,52	1,33	–
Растительные остатки	3,04	4,53	4,26
Неопределённые остатки	6,26	3,56	0,32
Средний ИНЖ, ‰	15,04	5,53	6,25
Количество желудков, шт.	18	6	6

Подавляющая часть проб (27 желудков) была отобрана в районе, расположенном севернее банки Кашеварова, в зоне преобладающего развития неподвижных сестонофагов. Руководящая роль в этой трофической группировке здесь принадлежит многочисленным видам губок, гидроидам, гидрокораллам и мшанкам. Так, среди развитой фауны обрастателей встречаются крупные иглокожие (*S. droebachiensis*, *O. aculeata*), моллюски (Nudibranchiata, *Nucula*, Gastropoda), полихеты (Oweniidae, *Nereis*, *Onuphis*, Polynoinae, Sabellidae), ракообразные и множество видов креветок (Савилов, 1957, 1961).

Во всех тралениях, в которых отбирались пробы на питание равношипного краба, из рыб в массовом количестве присутствовал минтай *T. chalcogramma*, а также представители семейств Zoarcidae и Cottidae, из донных беспозвоночных — губки и офиуры, реже многощетинковые черви, моллюски (двустворчатые, брюхоногие и голожаберные), морские звёзды и голотурии. Морские ежи, составляющие основную пищу краба, в уловах тралов отсутствовали, что, скорее всего, связано с их агрегированным распределением на дне.

Полученные результаты хорошо согласуются с материалами исследований питания равношипного краба из других районов его обитания. Так, на западнокамчатском шельфе на глубинах до 300 м, основу питания самцов промыслового размера составляли десятиногие раки, многощетинковые черви, круглый морской ёж и двустворчатые моллюски. Среди моллюсков заметную роль в питании играли *L. fluctuosa* и виды родов *Yoldia* и *Cardiomya* (Надточий и др., 1998). Последующие исследования подтвердили, что основными компонентами краба в обозначенном районе являлись многощетинковые черви, ракообразные, моллюски, а доминировали полихеты и офиуры (Чучукало и др., 2016).

В районе Восточного Сахалина и южном склоне банки Кашеварова главным компонентом пищи равношипного краба по частоте встречаемости, преобладания и массовой доле пищевого комка, были офиуры, кроме того, значительную роль в питании играли полихеты, гидроиды и моллюски (Живоглядова, 2005). Офиуры составляли основу питания краба и в центральной части Охотского моря (Tarverdieva, Zgurovsky, 1985). Наши данные подтверждают сведения Л.А. Живоглядовой (2005), о низкой роли рыб в питании краба в районе, расположенном к югу и к северу от банки Кашеварова.

В районе западного склона банки Кашеварова на глубине 498 м отмечен случай присутствия в питании равношипного краба (51% содержимого желудка) слоевищ зелёных водорослей, которые вероятно были

снесены на несвойственные им глубины сильно перемешивающимися водными массами, характерными для этого района (Живоглядова, 2005).

В районе Южных Курильских островов основную роль в питании равношипного краба играли морские ежи *Strongylocentrotus pallidus* (Sars G.O., 1872), на долю которых по массе проходило до 91,6%, в меньшей степени — ракообразные (усоногие раки, клешненоносные ослики (Tanaidacea), изоподы *Idoteidea* sp., кумовые раки *Diastylis bidentata* Calman, 1912, амфиподы *Caprogammarus* sp., *Dulichia* sp., *Abietinaria* sp.) (Клитин, 2006).

С увеличением линейных размеров для равношипного краба отмечалось расширение спектра его питания (Tarverdieva, Zgurovsky, 1985).

Индексы наполнения желудков равношипного краба на Восточном Сахалине (350–500 м) и в центральной части Охотского моря находились на низком уровне — около 4,0‰ (Живоглядова, 2005; Tarverdieva, Zgurovsky, 1985). На глубинах до 300 м в районе западнокамчатского шельфа наполнение желудочно-кишечных трактов у крабов, напротив, было на порядок выше (41,3‰), и было сопоставимо с наполнением желудков камчатского краба в данном районе (Надточий и др., 1998), что свидетельствует об интенсивности их питания в обозначенном диапазоне глубин. Средний индекс наполнения желудков равношипного краба составил 15,5‰. В районе о. Итуруп на предельно малых для этого вида глубинах (189–200 м) и северного побережья о. Кунашир равношипный краб активно питался (средний ИНЖ — 16,2‰), при этом ИНЖ достигал максимальных значений (27,4‰) в заливе Доброе Начало (о. Кунашир) на глубине 280 м (Клитин, 2006).

Половозрелые особи равношипного краба в искусственных условиях питались различными видами рыб и беспозвоночными, в частности тихоокеанской сельдью *S. pallasii*, осьминогами Дофлейна *Octopus dofleini* (Wülker, 1910), кальмарами (неизвестного вида) и минтаем *T. chalcogramma*. Неполовозрелые особи (размером от 2 до 35 мм по длине карапакса) помимо осьминогов и кальмаров также употребляли в пищу креветку северную

Pandalus borealis Krøyer, 1838 и мясо кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) (Paul, Paul, 2000, 2001б).

Согласно выполненным исследованиям, а также немногочисленным литературным работам, посвящённым изучению питания равношипного краба, можно сделать заключение, что основу биомассы бентоса и основную роль в его питании играют одни и те же группы донного населения. Равношипый краб относится к оппортунистическим всеядным хищникам, переходящим периодически на некрофагию.

Существует размерная изменчивость спектра питания равношипного краба по составу доминирующих групп кормового бентоса. Главной пищей у непромысловых самцов являются иглокожие (46,1% по массе), полихеты играют второстепенную роль (25,6%). У самцов промыслового размера доля иглокожих в питании достигала 51,0%, а доля полихет составляла 12,1%. Основной пищей самок краба были полихеты (40,1%), доля иглокожих находилась на уровне 28,9%.

Интенсивность питания равношипного краба увеличивалась с уменьшением глубин, миграции особей на меньшие глубины с более высокими биомассами бентоса носят отчётливый нагульный характер.

Травмированность

В течение всей жизни крабы могут подвергаться нападению хищных бентосоядных рыб (Чучукало, 2006) или более крупных крабов, в результате чего часть из них погибает или травмируется, при этом наиболее уязвимы они в период, когда панцирь после линьки ещё не затвердел. У половозрелых особей травмы могут возникнуть в процессе воспроизводства: при антагонистических столкновениях в борьбе за самок, при более частых конфликтах особей в зонах воспроизводства, а также непосредственно в период спаривания. Помимо естественных факторов, определённую роль в общий уровень травматизма крабов, по мнению Б.Г. Иванова (Ivanov, 1994;

Иванов, 2001) вносит и промысел, в процессе выполнения на судне различного рода технологических операций. Наиболее часто у крабов встречается потеря клешненосных и ходильных конечностей.

Травматизм приводит к снижению репродуктивных потенций (Лысенко, Селин, 2001), оказывает влияние на величину коммерческих уловов, качество выпускаемой продукции и размер товарного (коммерческого) запаса крабов. Изменение же уровня травмированности может использоваться как показатель интенсивности промысла, внутри- и межвидовых взаимоотношений или степени хищничества на разных этапах онтогенеза (Ivanov, 1994; Иванов, 2001). Утрата ходильных и клешненосных конечностей крабом отражается на его подвижности, обеспеченности пищей, защитных реакциях, а также в ряде случаев на способности быть полноценным партнёром при спаривании. Потеря большего количества ног также определяет возможность конкретной особи к существованию.

Уровень травматизма. Под понятием травма здесь подразумевается отсутствие у краба в процессе аутономии ходильной или клешненосной конечности, когда происходит разрыв между коксоподитом и базоподитом. Результаты исследований аутономии конечностей равношипного краба показали, что значительная часть травм особям причиняется в период после линьки (рис. 61). После отвердения панциря и по мере его старания до 3 средней стадии линочного цикла уровень травмированных самцов промыслового размера практически не изменялся (2,4–2,9%).

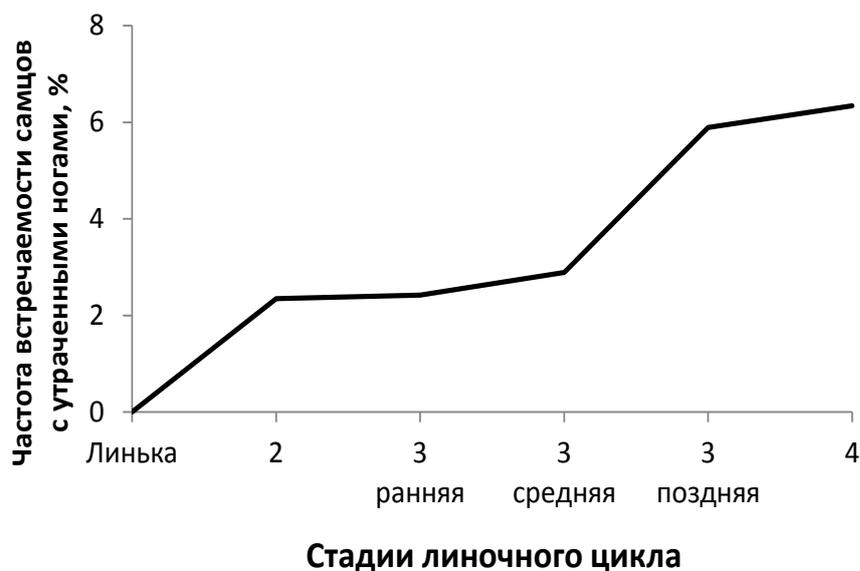


Рис. 61. Частота встречаемости самцов промыслового размера с утраченными конечностями в зависимости от стадии состояния панциря

Резкое увеличение доли травмированных самцов (до 5,9–6,3%) отмечено на поздних стадиях линочного цикла (в 3-ей поздней и 4), которое, вероятно, связано с внутривидовым антагонизмом, проявляющимся в период размножения при конкуренции самцов за самок в районах воспроизводства. Очевидно, что основной вклад в уровень травмированности крабов вносят естественные факторы, поскольку самцы промыслового размера в 3-ей поздней СЛЦ изымаются также промыслом, как крабы в других СЛЦ, имеющих твёрдый панцирь. Промысловые операции ведут к неизбежному причинению определённого количества травм крабам как при поднятии их на борт судна и последующей механической сортировки, так и при возвращении их в море. Анализ имеющихся материалов показал, что доля подобных травм, наносимым крабам в ходе промысла, крайне низка.

Большинство травмированных особей имело по одной утраченной конечности, а наибольшее число одновременно отсутствующих ног не превышало четырёх (рис. 62). Подобный набор травм за многолетний период наблюдений был отмечен однажды, при этом у неполовозрелой самки все утраченные конечности находились с правой стороны тела. Следует согласиться с мнением Б.Г. Иванова (Ivanov, 1994; Иванов, 2001), что потеря

пяти ног для крабов-литодид и для равношипого краба в частности, становится критически возможным для существования.

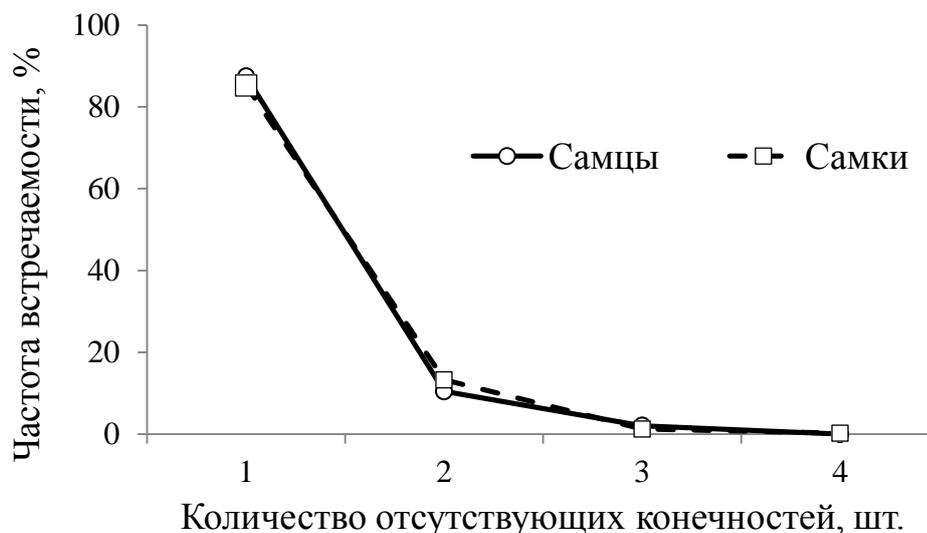


Рис. 62. Степень индивидуального травматизма особей равношипого краба

Самки, по сравнению с самцами, травмировались чаще, что может быть обусловлено наличием у них более тонких и, следовательно, легко травмируемых конечностей (табл. 16).

Таблица 16. Частота встречаемости особей равношипого краба различных размерных и половых групп с отсутствующими конечностями

Размерно-функциональные группы	Общая доля крабов с отсутствующими конечностями, %
Непромысловые самцы	3,0
Промысловые самцы	3,0
Неполовозрелые самки	3,0
Половозрелые самки	4,7

Наибольшая частота встречаемости повреждённых ног наблюдалась у 4 пары (рис. 63). Конечности с правой стороны тела самцов травмировались более равномерно, а с левой — 1 нога (клешненоносная) травмировалась в 3,5 раза реже, чем 4 левая. У самцов наблюдалась более частая потеря ног с правой стороны тела (53,1%). Практически такое же распределение травм

относительно продольной оси тела наблюдалось и у самок равношипого краба, только с более выраженной симметричностью.

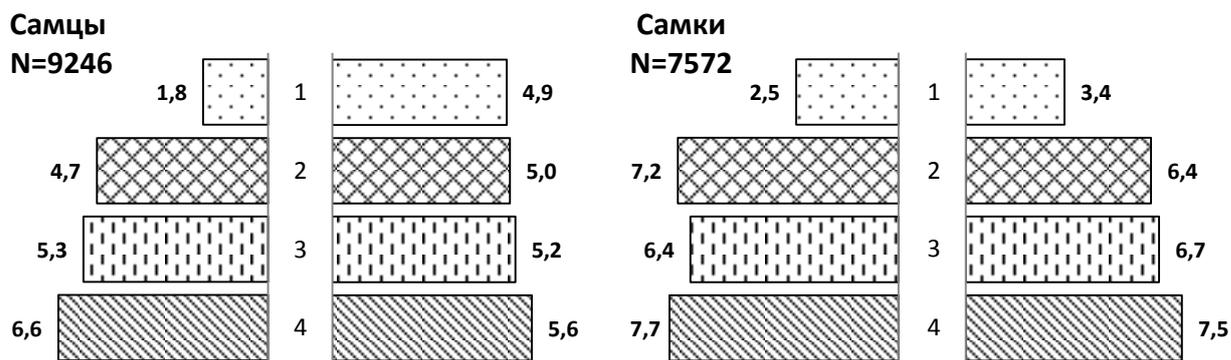


Рис. 63. Частота встречаемости травмированных ног у особей равношипого краба. Левая и правая стороны каждой диаграммы соответствуют левым и правым ногам крабов, счёт конечностей сверху от 1 к 4 парам

Для камчатского краба, близкородственному равношипому крабу видом, характер распределения аутономии конечностей вдоль оси тела имеет сходную тенденцию увеличения травмированности от передних ног к задним и большей потерей конечностей с правой стороны тела (Лысенко, Селин, 2001; Пинчуков, 2007; Niwa, Kurata, 1964; Edwards, 1972). Данное распределение аутономии ног, вероятнее всего, — одна из видоспецифичных черт биологии крабов-литодид. Высказанное Дж. Эдвардсом (1972) предположение о преобладании правостороннего движения крабов и, как следствие, большей вероятности потери ног с правой стороны тела, получило подтверждение и в нашем случае.

Большая травмированность правой клешни самцов обусловлено их частым использованием в сражениях, демонстрации и ухаживании за самками (Hartnoll, 1974). Так, например, хорошо известно «рукопожатие», предшествующее линьке самок и спариванию. При этом, как показали аквариальные наблюдения: отсутствие одной клешненоносной конечности у самцов равношипого краба не оказывает влияния на процесс оплодотворения ими самок (Paul, Paul, 2001a).

Травматизм равношипого краба в северной части Охотского моря невысок и, вероятно, не оказывает существенного влияния на снижение

качества запасов. Основной вклад в общий уровень травмированности вносят естественные причины, количество травм, причиняемых в процессе промысла, минимально.

Паразиты и комменсалы

В процессе жизнедеятельности многих живых организмов встречаются способы совместного существования, при этом если один организм причиняет вред другому, то это форма сожительства — паразитизм, а если не наносит вреда, но при этом один из них получает пользу — комменсализм. Крабы, как и множество других объектов живой природы, имеют разные формы сожительства с другими гидробионтами. При рассмотрении межвидовых или внутривидовых взаимоотношений, роль паразитов недооценивается или игнорируется, несмотря на то, что они являются неотъемлемой частью любого биоценоза.

Известно, что для позвоночных отношения в системе «паразит-хозяин» строятся в основном на организменном уровне, а у беспозвоночных — на популяционном, что определяется разной степенью развития их иммунной системы. Регуляторная роль паразитов крайне разнообразна и во многом определяется их систематическим положением и экологией хозяев-гидробионтов, по степени их влияния подразделяют на антагонистические и динамично-равновесные. При динамично-равновесных отношениях влияние паразитов на численность хозяев носит опосредованный характер и проявляется в основном в снижении их репродукционного потенциала, либо в повышенной доступности для хищников.

Ракообразные. Одной из особенностей равношипного краба, населяющего северную часть Охотского моря, — наличие высокой доли особей, инвазированных корнеголовым ракообразным *B. callosus*. Этот космополитический вид корнеголовых ракообразных паразитирует преимущественно на глубоководных крабах родов *Lithodes* (*L. aequispinus*;

L. agassizii Smith, 1882; *L. antarctica* Hombron & Jacquinot, 1842; *L. couesi* Benedict, 1895; *L. murrayi* Henderson, 1888), *Paralithodes* (*P. camtschaticus*, *P. platypus*) и *Paralomis* (*P. birsteini* Macpherson, 1988; *P. bouvieri* Hansen, 1908; *P. granulosa* (Hombron & Jacquinot, 1846); *P. spinosissima* Birstein & Vinogradov, 1972; *P. multispina* (Benedict, 1895); *P. verrilli* (Benedict, 1895)) (Hawkes et al., 1986; Meyers, 1990; Pohle, 1992; Watters, 1998; Lovrich et al., 2004; Ahyong, Dawson, 2006).

В ходе выполненных исследований определены границы встречаемости заражённых крабов и районы с наиболее высоким уровнем инвазии. Как видно из рисунка 64, инвазированные особи равношипного краба регистрируются практически повсеместно в местах их обитания.

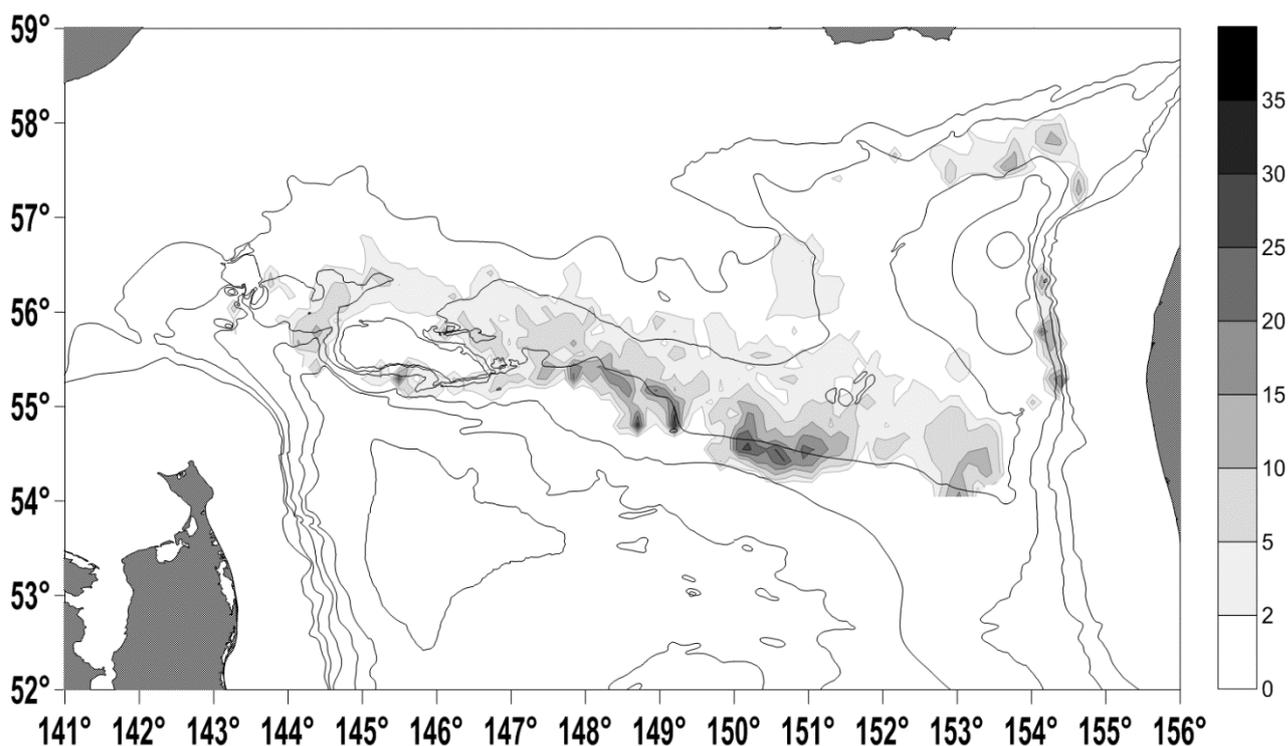


Рис. 64. Доля (в %) особей равношипного краба (суммарное за все годы), инвазированных корнеголовым раком *B. callosus*. Глубины, как на рисунке 10

B. callosus относится к группе мезопаразитов, так как функционально и морфометрически его тело разделяется на две части: внешнюю эктосому (экстерну), которая сообщается с внешней средой и выполняет функцию размножения, и внутреннюю часть (интерну), обеспечивающую в организме паразита трофическую функцию (Марченков, 2001).

Доля инвазированных крабов колеблется в зависимости от глубины взятия проб (рис. 65). Количество заражённых особей в пробах с увеличением глубины умеренно возрастало ($p=0,38$). Наиболее высокие уровни инвазии наблюдались в глубинном диапазоне 400–649 м и были, как правило, приурочены к центральной части моря. Максимальный уровень инвазии составил 43,2%, который был отмечен в средних координатах $55^{\circ}29'50''$ с.ш. $147^{\circ}36'90''$ в.д. на глубине 490 м.

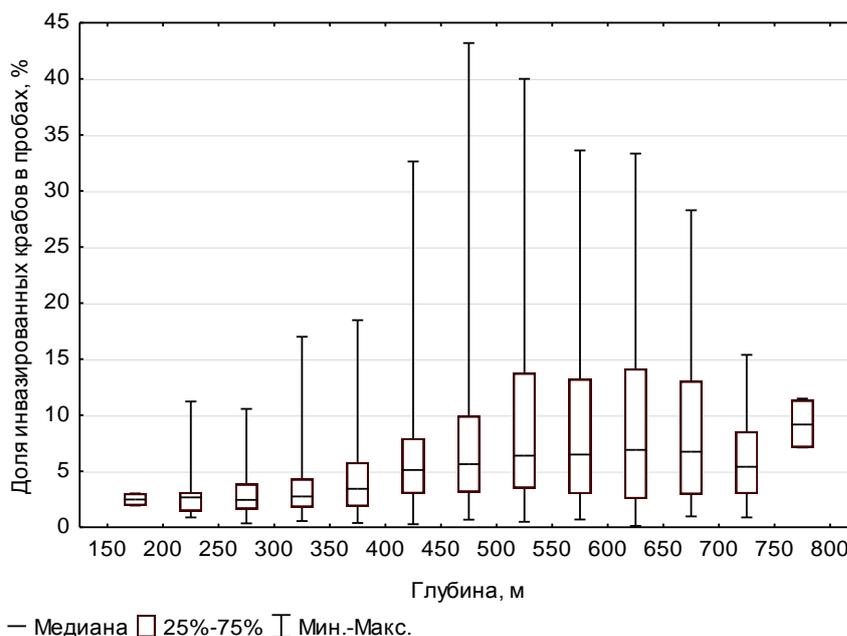


Рис. 65. Распределение инвазированных крабов в пробах по глубинам

В основной массе у инвазированных особей отмечалось по одной эктосоме паразита (94,8%). Доля крабов с двумя экстернами составляла 2,7%, с тремя — 0,3%. Наибольшее количество экстерн, зарегистрированных одновременно у одной особи краба, не превышало четырёх, при этом за многолетний период наблюдений краб с подобным количеством эктосом был встречен однажды. Доля крабов со следами от ранее прикрепленной эктосомы корнеголового рака в среднем составляет около 2,2% от общего количества инвазированных особей. Максимальное количество экстерн, отмеченное у одной особи, может различаться в зависимости от района обитания. Наибольшее количество экстерн, одновременно паразитирующих у

одной особи равношипного краба, отмечено в водах Британской Колумбии и достигало пяти экземпляров (Bower, Sloan, 1985).

При гистологических исследованиях инвазированных особей выросты интерны паразита были обнаружены в половых железах, соединительной ткани органов пищеварительного тракта, антеннальной железе, массово — между трубочками гепатопанкреаса и в мускулатуре. Ответной воспалительной реакции тканей хозяина на присутствие паразита выявлено не было. При этом всегда отмечалась редукция половых желёз и отсутствие в них зрелых половых клеток (Метелёв, Рязанова, 2013).

Исследования крабов других видов, инвазированных корнеголовым раком, показывают, что повреждения органов хозяина минимальны и связаны только со сдавливанием или смещением тканей. Исключение составляет половая система, которая подвергается деградации независимо от того проникли выросты интерны в половые железы или нет (Meyers, 1990).

Для анализа влияния инвазии корнеголового рака на морфологический облик крабов был выполнен дискриминантный анализ здоровых и заражённых крабов с пошаговым включением переменных. Многомерный анализ выполнялся по 26 признакам, в построенную модель вошли 23 признака. Из них наиболее важными для разграничения групп особей были: длина и ширина карапакса, длина мероподита первой ходильной ноги, высота абдомена, длина и высота клешни. В построенной модели первые главные канонические переменные описывали свыше 99,3% выявленной изменчивости между группировками.

Выполненный многомерный анализ морфологических характеристик наглядно показал, что инвазированные особи существенно отличаются от здоровых крабов (рис. 66). Центроиды выборок здоровых самцов и самок в плоскости канонических переменных были максимально отдалены друг от друга, а заражённых особей, напротив, располагались на наименьшем удалении друг от друга (табл. 17).

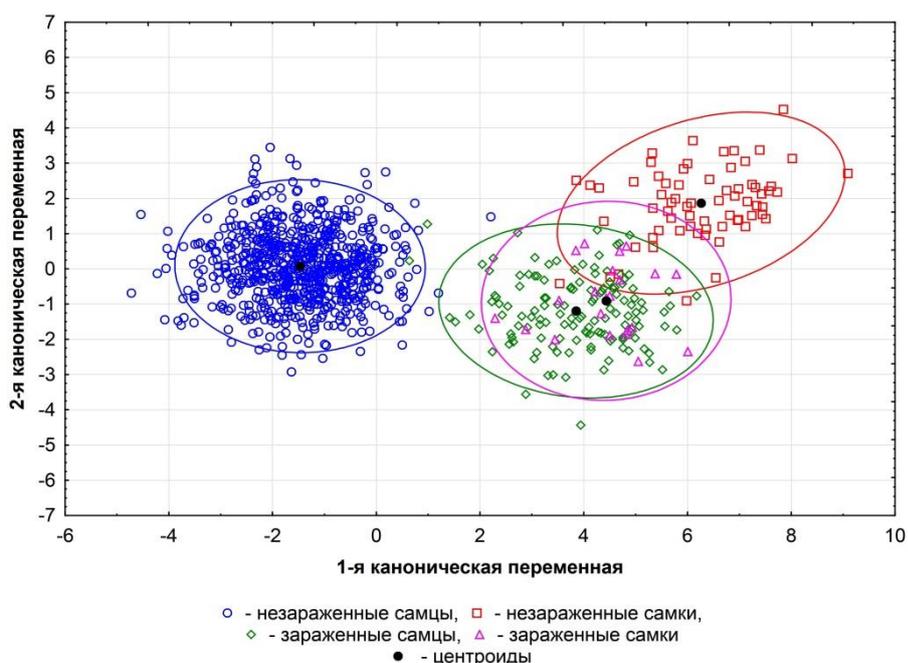


Рис. 66. Взаиморасположение выборок крабов в плоскости главных канонических переменных

Таблица 17. Квадрат расстояния Махаланобиса D_M^2 между центроидами выборок крабов (верхний правый угол) и F-уровни удалённости их центроидов друг от друга (нижний левый угол)

Группы	Незаражённые самцы	Незаражённые самки	Заражённые самцы	Заражённые самки
Незаражённые самцы	—	62,97	29,97	37,77
Незаражённые самки	165,94	—	15,22	13,17
Заражённые самцы	145,30	29,28	—	3,04
Заражённые самки	34,22	9,29	2,45	—

Инвазированные особи равношипного краба существенно отличались по морфологическому облику от здоровых особей: заражённые самцы, по сравнению со здоровыми, имели более мелкие клешни и короткие мероподиты, в то время как больные самки обладали более массивными клешнями, чем здоровые особи.

В период исследований было помечено 466 крабов, инвазированных корнеголовым ракообразным, при этом у 177 из них при выпуске обратно в море была удалена экстерна паразита. За весь период исследований удалось повторно поймать 2 самцов. Период их пребывания в естественной среде

составил 173 и 178 суток. Один из повторно пойманных крабов (ШК — 144 мм) при выпуске в море имел след от ранее прикрепленной экстерны паразита. За период пребывания его в естественной среде визуальных изменений обнаружено не было. Второй краб (ШК — 120 мм) выпускался с одной экстерной паразита, длина которой (по схеме: Bower, Sloan, 1985) составляла 66 мм. К сожалению, повторно он был отловлен на промысловом судне, поэтому осмотреть его тщательно не удалось. Были получены только сведения об увеличении ширины его карапакса до 130 мм. Очевидно, что за этот период времени у данной особи равношипого краба произошла смена панциря, на что указывало и отсутствие временной метки, однако оценить в каком состоянии находился паразит после протекания у хозяина линьки, к сожалению, не удалось.

По поводу дальнейшей судьбы заражённых паразитом крабов нет единого мнения. Основываясь на том, что достаточно часто встречаются крабы с зарубцевавшимся следом от экстерны корнеголового рака, считают, что в некоторых случаях возможно выздоровление хозяина. Все исследователи сходятся на том, что реакции тканей хозяина на присутствие паразита не наблюдается, пока на теле крабов сохраняется экстерна. После её отпадения в отростках интерны происходят дегенеративные процессы. В результате в организме краба-хозяина начинается обычная воспалительная реакция как на «инородное тело». Происходит инфильтрация гемоцитов, образование гранулём, инкапсулированных включений и обширных областей меланизации вокруг разрушающихся выростов паразита. Поскольку объём этого материала получается значительным, избавиться от него организму краба сложно, и животное может погибнуть в результате сильной интоксикации (Meyers, 1990). Результаты выполненных исследований по мечению инвазированных крабов, у которых имелись следы от ранее прикрепленной экстерны паразита, показали, что особи равношипого краба могут существовать в естественной среде до 6 месяцев. При этом, крабы с

максимальной экспозицией по внешним признакам не отмечались от крабов с небольшим периодом пребывания в среде.

Микроспоридии. Вторым зарегистрированным у равношипого краба внутриполостным паразитом были микроспоридии рода *Thelohania*. Клинические признаки болезни, вызываемые этим агентом, в основном регистрировали у мелкоразмерных самцов и ювенальных самок. При интенсивном заражении и, видимо, на поздней стадии развития болезни абдомен крабов был сильно увеличен в размерах, а с его внутренней стороны сквозь покровы хорошо просматривались белые непрозрачные пятна. Полость тела больных крабов была заполнена белой творожистой массой. При этом в 12,5% случаях больные особи также были инвазированы корнеголовым раком *B. callosus*. Микроскопический анализ показал наличие во внутренних органах крабов спор микроспоридий, объединённых в панспоробласты по 8 спор. Паразитом была заселена соединительная ткань всех внутренних органов, при этом заражения мускулатуры не наблюдалось.

Инвазированные крабы регистрировались на склонах банки Кашеварова, в центральной части моря и на 300-метровых возвышенностях (рис. 67). Распространённость инвазированных особей равношипого краба в пробах составляла от 0,3 до 2,1%.

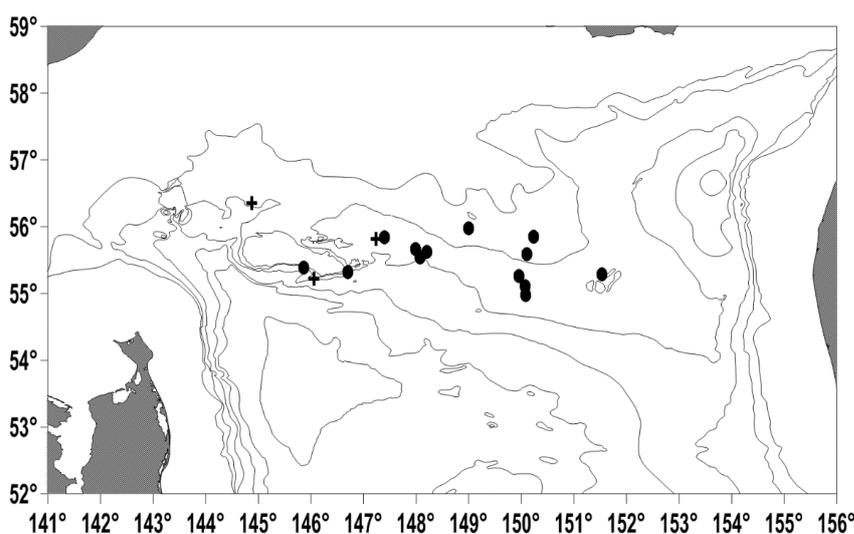


Рис. 67. Встречаемость особей равношипого краба, инвазированных микроспоридиями родов *Thelohania* sp. (●) и *Ameson* sp. (✚). Глубины, как на рисунке 10

В районе акватории банки Кашеварова регистрировались крабы, заражённые микроспоридией рода *Ameson*. Мускулатура больных крабов была похожей на варёную — плотной и белой. Гистологические исследования показали, что спорами паразита замещалась значительная часть мышечных волокон. Споры паразита также были обнаружены в антеннальной железе и соединительной ткани некоторых внутренних органов. Доля инвазированных крабов в выборках составляла от 0,8 до 1,3%.

Основная масса инвазированных микроспоридиями особей равнощипого краба была представлена мелкоразмерными самцами и самками. Зарегистрирован лишь единичный случай инвазии *Thelohania* sp. самца промыслового размера. Такая особенность микроспоридиозных инвазий отмечена и у других ракообразных, её связывают с особенностями их миграции, при которой самки и непромысловые самцы держатся относительно обособленно от промысловых самцов (Childers et al., 1996; Messick, 1998). Таким образом, заражённость равнощипого краба в северной части Охотского моря микроспоридиями родов *Thelohania* sp. и *Ameson* sp. можно считать низкой.

Динофлагелляты. В ходе выполненных исследований зарегистрирован единственный экземпляр равнощипого краба с инвазией паразитической динофлагеллятой рода *Hematodinium*. Визуальных признаков этого заболевания не было, однако краб был заражён корнеголовым раком *B. callosus*. Наличие *Hematodinium* sp. выявили микроскопическими методами. Вегетативные клетки *Hematodinium* sp. регистрировали в соединительной ткани большинства внутренних органов, миокарде и жабрах. Этот паразит в Охотском море известен у камчатского и синего крабов. Единичные случаи инвазии отмечены у крабов-стригунов (Ryazanova et. al., 2010).

Таким образом, из инвазионных агентов, обнаруженных у равнощипого краба, наиболее распространён корнеголовый рак *B. callosus*. Остальные

внутриполостные паразиты у краба встречаются редко. Несмотря на низкую встречаемость инвазий микроспоридиями обоих родов и динофлагеллятами *Hematodinium* sp., следует отметить, что вызываемые этими паразитами заболевания смертельны для ракообразных, а продукция из заражённых особей непригодна для использования.

Рыбы семейства Liparidae. Наблюдения за рыбами семейства Liparidae и равношипым крабом в районе Алеутских островов и Берингова моря привели к выводам, что их отношения являются репродуктивным паразитизмом (Love, Shirley, 1993; Somerton, Donaldson, 1998; Gardner et al., 2016).

В исследованном районе крабы с кладками рыб рода *Careproctus* в околожаберной полости регистрировались в широком диапазоне глубин от 250 до 750 м на всём протяжении материкового склона от 144°00' до 154°20' в.д. Максимальная доля крабов с кладками рыб в пробах составила 27,7%. Из осмотренных 15681 крабов 238 имели под карапаксом кладки яиц карепроктов (1,5%). Наиболее часто крабы с кладками рыб регистрировались на внешней кромке материковой отмели, в зонах преобладания фауны подвижных и неподвижных сестонофагов, где краб формировал нагульные поселения.

Кладки яиц рыб представляли собой шарообразной формы комки диаметром 4–7 см, содержащие яйца (4–5 мм) на разных стадиях развития. Численность яиц в 44 кладках колебалась от 149 до 759, составив в среднем 473 ± 26 яиц. Кладки яиц рыб отмечались преимущественно у самцов крабов (68,9%), при этом ширина карапакса особей изменялась от 82 до 183 мм. Максимальное количество кладок у одной особи краба не превышало трёх. Количество их зависело от размеров крабов. Встречаемость двух кладок регистрировалась у особей размером от 90 мм по ширине карапакса. По три кладки рыб отмечались у крабов размером более 150 мм по ширине карапакса. С увеличением размеров крабов возрастало и количество отложенных в них яиц карепроктов.

В период проведения исследований в приловах к крабу регистрировались следующие представители рода *Careproctus*: *C. colletti* Gilbert, 1896, *C. rastrinus* Gilbert & Burke, 1912, *C. macrodiscus* Schmidt, 1950, *C. marginatus* Kido, 1988, *C. roseofuscus* Gilbert & Burke, 1912. Определить, к какому виду/видам карепроктов принадлежали яйца не представлялось возможным. Однако анализ гонад карепроктов показал, что по размерам яиц, а также зрелости половых продуктов рыб, скорее всего, основная масса кладок принадлежат двум видам *C. rastrinus* и *C. marginatus*. Равношипый краб обитает на значительной акватории и в широком диапазоне глубин, поэтому очевидно, что и видовой состав рыб, откладывающих яйца в околожаберную полость краба, будет изменяться в зависимости от района сбора проб.

Симбиотические взаимоотношения между равношипым крабом и рыбами рода *Careproctus* можно назвать комменсализмом в форме квартиранства, так как к летальным исходам или серьёзному ущербу здоровью крабов это взаимодействие не приводит. Однако в одном случае нами был зарегистрирован некроз тканей жаберных лепестков под одной из кладок яиц. Кроме того, наличие кладок карепроктов на жабрах краба должно негативно сказываться на обеспеченности его кислородом. Кроме того, в литературных источниках приводятся сведения о гибели самки равношипного краба при выпуске личинок рыб рода *Careproctus* (Love, Shirley, 1993).

Таким образом, на основе полученных и литературных данных отношения рыб рода *Careproctus* с равношипым крабом можно квалифицировать как кладочный (репродуктивный) паразитизм.

ГЛАВА 5. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА АРЕАЛА РАВНОШИПОГО КРАБА В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

Знание о структуре популяций позволяет определить, где можно осуществлять лов крабов с осторожностью, где — более интенсивно, а где их промысел категорически не рекомендуется, т.е. оно необходимо для рационального ведения промысла. Ранее в северной части Охотского моря функциональная структура ареала была установлена для краба-стригуна опилио (Карасёв, 2014; Карасёв, Карпинский, 2018), но у стригуна более сложный цикл, поскольку у него присутствует терминальная линька. Чтобы построить функциональную структуру ареала, следует проследить весь жизненный цикл, для чего придётся также привлечь и литературные данные.

Имеющийся материал при своей массовости охватывает не все этапы жизненного цикла равношипного краба. Для составления полного представления о процессах, происходящих в популяции, недостающие сведения были восполнены из литературных источников наравне с авторскими наблюдениями в период выполнения морских экспедиционных работ.

Личиночный период жизни равношипного краба — наиболее труднодоступный для изучения, так как личинки этого краба в планктонных сборах отсутствуют. Основываясь на разнице в количестве желтка у личинок глубоководного (*L. couesi*) и шельфового (*P. camtschaticus*) видов крабов-литодид, Д. Сомертоном (Somerton, 1981) было высказано предположение о том, что личинки глубоководных видов крабов не поднимаются в фотический слой и их расселение не зависит от поверхностных водных масс. Немного позже, им же в соавторстве с Отто (Somerton, Otto, 1986) была выдвинута гипотеза о том, что крупные размеры личинок равношипного краба позволяют им выдерживать более длительное голодание и дают возможность

в самом начале жизненного цикла питаться более крупными организмами по сравнению с шельфовыми видами. При выполнении дальнейших исследований выдвинутая гипотеза нашла своё подтверждение. Выяснилось, что равношипый краб в своей стадии развития имеет лецитотрофную личинку, питание которой идёт за счёт желтка вплоть до наступления мальковой стадии (Shirley, Zhou, 1997), а демерсальный (придонный) тип развития объясняет отсутствие их в планктонных сборах.

В отношении малькового периода жизни равношипого краба на акватории Охотского моря в распоряжении имеется не так много материалов, главным образом, это данные донных траловых съёмок. Так, наиболее обширные сведения о распределении мальков краба по акватории Охотского моря имеются по результатам траловой съёмки, выполненной в 1989 г. (Долганов и др., 1989; Низяев, 1992) (рис. 68). Мальки равношипого краба вдоль западнокамчатского побережья встречались на трёх участках от 52 до 58° с.ш., в центральной части моря — между 148 и 150° в.д., а также южнее острова святого Ионы и на материковом склоне Восточного Сахалина. Наиболее высокие уловы (более 10 экз./трал.) регистрировались в североохотоморском районе (восточнее и западнее банки Кашеварова), а также на восточносахалинском склоне. По результатам донных траловых съёмок, выполненных в 1997, 2009 и 2013 гг., молодь краба в северной части Охотского моря регистрировалась практически в тех же районах.

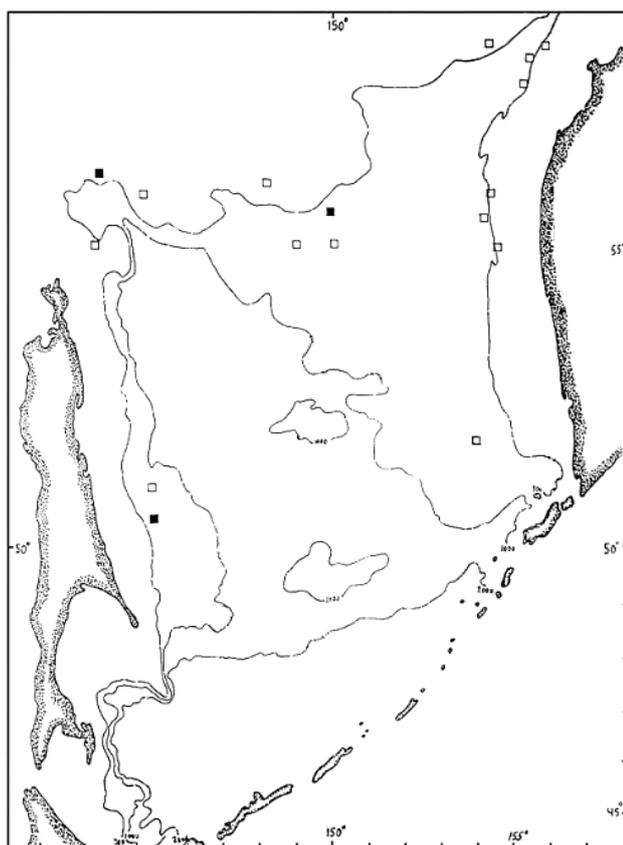


Рис. 68. Распределение мальков равношипого краба на батиали Охотского моря (по: Долганов и др., 1989; Низяев 1992). Заштрихованный квадрат – улов более 10 экз./трал.

Процесс выпуска личинок у равношипого краба чаще всего происходит на глубинах более 400 м. Наличие в своём развитии лецитотрофной личинки освобождает равношипого краба от необходимости выпуска их в определённый период для обеспечения их пищей в пик массового цветения фитопланктона, как это происходит у шельфовых видов. Поэтому процесс выпуска личинок у равношипого краба можно наблюдать в течение всего календарного года, при этом незначительное увеличение пика выпуска отмечается в весенне-летний период.

В течение месяца после выпуска личинки краба претерпевают ряд последовательных линек (от зоа I до зоа IV и стадией глаукотое), типичных для всех видов крабов-литодид (Haynes, 1982). Период развития от личинки до I мальковой стадии при температуре +2°C, характерной для придонных вод в североохотоморском районе составляет 175 суток. В течение этого

периода они заносятся в районы с обильно развитой эпифауной, которая защищает мальков от выедания хищниками, а также становятся объектами их питания. После оседания и спустя некоторое время глаукотое превращается в малька.

Локализация мальков равношипного краба на акватории соответствует расположению выявленных основных скоплений половозрелых самок в северной части Охотского моря, что свидетельствует о переносе личинок в пределах мест своего выпуска на небольшие расстояния. Основным механизмом разноса личинок являются придонные непериодические течения. В центральной части моря максимальное расстояние от мест выклева личинок до мест их оседания, учитывая скорость течений в этом районе, может достигать 128 км.

На западнокамчатском склоне репродуктивные районы краба располагаются в зоне расхождения Западно-Камчатского течения при натекании его на Северо-Охотскую возвышенность (54° с.ш.), а также на северо-востоке впадины ТИПРО. При выпуске личинок крабов в первом районе они переносятся придонными течениями, если следовать генеральной системе течений на север вдоль западнокамчатского шельфа. Кроме того, из этой зоны они могут также транспортироваться на северо-запад по направлению Срединного течения. Образующий здесь круговорот, формирующийся при взаимодействии с Северо-Охотским противотечением (с приблизительным центром $56^{\circ}00'$ с.ш., $151^{\circ}00'$ в.д.), создаёт условия для оседания личинок в этом районе. Это подтверждается и наличием высоких уловов молоди краба по данным траловых съёмов, согласно которым максимальные и наиболее частые уловы немигрирующей молоди краба фиксировались по направлению к западу и северо-западу от 300-метровых возвышенностей (в районе от $55^{\circ}00'$ – $57^{\circ}00'$ с.ш. и $150^{\circ}00'$ – $151^{\circ}30'$ в.д.). Преобладание в этом районе неподвижных сестонофагов жёсткого субстрата становятся благоприятным местом для оседания личинок и последующей жизнедеятельности подрастающей молоди краба. Максимальные биомассы

бентоса на этом участке достигают 300–500 г/м², здесь обильное развитие получили губки, гидроиды, мягкие кораллы и усоногие раки. Среди развитой эпифауны личинки крабов находят убежище, повышая тем самым выживаемость на ранних стадиях их жизни.

Наличие жёстких грунтов с обилием групп бентоса неподвижных сестонофагов характерно и для района западнокамчатского шельфа между 55 и 56° с.ш., где регистрировались мальки краба, транспорт личинок осуществляется, очевидно, из репродукционной зоны, расположенной южнее. Максимальные биомассы бентоса в этом районе достигают также высоких значений (300–500 г/м²). Этот район характеризуется высокой динамичностью вод и наличием антициклонических вихрей, формирующихся вдоль Северной ветви Западно-Камчатского течения.

Личинки крабов, продуцируемые на северо-востоке впадины ТИНРО, оседают в этом же районе, перенос их в западном направлении вдоль склона впадины ТИНРО — маловероятен. Согласно макроциркуляционной системе движения вод в Охотском море в горле залива Шелихова формируется антициклонический круговорот при взаимодействии Северной ветви и Ямского течения, этот район также отмечается высокими биомассами бентоса.

В североохотоморском районе обитает самая многочисленная группировка краба, основная репродукционная зона которой сосредоточена на обширной акватории материкового склона, расположена она восточнее банки Кашеварова. Продуцируемые ими личинки переносятся в северо-западном направлении, оседая широкой полосой в верхней части материкового склона и на склонах банки Кашеварова. Наиболее плотные скопления половозрелых самок в восточной части этого района сосредоточены юго-восточнее 300-метровых возвышенностей. Именно в эту часть поселений краба может производиться перенос личинок из западнокамчатской репродуктивной зоны, расположенной в районе 54° с.ш.

Осевшие в восточной части района личинки, по мере роста и достижения ими половозрелости, учувствуют в процессах воспроизводства.

Зона оседания личинок в этой части моря связана с границей взаимодействия Северо-Охотского противотечения с ветвями Западно-Камчатского течения, образующимися при натекании его на Северо-Восточную возвышенность. Этот район характеризуется преобладанием жёстких грунтов и развитой эпифауной, необходимой для оседания и питания краба в первые годы его жизни.

В западной части района репродукционная зона краба располагается в верховье Старицкого прогиба. Продуцируемые самками личинки оседают поблизости от места их выпуска на восточных склонах банки Кашеварова и южнее острова святого Ионы. Сложный рельеф дна и система разнонаправленных течений создаёт в этом районе антициклонический круговорот. Перенос личинок из этой зоны вдоль Восточного Сахалина также возможен. Популяции крабов, обитающие в районе островов Курильской гряды, изолированы от североохотоморских скоплений большими глубинами Курильской котловины, достигающие 3900 м, поэтому связь между ними, вероятнее всего, отсутствует.

Таким образом, локализация мальков краба сопряжена с нахождением в северной части Охотского моря крупномасштабных циркуляций, формирующихся при взаимодействии генеральных течений с рельефом дна. В областях их формирования доминирующей группой бентоса чаще всего становятся неподвижные сестонофаги, наличие которых способствуют оседанию личинок и их дальнейшему росту (рис. 69).

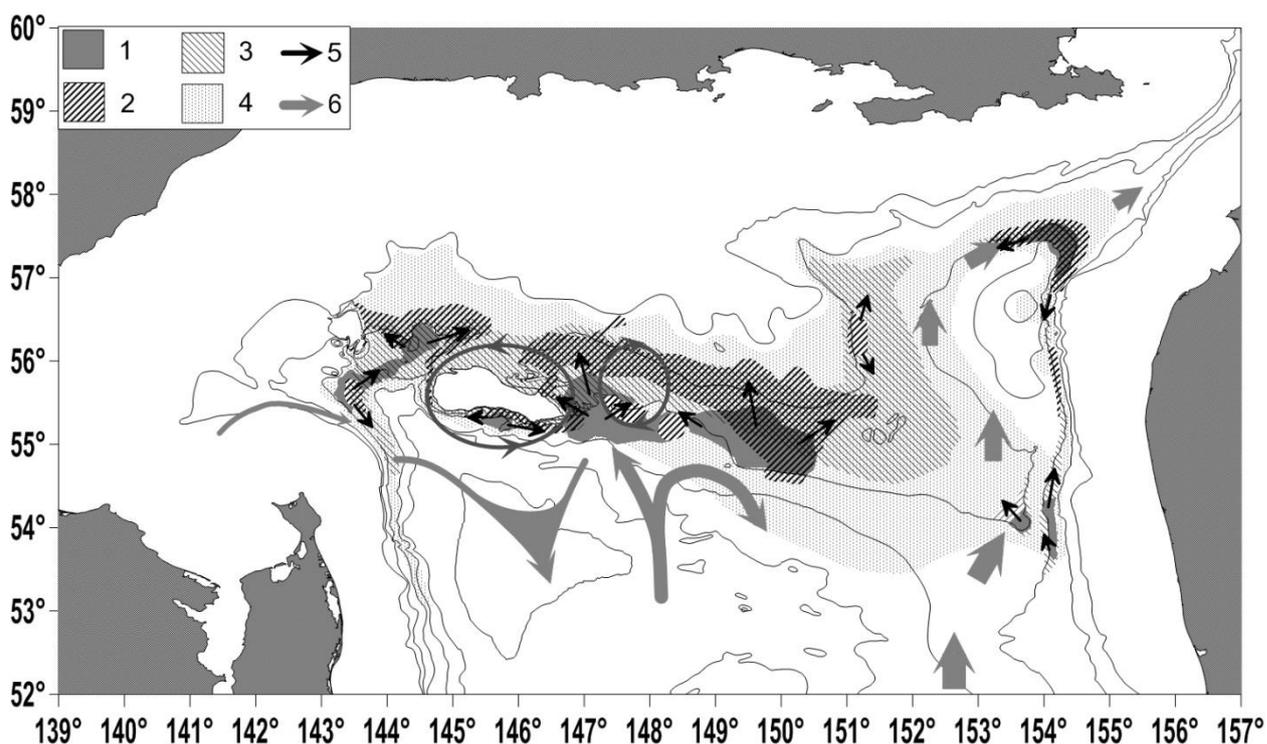


Рис. 69. Функциональная структура части ареала равношипого краба в северной части Охотского моря: 1 — зона размножения, 2 — зона преобладания молоди, 3 — зона преобладания зрелых самцов, 4 — периферийная зона, 5 — основные направления онтогенетических миграций, 6 — основные придонные течения. Глубины, как на рисунке 10

На ранних этапах онтогенеза молодь равношипого краба ведёт одиночный образ жизни, укрываясь от хищников среди развитой эпифауны. На этот факт указывают и единичные поимки крабов (размером от 10 до 19 мм), зарегистрированные в различных изгибах и полостях губок, которые в свою очередь поднимались со дна моря крайними ловушками порядков. В таких укрытиях молоди краба удаётся скрываться от хищников и вырасти до размеров, при которых они начинают мигрировать.

Процессы роста молоди равношипого краба, по всей видимости, протекают как и у камчатского краба. В первые годы жизни крабы быстро растут, линяя на первом году жизни до 11–12 раз, а на втором году жизни количество линек сокращается в два раза. В последующие годы количество линек постепенно уменьшается до одного раза в год, а у крупноразмерных крабов смена панциря происходит не чаще одного раза в два-три года.

В первые годы жизни частая смена панциря и мелкие размеры крабов определяют его одиночный и скрывающийся от хищников образ жизни. Основными пищевыми объектами молоди краба являются доминирующие группы бентоса гидроидов, офиур, двустворчатых моллюсков, а также полихет и баянусов. Наименее разнообразна пища у крабов размерной группы 2–20 мм, основу питания которых составляют губки и гидроиды. С ростом крабов рацион их становится более разнообразен. По мере взросления молоди роль губок в питании краба снижается, а двустворчатых моллюсков, офиур, баянусов и полихет увеличивается.

Физиологически половозрелыми самцы равношипового краба становятся раньше их морфометрического оформления (увеличения размеров правой клешни). Присутствие сперматофоров у самцов камчатского краба отмечалось у особей размерами от 40 мм по длине карапакса, при этом практически все крабы физиологически половозрелыми становились уже при 90–99 мм. Однако участие их в процессах воспроизводства подтверждалось только в условиях искусственного содержания, в отсутствии конкуренции со стороны более взрослых особей. Для успешного оплодотворения, т.е. проявления функциональной половозрелости, в естественных условиях самцам необходимо морфометрически оформиться. Увеличение размеров клешни нужно как для удержания самок, так и в возможной борьбе за них. Морфометрически половозрелыми самцы начинают преобладать при размере ширины карапакса 124,7 мм, т.е. с этого возраста большинство крабов принимает участие в процессах воспроизводства.

Впервые самки могут откладывать яйца при ширине карапакса 76 мм, а массово — при 99 мм. Процесс спаривания, линьки и откладки новой порции яиц происходит на границе поселений самок, у которых имеются яйца с хорошо развитыми личинками, на меньших глубинах. На этих участках их ожидают морфометрически зрелые самцы, совершившие нагульные миграции и набравшие мышечную массу. Процесс спаривания занимает несколько дней, спустя 2–3 дня после линьки у самок происходит откладка

яиц, которые прикрепляются на плеоподы. В период инкубации яиц, длительность которого составляет около года (Paul, Paul, 2001в), самки рассредоточиваются на смежных участках, совершая непротяженные нагульные миграции к местам с более высокими массами бентоса. Из репродуктивных зон они мигрируют к верхней части материкового склона. После нагула самки смещаются в более глубоководные участки для выпуска личинок.

Процесс выпуска личинок длится около одного месяца. После выпуска личинок самки пребывают в межнерестовой стадии, которая длится около 200 дней, т.е. репродуктивный цикл самок в среднем длится 590 дней или 1 год и 8 месяцев (Paul, Paul, 2001в).

Для успешного протекания процессов воспроизводства в жизненной стратегии вида имеются биологические особенности. Так, необходимое соотношение полов в репродуктивных зонах поддерживается за счёт асинхронных личинных и нерестовых циклов, а также способности половозрелых самцов успешно оплодотворять нескольких самок. Необходимое соотношение полов для успешного оплодотворения самок в репродуктивных центрах поддерживается за счёт динамического равновесия самцов, уходящих и возвращающихся с нагульных миграций.

Высокая миграционная активность крабов в североохотоморском районе обусловлена удалённостью основных мест нагула и репродуктивных зон друг от друга, а также отсутствием значительных преград для перемещения крабов на обширной акватории северной половины Охотского моря, это позволяет крабу совершать протяжённые миграции до 420 км. В других районах видового ареала краба подобных миграций не отмечалось.

Самцы расселяются широко, выходя на границу шельфа, где их дальнейшее проникновение на меньшие глубины ограничивается распространением промежуточной водной массы, поэтому при температуре ниже 0°C крабы почти не встречаются. Температурный оптимум обитания краба располагается в границах от +1° до +3°C.

Совершив нагульные миграции к зонам с повышенной биомассой бентоса, самцы совершают репродуктивные миграции в районы концентрации самок. В центральной части моря нагульные миграции наблюдаются в трёх направлениях: к склонам банки Кашеварова, к верхней границе материкового склона и к восточным возвышенностям.

В северной части Охотского моря равношипый краб — неотъемлемое звено в высших трофических уровнях макробентоса. В крабовом сообществе Охотского моря и северной его части его роль также существенна. На обширной площади материкового склона в центральной и северо-западной частях моря (на глубинах менее 350 м) равношипый краб обитает совместно с крабом-стригуном опилио *Ch. opilio*, где образуют плотные скопления, создавая возможности для двувидового промысла. В северо-восточной части моря в пределах узкого материкового склона и с резким свалом глубин равношипый краб обитает совместно с синим *P. platypus* и камчатским *P. camtschaticus* крабами. В глубоководной части материкового склона он граничит с крабом-стригуном ангулятусом *Ch. angulatus*, крабами Веррилла *P. verrilli*, многошипым *P. multispina* и Коуэса *L. couesi*. Таким образом, равношипый краб в центральной части моря занимает срединное положение на материковом склоне, при этом скопления равношипого краба граничат с двумя самыми массовыми видами крабов-стригунов северной половины Охотского моря — *Ch. opilio* и *Ch. angulatus*.

* * * * *

Равношипый краб на материковом склоне северной части Охотского моря образует одну единую популяцию, которая практически непрерывным поясом тянется от западнокамчатского склона до северо-восточного Сахалина. Поселения крабов на западнокамчатском побережье всё же имеют определённую обособленность от североохотоморской группировки за счёт отделения этой части глубоководным желобом Лебеда и впадиной ТИНРО.

Однако обмен генетической информацией между ними, вероятно, существует посредством возможной миграции взрослых особей краба по материковому склону вдоль впадины ТИПРО. Обратная связь североохотоморской группировки краба с западнокамчатской, вероятно, отсутствует. Это подтверждается и отсутствием различий по морфологическим признакам между этими поселениями краба. Скопления крабов на восточносахалинском побережье, по-видимому, имеют связь с североохотоморской группировкой посредством переноса личинок краба в южном направлении вдоль Восточного Сахалина, однако обратная связь маловероятна.

В жизненной стратегии равношипного краба имеются определённые адаптационные биологические особенности, способствующие его успешному размножению и расселению в северной части Охотского моря. Процесс воспроизводства краба на этапах от личинок до образования малькового стада основан на продуцировании достаточно жизнеспособного и защищённого, хотя и сравнительно малочисленного, по сравнению с шельфовыми видами, поколения (средняя АРП — 10 тыс. яиц). Растянутость личинных и нерестовых циклов (асинхронность) позволяет поддерживать необходимое количество самцов и самок в репродукционных центрах. Особенности геоморфологии дна и высокая миграционная активность крабов позволяет перемещаться им на значительные расстояния в пределах материкового склона, расширяя тем самым жизненное пространство и восполняя убывающих в ходе промысла крупноразмерных крабов на отдельных участках.

ГЛАВА 6. ПРОМЫСЕЛ И ЗАПАСЫ

История и характеристика промысла

Равношипый краб — один из основных объектов крабового промысла северной части Охотского моря и всего Дальневосточного бассейна. Промысел его, по сравнению со многими другими объектами, которые добываются в отечественных водах, имеет свою продолжительную историю.

История промышленного освоения равношипного краба в Охотском море ведёт своё начало с 1968 г., когда в районе юго-восточнее банки Кашеварова добычу краба вели японские рыбаки (Михайлов, Овсянников, 1984). Объём разрешённых международной комиссией квот в самом начале его промысла составлял 500 тыс. экз. и постепенно был увеличен до 900 тыс. экз. Средняя масса одного экземпляра краба на тот период составляла около 2,1 кг, т.е. добывалось от 1,1 до 1,9 тыс. т краба. Добыча краба японскими рыбаками осуществлялась конусовидными ловушками. Интенсивность промысла равношипного краба ежегодно возрастала, а объёмы разрешённых к вылову квот осваивались за счёт наращивания промысловых усилий, в результате к 1982 году состояние его промысловых запасов отечественными специалистами оценивалось как напряжённое. Реакцией на сложившуюся ситуацию стало предложение о введении запрета на промысел (Михайлов, Овсянников, 1984). С 1984 г. добыча равношипного краба в северной части Охотского моря была приостановлена.

В начале 1990-х годов в Охотском море появились специально оснащённые суда-краболовы, которые имели оборудование, позволяющее вести промысел на значительных глубинах. Данные суда переоборудовались для ловли крабов на американских верфях и, соответственно, были оснащены ловушками, которыми проводилась добыча на североамериканском побережье. Крабовые ловушки были двух конструкций: прямоугольной и

трапециевидной. Конструктивные особенности американских ловушек позволяли эффективней работать на сложных грунтах и в районах с сильными течениями.

Вплоть до 1999 г. большинство судов, работающих на равношипном крабе в северной части Охотского моря, оборудовались ловушками американской конструкции. Однако обслуживание и текущий ремонт подобных судов со временем стал более затратным, поэтому на промысле всё активнее стали использоваться суда отечественной и японской постройки, которые оборудовались для ловли крабов конусовидными ловушками. В настоящее время, как и в самом начале промысла равношипного краба в Охотском море, его лов всё чаще осуществляется конусовидными ловушками.

В октябре 1992 г. сотрудниками Камчатского отделения ТИНРО (ныне Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («КамчатНИРО»)) впервые был проведён научно-экспериментальный промысел равношипного краба двумя судами «Вестерн Энтерпрайс» и «Роял Энтерпрайс». На южных склонах банки Кашеварова были обнаружены плотные скопления краба, обеспечивающие высокие суточные выловы. Максимальные значения уловов промысловых самцов равношипного краба достигали 98 экз. на одну прямоугольную американскую ловушку. Максимальные уловы краба достигали 15–20 т в сутки (Михайлов и др., 2003). Столь удачный опыт добычи равношипного краба не мог остаться незамеченным рыбопромышленными компаниями и сразу привлёк к себе их внимание.

Ежегодный мониторинг промысловых запасов равношипного краба в тот период ещё не был налажен должным образом, контроль состояния североохотоморской группировки осуществлялся несколькими организациями без разделения на подзоны. В результате группировка равношипного краба оказалась под тяжелейшим промысловым прессом, который ещё более усугублялся отсутствием надлежащих мер управления его добычи. Пресс промысла в районе банки Кашеварова в конце 1990-х

годов был чрезвычайно высок, что, вероятно, и стало причиной подрыва запасов равношипного краба в очередной раз (Михайлов и др., 2003).

Специалисты МагаданНИРО, отметившие неблагоприятные тенденции в состоянии запасов равношипного краба, уже в 1998 г. предлагали вести запрет на его промышленный лов в пределах акватории банки Кашеварова ($55^{\circ}00' - 56^{\circ}00'$ с.ш. и $144^{\circ}30' - 148^{\circ}00'$ в.д.) и снизить коэффициент промыслового изъятия (Афанасьев и др., 1998). Однако запрет на промышленный лов равношипного краба в указанном районе был введен лишь в 2000 г.

После введения ограничения и до 2006 г. вылов краба не превышал 1 тыс. т в год. В период действия запрета основная часть выделяемых квот осваивалась на участках, расположенных к северу от района банки Кашеварова, а также в центральной части Охотского моря (рис. 70). Кроме того, активизировался промысел на участке акватории, расположенной в восточной части подзоны в пределах координат $54^{\circ}20' - 55^{\circ}30'$ с.ш. и $150^{\circ}30' - 152^{\circ}00'$ в.д. Именно этот район в весенний период раньше других акваторий освобождается от ледовых полей и пригоден для ведения промысла.

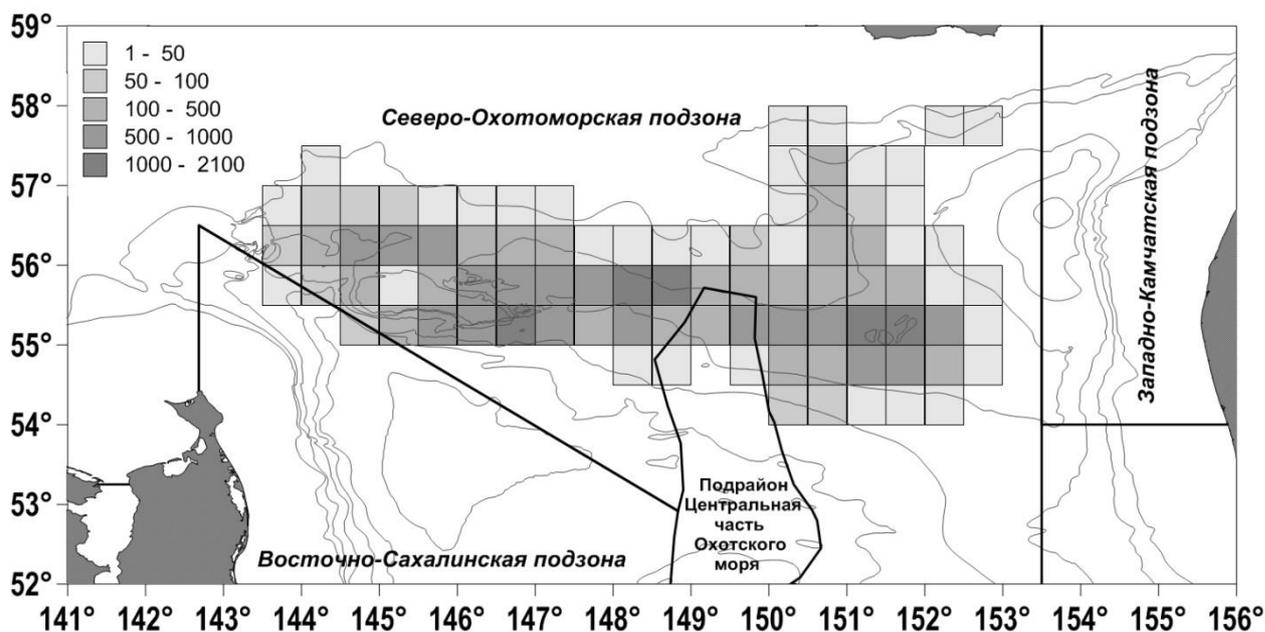


Рис. 70. Суммарный вылов равношипного краба (т) в Северо-Охотоморской подзоне в период с 2004 по 2019 гг. по данным судовых суточных донесений. Глубины, как на рисунке 10

За счёт исследований, проведённых на значительной акватории моря, удалось оценить запас краба на этих участках и увеличить общий допустимый улов (ОДУ) более чем в два раза — с 935 т (2004 г.) до 2057 т (2007 г.) (рис. 71).

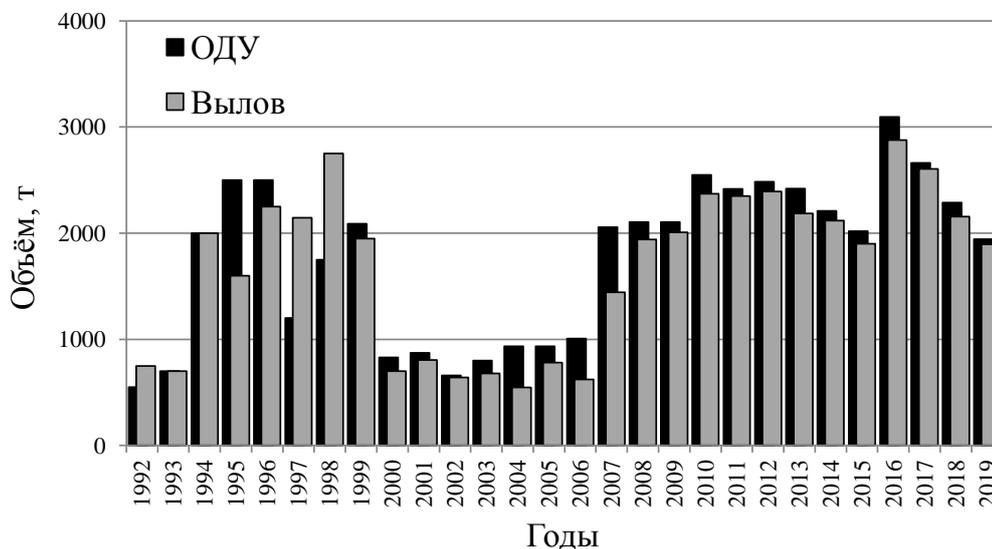


Рис. 71. Динамика ОДУ и фактического вылова равношипого краба в Северо-Охотоморской подзоне в 1992–2019 гг.

Исследования, выполненные в 2008–2010 гг., показали, что введённый с 2000 г. запрет на промышленный лов равношипого краба на акватории банки Кашеварова дал положительный результат — запасы краба восстановились. Специалистами ФГУП «МагаданНИРО» было подготовлено соответствующее обоснование, и с вступлением в силу новых «Правил рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна» от 06.07.2011 г. № 671 был снят запрет на промышленный лов равношипого краба в районе банки Кашеварова. Несмотря на появившуюся возможность промысла, добыча краба в обозначенном районе во второй половине 2011 г. почти не проводилась. Активный промысел краба на этом участке был начат в 2012 г. В 2012–2017 гг. в пределах акватории банки Кашеварова добывалось от 0,8 до 1,3 тыс. т.

Динамика освоения равношипого краба практически не отличается от года к году. Промысел традиционно начинается в начале календарного года

(рис. 72). Наиболее активная добыча краба приходится на весенний период, однако промысел в этот сезон года часто осложняется наличием плотных ледовых полей. Так, в марте – апреле 2010 г. многие суда, участвовавшие в добыче краба, довольно длительный период не могли совершать промысловых операций, поскольку районы промысла были скованы плотными льдами. Одновременно на промысле краба могут участвовать до 10 добывающих судов. Поселения промысловых самцов высокой плотности в этот период позволяют осваивать к концу первого полугодия более половины рекомендованных к вылову квот.

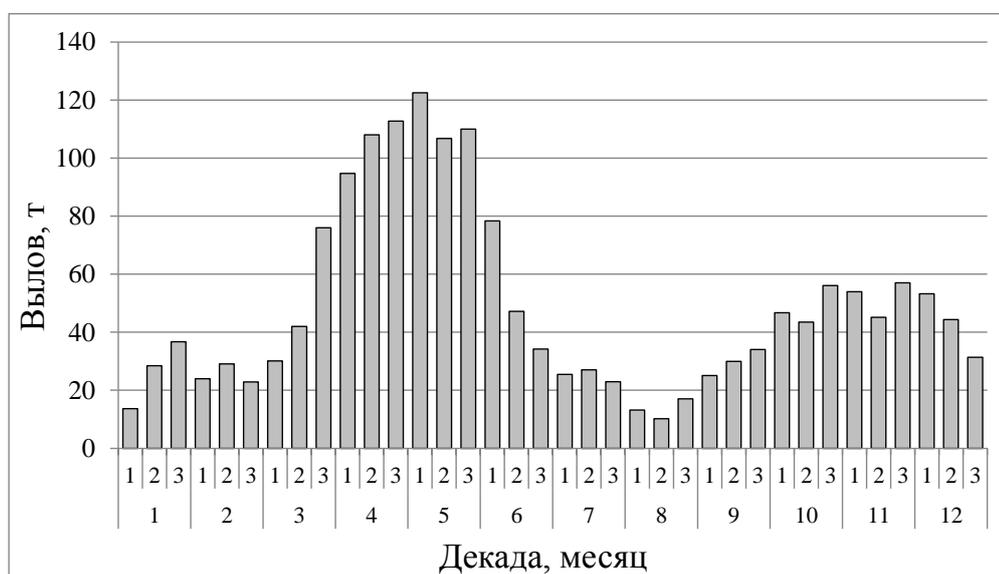


Рис. 72. Динамика среднееголетнего вылова равношипого краба в Северо-Охотоморской подзоне в 2004–2019 гг.

Освоение разрешённых к вылову квот в последние годы было достаточно полным. В среднем ОДУ равношипого краба в Северо-Охотоморской подзоне за последние десять лет осваивался на 91,8%.

Согласно данным промысловой статистики, среднесуточные уловы краба промысловыми судами за последние десять лет варьировали от 2 т (2017 г.) до 3,2 т (2009, 2013 гг.) (табл. 18).

Таблица 18. Среднесуточный улов (т) судов на промысле равношипного краба в 2010–2019 гг.

Месяцы	Годы									
	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019
1	2,16	4,37	2,61	3,80	2,57	–	2,67	1,65	1,36	2,38
2	2,73	2,53	2,46	4,25	2,29	4,17	1,52	1,57	2,14	1,94
3	1,85	3,47	1,66	2,34	2,98	3,57	1,02	2,55	1,28	1,99
4	1,45	2,21	2,91	3,45	3,58	2,87	3,10	2,50	1,60	2,49
5	1,95	2,50	3,04	3,84	3,77	2,87	2,70	1,90	2,00	2,76
6	2,37	2,18	3,20	5,43	1,40	–	2,00	1,90	1,40	1,75
7	1,67	2,07	1,91	2,56	3,31	4,22	1,53	1,42	1,33	1,00
8	1,25	2,12	2,03	0,81	1,77	2,91	1,18	1,54	2,38	1,27
9	2,47	2,16	3,32	0,98	1,58	2,49	2,39	1,28	1,73	2,26
10	2,32	1,82	2,84	2,21	1,80	0,93	1,74	1,70	1,67	2,44
11	2,57	1,57	3,56	2,40	2,09	2,35	1,78	1,67	2,83	1,57
12	2,64	2,48	3,35	3,91	2,46	2,49	1,82	2,22	3,10	1,88
Среднее	2,15	2,38	2,77	3,16	2,91	3,02	2,09	1,95	1,80	2,18
Медиана	1,87	2,25	2,44	2,77	2,69	2,82	1,99	1,71	1,48	2,07

На участках материкового склона, расположенных в диапазоне глубин от 250 до 350 м, равношипный краб образует двухвидовые поселения с крабом-стригуном опилю. В последние годы большинством судов ведётся их двухвидовой промысел, что позволяет более рационально эксплуатировать запасы крабов.

В центральной части Охотского моря на расстоянии 200 морских миль от берега имеется вытянутый в меридиональном направлении участок, именуемый в международной литературе как «Peanut Hole Sea of Okhotsk», который ранее не входил в исключительную экономическую зону Российской Федерации и являлся открытым морем: в частности, любое государство могло осуществлять здесь лов рыбы и вести иную разрешённую Конвенцией Организации Объединённых Наций (ООН) по морскому праву деятельность за исключением шельфа.

Свои права на этот участок Российская Федерация обосновала исходя из Конвенции ООН по морскому праву, которая позволяет расширять 200-мильную экономическую зону государств при условии, что морское дно за её пределами — это естественное продолжение окраины материка. Благодаря исследованиям российских учёных, было доказано, что ложе Охотского моря

в указанном «многоугольнике» — это континентальный шельф материка в пределах Российской Федерации. На основании рекомендаций Комиссии ООН по границам континентального шельфа от 11 марта 2014 г. этот участок в центральной части Охотского моря закреплён за Российской Федерацией.

Исследования беспозвоночных на акватории центральной части Охотского моря не проводились более четверти века (Долганов и др., 1989; Низяев, 1992). Однако юридическое закрепление акватории «многоугольника» за Россией побудило государственные ведомства, отвечающие за рыбохозяйственный комплекс, к финансированию работ по оценке запасов обитающих здесь различных видов крабов. В осенний период 2015 г. силами ФГБНУ «МагаданНИРО» были выполнены работы по поиску и оценке ресурсов промысловых видов крабов в подрайоне 61.52 Центральная часть Охотского моря (Метелёв и др., 2017).

Выполненные работы показали, что в северной части района имеются запасы краба, позволяющие организовать рентабельный промысел равношипного краба. По результатам съёмки к промышленному освоению в новом для Российской Федерации промысловом подрайоне 61.52 Центральная часть Охотского моря было рекомендовано 270 т краба. По итогам аукциона, проводимого Федеральным Агентством по Рыболовству, все лоты на вводимый в промышленный оборот ресурс были распределены между участниками аукциона. К добыче краба рыбопромышленные компании приступили во второй половине 2017 г.

Состояние запасов

Первая масштабная траловая съёмка по учёту краба выполнена в мае–августе 1989 г. на НПС «Дарвин», позволила получить сведения о распределении промысловых видов крабов в батииали Охотского моря. По данным обозначенной траловой съёмки численность промысловых самцов равношипного краба в североохотоморском районе оценивалась в

3527,8 тыс. экз., в западно-камчатском — в 754,4 тыс. экз., северокурильском — в 22,2 тыс. экз., в восточносахалинском — 62,3 тыс. экз. (Низяев, 1992).

Таким образом, более 80% промысловых запасов равношипового краба Охотского моря по результатам траловой съёмки сосредоточены в североохотоморском промысловом районе. Однако вследствие сравнительно редкой сетки траловых станций (большая часть тралений выполнялась на расстоянии около 30 морских миль) и весьма дискретного распределения крабов оценённые запасы, по мнению авторов, на некоторых участках могли быть сильно занижены (Долганов и др., 1989).

С 1994 г. мониторинг запасов краба начал регулярно проводится сотрудниками МагаданНИРО. В период с 1994 по 2009 гг. при расчётах промыслового запаса использовался метод весовой интерполяции, реализованной в программе «El Мара v. 3.1» (Радченко, Васильев, 2001). Позже, в 2010–2014 гг. начал применяться метод сплайн-аппроксимации, алгоритм которого описан Д.А. Столяренко (Stolyarenko, 1986, 1987) с помощью программы «КартМастер v.4.1» (Бизиков и др., 2007). Для расчётов промысловых запасов использовались материалы научно-исследовательских работ, а также данные ежегодного мониторинга промышленного лова.

Учётно-ловушечных съёмок, позволяющих одновременно охватить большую часть поселений краба, до 2014 г. не проводилось. Однако предпринятые администрацией МагаданНИРО усилия, в том числе и по оснащению НИС «Зодиак» глубоководным выборочным комплексом, позволили выполнить масштабную учётную съёмку на площади около 122,4 тыс. км². Численность самцов промыслового размера на исследованной акватории составила 31,823 млн экз., что соответствует 55,372 тыс. т.

В последние несколько лет актуальность применения обозначенных методов снизилась, по причине резкого уменьшения объёма ресурсных исследований и мониторинговых работ. Тем не менее, имеющийся массив данных о промышленном лове и биологическом состоянии краба

обеспечивает проведение аналитической оценки состояния запаса и расчёт ОДУ с использованием динамических производственных моделей.

С 2015 г. расчёт промыслового запаса и ОДУ краба выполняется с помощью программы «СОМВИ v. 4.0» (ФГБНУ «ВНИРО»), в алгоритм работы которой включены необходимые этапы обоснования его величины — оценка качества исходных данных, подбор производственной модели, оценка ориентиров управления, обоснование правил регулирования промысла, прогнозирование биомассы запаса и улова. Суточные уловы судов, используемые при оценке состояния запаса равношипного краба, стандартизировались.

Имеющийся массив данных проанализирован тремя производственными моделями, отличающимися законом роста: моделью Шефера, моделью Фокса и обобщённой моделью Пелла-Томлинсона (Бабаян, 2000). Также исследовано поведение целевых функций процессов: минимизации суммы квадратов отклонений, логарифмической суммы квадратов, а также медианного отклонения. После проведения многократных расчётов выбор сделан в пользу модели Пелла-Томлинсона, которая оптимально интерпретировала имеющиеся данные, а наилучшее значение целевых функций получено при минимизации медианного отклонения ($Me|\varepsilon_i|=0,521$).

Определение границ допустимой (биологически безопасной) области управления запасом выполнено с учётом положений, изложенных в работе Бабаяна (2000). В настоящее время целью эксплуатации запаса предложено считать получение стабильного (постоянного) вылова. В качестве основных ориентиров управления применяется граничный и целевой ориентиры индекса биомассы промыслового запаса ($B=FSB$ – Fishing Stock Biomass). В пространстве решений динамической производственной обобщённой модели Пелла-Томлинсона при рассчитанной $K=51342$ ориентиры управления распределялись следующим образом: $B_{MSY}=B_{lr}25,721$ тыс. т; $B_{lim}=11,146$ тыс. т.

Регулирование промысла равношипного краба осуществляется с помощью зонального ПРП (правило регулирования промысла). Для минимизации рисков при эксплуатации запаса в течение последних нескольких лет применяется Fsq линейно-кусочная функция, параметры которой устанавливаются в соответствии с ориентирами управления. При изменении состояния запасов в пределах границ каждого ориентира изменяется рекомендуемая величина общего улова. В случае, если запас оценивается объёмом менее B_{lim} , то вводится запрет на промысловую эксплуатацию. Если величина промыслового запаса находится в пределах между B_{lim} и B_{tr} , то рекомендованный объём вылова изменяется линейно. В расчётах промыслового запаса и определении ОДУ на этапе анализа чувствительности используется 10% приращение к параметру r (коэффициенту популяционного роста).

Так, к примеру, расчётная промысловая биомасса равношипного краба по данным 2019 г. составила 27,320 тыс. т. В выполненных расчётах величина промыслового запаса находится выше целевого ориентира B_{tr} — в зоне устойчивого промысла ПРП. К 2020 и 2021 гг. ожидается незначительное увеличение расчётной величины промыслового запаса до 28,154 и 28,996 тыс. т соответственно, т.е. запас по-прежнему будет находиться в зоне устойчивого промысла (рис. 73).

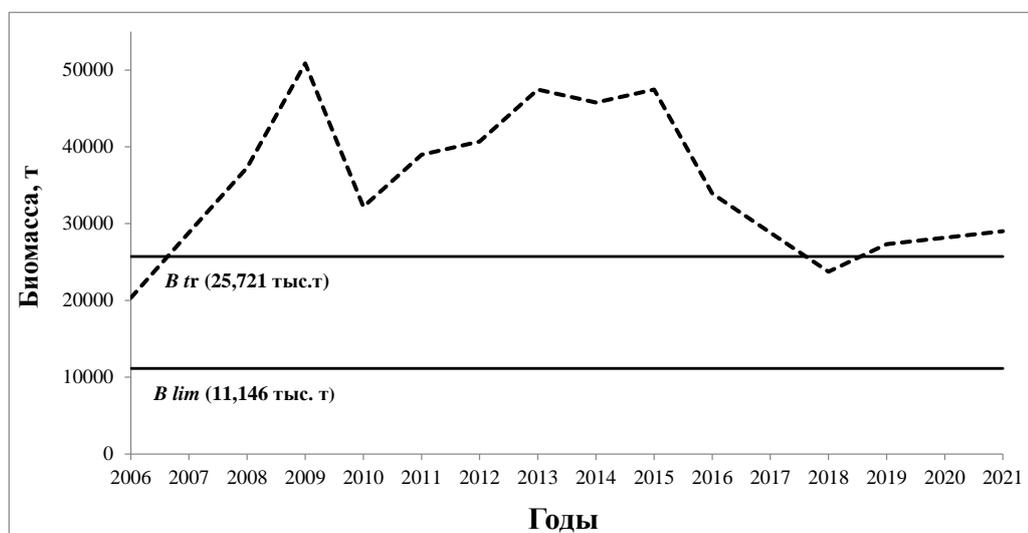


Рис. 73. Прогноз распределения биомассы промыслового запаса равношипного краба при применении продукционной модели

Согласно схеме зонального регулирования промысла, эксплуатируемый запас равношипного краба к 2021 г. будет находиться в зоне устойчивого промысла. Однако резкого увеличения промысловых запасов в ближайшие годы не прогнозируется, то рекомендуется и в дальнейшем применять Fsq линейно-кусочную функцию до периода, когда будет наблюдаться его устойчивый рост. Величина допустимого улова согласно разработанным правилам регулирования промысла в ближайшие годы будет находиться на уровне 1,7–2,0 тыс. т, т.е. на уровне 2008–2015 гг. (рис. 74).

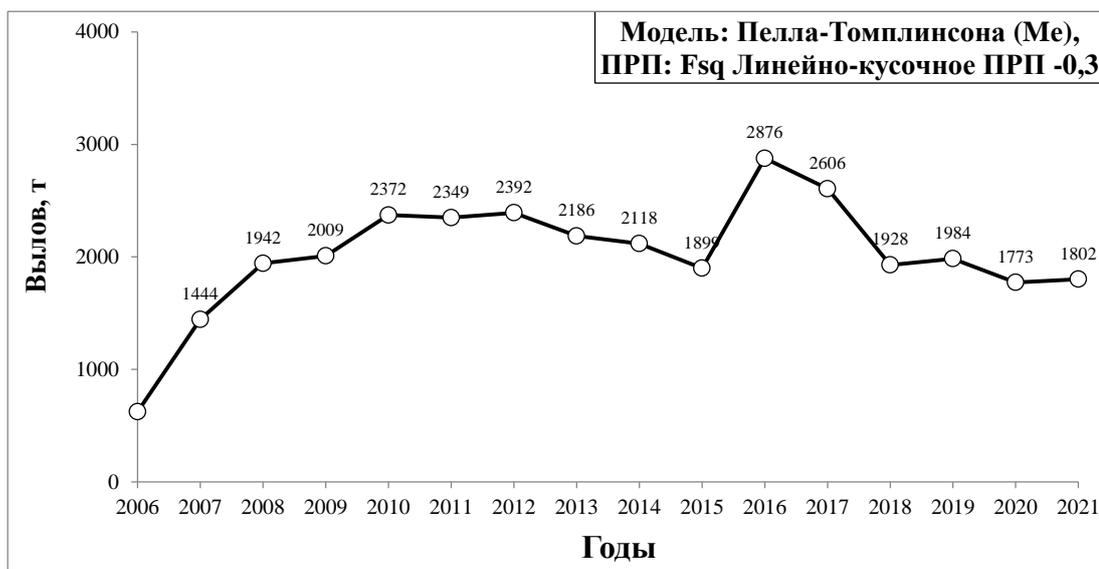


Рис. 74. Динамика расчётной величины вылова краба равношипного при применении продукционной модели Пелла-Томлинсона

Помимо традиционных биологических ориентиров оценки состояния запасов равношипного краба, могут применяться и дополнительные индикаторы, такие как количество псевдояловых самок или видоспецифичный ориентир — доля крабов, инвазированных корнеголовым ракообразным *B. callosus*.

Снижение самцов в репродуктивном стаде ведёт к появлению псевдояловых самок, отложенные ооциты которых не были оплодотворены — и в дальнейшем произошло их осыпание с плеопод (Nizyaev, Fedoseev, 1990). Это негативным образом сказывается на воспроизводстве крабов, так как они оказались исключёнными из этого процесса на следующий год.

Как показали аквариальные наблюдения, в период нереста самцы равношипного краба не выделяют полностью половые продукты на одну самку. В течение нескольких дней они способны успешно оплодотворить до трёх самок краба (Paul, Paul, 1990, 2001a). Таким образом, в районах, где осуществляется интенсивный промысел, нарушающий оптимальное соотношение полов в нерестовых скоплениях, могут появляться псевдояловые самки. Этому свидетельствует то, что в районах, где отсутствует промысел, псевдояловые самки глубоководных крабов-литодид встречаются в крайне незначительном количестве (Низяев, 2005).

Обозначенный индикатор состояния запасов исследуемого объекта имеют обратную значимость, т.е. более высокий его показатель говорит об ухудшении текущего состояния запаса, как результат нарушения нерестовых процессов.

Резкое увеличение количества псевдояловых самок, например, регистрировалось у камчатского краба на некоторых участках западнокамчатского шельфа, где в период нереста отмечалась массовая линька самцов краба: доля таких самок, с традиционных для эксплуатируемых популяций 3,7%, увеличилась до 32,8% (Nizyaev, Fedoseev, 1990; Низяев, 2005).

Количество псевдояловых самок равношипного краба за весь период наблюдений не превышало 3,4%, зарегистрированном в 2010 г. В последние несколько лет обозначенный показатель находился на уровне 1,5%, что свидетельствует о нормальном протекании процессов воспроизводства и наличии оптимального количества самцов в нерестовых скоплениях крабов.

На репродуктивный потенциал равношипного краба также оказывает изъятие промыслом незаражённых корнеголовым ракообразным самцов и возвращение в живом виде всех инвазированных этим паразитом особей. Помимо накопления в естественной среде заражённых особей, которые не способны участвовать в процессах воспроизводства своего вида,

увеличивается и внутривидовая конкуренция между здоровыми и инвазированными особями за кормовые ресурсы.

В ходе выполненных исследований определены целевые и граничные ориентиры и разработаны правила регулирования промысла. Увеличение объёмов вылова до 2016–2017 гг. возможно только в ходе настройки модели по данным учётно-ловушечных съёмок, проведение которых рекомендуется с периодичностью раз в три – четыре года.

Меры регулирования промысла

В целях обеспечения сохранения водных биоресурсов и рационального использования применяются различные меры регулирования их промысла. Одним из основных инструментов управления добычей — установление промысловой меры (Никольский, 1974), которая также используется в расчётах при определении величины промыслового запаса. Величина промысловой меры определяет минимальный размер самцов крабов, менее которого их промысловое изъятие запрещается.

В период добычи равношипного краба японским флотом (1969–1983 гг.) разрешённые к вылову объёмы квот устанавливались в экземплярах, это стимулировало флот на поиск и изъятие наиболее крупных самцов. Средняя масса в период введения иностранным промыслом составляла 2,1 кг, этой величине в среднем соответствовали самцы размером около 165 мм по ширине карапакса. Система регулирования промысла, действовавшая на тот период лова через выделение разрешённых к вылову объёмов крабов в экземплярах, оказалась достаточно эффективной.

Промысловая мера в отношении исследуемого объекта впервые была установлена Приказом Минрыбхоза СССР от 24.11.1980 г. № 524 «Об утверждении Правил рыболовства во внутренних водоёмах Дальнего Востока и Временных правил по сохранению живых ресурсов и регулированию рыболовства в прилегающих к побережью СССР морских районах Тихого и

Северного Ледовитого океанов для советских промысловых судов, организаций и граждан» на уровне 110 мм по ширине карапакса, установление которой основывалось на приблизительной границе полового созревания крабов-литодид.

Анализ размерного состава крабов из ловушечных уловов промысловых судов в Охотском море свидетельствовал о необходимости увеличения промысловой меры со 110 до 130 мм (Слизкин, Долженков, 1997). Увеличение обозначенной меры должно было обеспечить особям равношипного краба участие в воспроизводстве два или три раза до достижения ими промыслового размера. Последующие исследования подтвердили, что основная масса самцов краба достигает морфометрического созревания в пределах от 120 до 130 мм по ширине карапакса и требуется корректировка промысловой меры в сторону её увеличения (Михайлов и др., 2003).

Биологическое обоснование по увеличению промысловой меры для равношипного краба Северо-Охотоморской подзоны, подготовленное сотрудниками лаборатории промысловых беспозвоночных МагаданНИРО В.И. Михайловым и А.М. Посвятовской, в соответствии с имеющимся регламентом внесения изменений были включены в «Правила рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна», утверждённым приказом Минсельхоза России от 1.03.2007 г. № 151. В настоящее время, согласно действующим «Правилам рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна», утверждённым приказом Минсельхоза РФ от 23.05.2019 г. № 267, для равношипного краба Северо-Курильской и Южно-Курильской подзон установлена промысловая мера не мене 150 мм по ширине карапакса, для прочих районов, в том числе Северо-Охотоморской подзоны, — 130 мм.

Изменение величины коэффициента изъятия от оцененного промыслового запаса можно отнести к одной из основных и действенных мер регулирования промысла, широко применяемой в том числе при

эксплуатации крабов. В первые годы ведения промысла равношипного краба (1993–1996 гг.), по аналогии с другими видами крабов, коэффициент изъятия равношипного краба обосновывался из расчёта 10% от общей биомассы промысловых особей. Дальнейшее снижение промысловых запасов на фоне интенсификации промысла способствовало пересмотру применения обозначенного правила в сторону снижения этого показателя. При определении величины ОДУ в 1997 г. доля промыслового изъятия снизилась до 5%, в 1998 г. — до 3% (Михайлов и др., 2003).

Восстановление промысловых запасов позволило вернуться к 5%, а позже и 10% коэффициенту изъятия. Однако в силу нерегулярных учётно-ловушечных съёмов, проводимых в последнее десятилетие, и переходу к моделированию величины запаса, в соответствии со схемой регулирования промысла в настоящее время применяется среднее значение коэффициента изъятия Fsq , которая несколько занижает коэффициент изъятия, но минимизирует риски подрыва промысловых запасов.

Сроки запрета промышленного лова на время линьки устанавливать в правилах рыболовства нецелесообразно, так как сезонности линьки у равношипного краба нет. Период запрета на добычу краба в Северо-Охотоморской подзоне, действовавший в более ранних версиях правил рыболовства с 1 июля по 30 сентября, в соответствии с биологическим обоснованием, подготовленным сотрудниками МагаданНИРО, был исключён.

Ещё одна мера регулирования промысла — это установление минимальных суточных объёмов добычи (вылова) ценных видов водных биологических ресурсов (ВБР), на одно судно, осуществляющее промышленное и (или) прибрежное рыболовство. В основе обозначенного ограничения лежит принцип расчёта максимально допустимого количества судосудок, необходимого для полного освоения квоты отдельным судном. Данные о периоде лова вместе с данными об объёме вылова вносятся в разрешение на право их добычи. Ограничение времени нахождения судов в

районе промысла — один из способов снижения промысловой нагрузки, в том числе и масштаба незаконного вылова ВБР.

Приказом Минсельхоза России от 27.11.2013 г. № 438 (в ред. приказа Минсельхоза России от 18.05.2017 г. № 244) установлены минимальные суточные объёмы добычи (вылова) ценных видов крабов, в том числе равношипного, на одно судно в пределах Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна. Для краба равношипного Северо-Охотоморской подзоны величина минимального суточного объёма рассчитана на основании анализа данных промысловой статистики для разных видов ловушек с 2004 по 2012 гг. и установлена на уровне 1,14 т. Данная величина действовала в неизменном виде с 2013 г.

Последующий анализ промысловой статистики за период с 2014 по 2018 гг. показал, что наименее эффективными на промысле оказались суда типа СРТМ, суммарный вылов которых превышал 30% от общего вылова равношипного краба в подзоне. Средний суточный вылов судов типа СРТМ составил всего 1,15 т/сут., при этом нижняя граница 95% доверительного интервала оказалась ниже 1,14 т/сут. и составила 1,08 т/сут. Из 425 судосудок промысла судов типа СРТМ уловы ниже 1,14 т/сут. были получены в 55% случаев. В связи с этим, в качестве нижней границы эффективности таких судов можно использовать геометрическое ожидание средней — 0,947 т/сут. Для подтверждения полученного значения и получения устойчивой (робастной) оценки математического ожидания уловов для всех типов судов, рассчитали нижнюю границу 25% доверительного интервала медианного значения по данным ССД без учёта «зашумлённых» данных на смежных акваториях Северо-Охотоморской подзоны и Западно-Камчатской подзоны, которая составила 0,946 т/сут. (рис. 75).

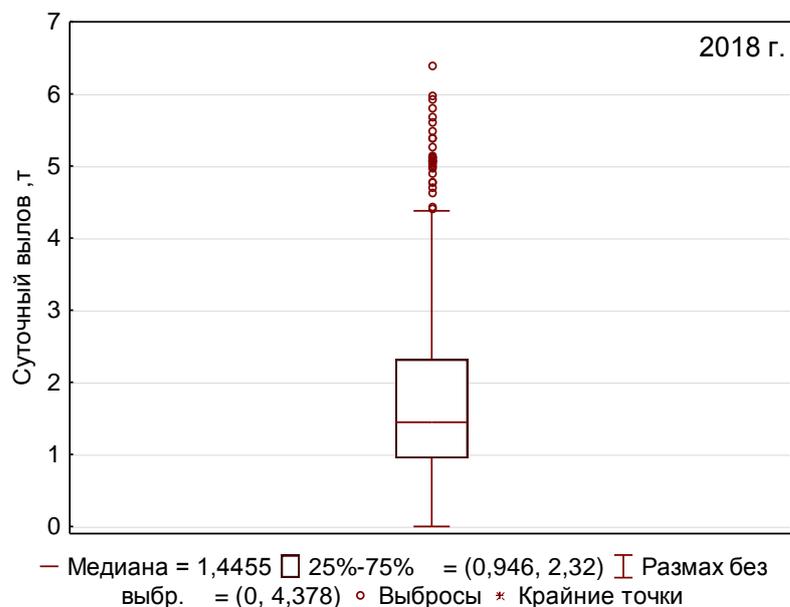


Рис. 75. Медианная оценка суточных уловов равношипного краба в Северо-Охотоморской подзоне в 2018 г.

В соответствии с подготовленным биологическим обоснованием, были внесены изменения по величине минимальных суточных уловов в приказ Минсельхоза РФ от 27.11.2013 г. № 438 (с изменениями и дополнениями согласно приказам от 18.05.2017 г. № 244 и от 05.08.2019 г. № 458), для равношипного краба Северо-Охотоморской рыбопромысловой подзоны указанный объём в настоящее время составляет 0,95 т.

Таким образом, для сохранения и рациональной эксплуатации запасов равношипного краба в настоящее время имеется ряд ограничительных мер, соблюдение которых позволит минимизировать риски подрыва эксплуатируемого запаса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные скопления равношипного краба занимают материковый склон от 280 до 760 м, который в центральной части моря имеет наименьшую крутизну и значительную площадь. Динамика вод северной части Охотского моря способствует образованию многочисленных зон высокой продуктивности, где интенсивное развитие получают организмы всех трофических уровней, создавая равношипному крабу хорошую кормовую базу. Высокую биологическую продуктивность северной половины моря значительно повышает локальный подъём вод, богатых биогенными элементами, в районе банки Кашеварова, на склонах которой обитает краб.

Реализация жизненной стратегии исследуемого вида связана с распределением глубинных тихоокеанских вод. Участки дна в диапазоне температур от +0,7 до +2,9 °С занимают значительные площади материкового склона, что определяет широкое распространение равношипного краба в этом районе.

Отсутствие естественных преград в виде глубоких каньонов и хребтов на материковом склоне северной части Охотского моря (от восточного склона банки Кашеварова до западных границ желоба Лебеда и впадины ТИНРО) позволяет равношипному крабу совершать протяжённые миграции — максимальное удаление от места выпуска составило 420 км. Крупноразмерные самцы с неокрепшим после линьки панцирем совершают наиболее протяжённые перемещения. Высокая миграционная активность (средняя скорость — 0,47 км/сутки, максимальная — 2,65 км/сутки) способствовала его широкому расселению на материковом склоне северной части Охотского моря. Сходные условия обитания в пределах материкового склона и миграционная активность крабов привели к отсутствию статистически значимых морфометрических различий между самцами с разных участков его обитания.

На участках с повышенной динамикой придонных вод в районе банки Кашеварова, 300-метровых возвышенностей, а также в верхней части материкового склона в зонах с развитой эпифауной крабы нагуливаются. Основу биомассы бентоса и основную роль в питании равношипного краба играют одни и те же группы донного населения. После нагула половозрелые самцы совершают миграции (репродуктивные) в зоны обитания половозрелых самок.

Процесс линьки у краба растянут во времени. Увеличение доли крабов с постаревшим панцирем на средних глубинах батиметрического диапазона его обитания становится следствием их миграций в репродуктивные зоны для участия в процессах воспроизводства. Крабы в послелиночном состоянии мигрируют на меньшие глубины, совершая тем самым нагульные миграции.

Зоны размножения характеризовались пятнистым расположением и примыкали к зонам нагула самцов. Половозрелые самки краба образовывали поселения высокой плотности, достигающие на определённых участках максимальной плотности 17121 экз./км² (56,5 экз./лов.). Подтверждён характер мозаичного типа пространственного распределения скоплений краба с выделением зон с преобладанием различных размерно-функциональных групп.

Размерно-весовые характеристики крабов в исследованном районе не являются максимальными для всего видового ареала. Самки становятся функционально половозрелыми при ширине карапакса от 76 до 123 мм. Морфометрическая половозрелость североохотоморских самцов наступает при 124,7 мм по ширине карапакса, функциональная половозрелость самок — 99,0 мм.

Среди инвазионных видов равношипного краба наибольшая встречаемость отмечена для корнеголового рака *B. callosus*. Влияние этого паразита на численность хозяев носит опосредованный характер и проявляется в основном в снижении их репродукционного потенциала,

поэтому их отношения можно отнести к динамично-равновесным. Однако изъятие здоровых особей в процессе промысла и возвращение в естественную среду в живом виде инвазированных особей может привести к накоплению заражённых особей в популяции. Следует в дальнейшем при мониторинге состояния популяции равношипного краба отслеживать данный показатель, а в случае его неуклонного повышения разработать меры для его снижения.

Промысел равношипного краба в Охотском море осуществляется уже на протяжении почти полувека, постепенно увеличиваясь с 1,1 тыс. т до 2,7 тыс. т. Неравномерная промысловая нагрузка и отсутствие должного контроля над выловом краба не раз приводили к снижению его промысловых запасов. В настоящее время разработаны необходимые меры по контролю промысла. Травматизм, как следствие интенсивного промысла при добыче равношипного краба — не значителен, поэтому ограничений промышленного лова в период его добычи не требуется.

Результаты работы позволили оценить современное состояние запасов равношипного краба северной части Охотского моря и дополнили сведения о биологии вида в целом. Все это позволило сделать следующие выводы:

ВЫВОДЫ

1. Распространение равношипного краба связано с распространением в Охотском море глубинных тихоокеанских вод (1-3°C). На материковом склоне северной части моря краб образует самую многочисленную из известных независимых популяций, основная её часть обитает на глубинах от 280-760 м.

2. Краб характеризуется высокой миграционной активностью (средняя скорость – 0,47 км/сут), перемещения преимущественно носят произвольный характер. Отсутствие сложно преодолимых препятствий для передвижений (глубоких каньонов и хребтов) позволяет особям совершать протяжённые миграции (до 420 км). Выход крабов в верхнюю зону материкового склона связан с их нагулом. Отсутствие морфологических различий между обособленными группировками свидетельствует о пространственном единстве популяции равношипного краба.

3. Самцы при ШК от 124,7 мм массово принимают участие в процессах воспроизводства, большинство самок половозрелыми становятся при 99 мм. Реализованная плодовитость колеблется от 0,84 до 22,06 тыс. яиц. Краб характеризуется отсутствием сезонности личинных и нерестовых циклов. Возраст вступления в промысел самцов (метод SLCA) оценён в 9 лет, продолжительность межличинного периода крупных самцов может достигать 34 месяцев. Спектр питания краба разнообразный, основная роль отведена иглокожим, полихетам, мшанкам, ракообразным, моллюскам и рыбам. Из паразитов наиболее распространён корнеголовый рак *B. callosus*, основной вред при его инвазии связан с деградацией половой системы краба.

4. В функциональной структуре популяции равношипного краба выделяются зоны нагула зрелых самцов и зоны размножения. Зоны оседания личинок и обитания молоди располагаются вблизи районов размножения. Необходимое соотношение полов для успешного оплодотворения самок в

репродуктивных центрах поддерживается за счёт динамического равновесия самцов, уходящих и возвращающихся с нагульных миграций. Построенная схема функциональной структуры ареала позволяет говорить о единой, независимой популяции в северной части Охотского моря.

5. Проведённые исследования позволили сформулировать рекомендации по рациональному ведению промысла. Добычу равношипного краба предлагается вести на протяжении всего календарного года, равномерно распределяя промысловые усилия на различные участки материкового склона. В районах обитания зрелых самцов промысловую нагрузку можно усилить, в том числе за счёт развития двувидового промысла с крабами-стригунами. При отсутствии регулярного мониторинга предпочтителен щадящий режим эксплуатации его промысловых запасов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Настоящая работа не могла быть выполнена в одиночку и автор искренне признателен всем сотрудникам МагаданНИРО (к.б.н. А.Н. Карасёву, Я.Г. Радченко, Н.К. Ребровой, А.М. Посвятовской/Мельник, С.В. Клинушкину, В.Г. Григорову, А.М. Енькову, к.б.н. А.В. Вакатову, к.б.н. А.Г. Васильеву, А.В. Фомину, П.Б. Шапиро, В.С. Данилову, А.Д. Абаеву, Е.Н. Рябченко, А.В. Спехальскому, В.Д. Жарниковой, д.б.н. А.А. Смирнову, Ю.А. Щербаковой), ВНИРО (д.б.н. М.Г. Карпинскому, к.б.н. В.В. Крылову, к.б.н. В.И. Соколову, д.б.н. В.А. Бизикову, к.б.н. С.И. Моисееву, к.б.н. Д.О. Сологубу, Д.А. Ботневу), КамчатНИРО (Э.Р. Шагиняну, Т.Б. Морозову, А.Ю. Яковлеву), ТИНРО к.б.н. В.А. Надточему и многим другим, принимавшим участие в сборе и обработке материалов в ходе выполнения морских экспедиционных работ на научно-исследовательских и промысловых судах.

Хотелось выразить благодарность директору МагаданНИРО к.б.н. Валерию Ивановичу Михайлову (2003–2010 гг.), в период его работы в институте он посвятил значительный этап своей жизни исследованию равношипного краба и был инициатором многих идей по изучению промысловых беспозвоночных северной части Охотского моря. Директору МагаданНИРО к.б.н. Сергею Леонидовичу Марченко (2010–2015 гг.); заведующим лабораторией промысловых беспозвоночных МагаданНИРО: Андрею Валерьевичу Горничных (2003–2008 гг.), к.б.н. Константину Викторовичу Бандурину (2008–2009 гг.), к.б.н. Алексею Геннадьевичу Васильеву (2009–2017 гг.) за всестороннюю поддержку и помощь в организации экспедиционных работ.

Особую благодарность хотелось выразить Анатолию Ивановичу Михайлову, проработавшему долгие годы в управлении

«Охотскрыбвод» (г. Магадан) и любезно предоставившим архивные материалы для анализа в период добычи краба японским флотом.

Я благодарен к.б.н. П.А. Савельеву (Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН) за оказанную им помощь в определении морских видов рыб, к.б.н. И.С. Черниенко — за помощь в вопросах группового роста крабов, Ю.А. Щербаковой — за обработку материалов по питанию крабов, сотруднице КамчатНИРО к.б.н. Т.В. Рязановой — за проведение гистологических исследований инвазированных крабов. Признателен к.б.н. С.М. Русяеву, к.б.н. Л.Л. Хованской, к.б.н. В.В. Волобуеву и д.б.н. А.А. Смирнову за неугасающий интерес к написанию рукописи, ценные советы и моральную поддержку.

Слова благодарности выражаю флагманскому капитану НИС «Зодиак» — А.И. Махову, а также капитанам промысловых судов КП «Вестерн Энтерпрайс» — В.М. Шуста, КС «Доброволец» — В.А. Плахтиенко, СТР «Шантар-1» — А.Е. Михайлину, КРПС «Ивнинг Стар» — С.В. Гулагину, СРТМ-к «Остров Попова» — Д.Ю. Прокопьеву и всем членам экипажей.

Особые слова благодарности выражаю своему научному руководителю д.б.н. Михаилу Георгиевичу Карпинскому за ценные критические замечания и рекомендации, сделанные в процессе работы над диссертацией, а также выразить признательность его супруге Юлии Александровне за гостеприимство и радушие, с которым она встречала в период моего обучения в аспирантуре ФГБНУ «ВНИРО».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агатова А.И., Лапина Н.М. Оценка скоростей деструкционных процессов в водах Охотского моря // Океанология. – 1996. – Т. 36, № 4. – С. 543-549.
2. Агатова А.И., Лапина Н.М. Скорости роста преобразования органического вещества и регенерации биогенных элементов в водах Охотского моря // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. – М.: ВНИРО, 1997. – С. 134-143.
3. Андреев В.Л., Решетников Ю.С. Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сига *Coregonus lavaretus* (L.) методами многомерного статистического анализа // Вопросы ихтиологии. – 1977. – Т. 17. – Вып. 5. – С. 862-878.
4. Аносов С.Е. Иллюстрированный определитель Decapoda Атлантического сектора Антарктики и прилегающих вод. – М.: ВНИРО, 2012. – 90 с.
5. Анохина Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб. – М.: Наука, 1969. – 295 с.
6. Антонов Н.П., Датский А.В., Мазникова О.А., Митенкова Л.В. Современное состояние промысла тихоокеанской сельди в дальневосточных морях // Рыбное хозяйство. – 2016. – № 1. – С. 54-58.
7. Аржанова Н.В., Забуревич В.Л. Химическая основа биопродуктивности Охотского моря // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. – М.: ВНИРО, 1997а. – С. 86-92.
8. Аржанова Н.В., Забуревич В.Л. Сезонные изменения биогенных элементов в Охотском море как основа для оценки продуктивности фитопланктона // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. – М.: ВНИРО, 1997б. – С. 92-97.

9. Астахов А.С., Леонова Т.Д., Старичевский А.С., Сибекина Н.М. Физико-географический очерк // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 9. Охотское море, вып. 1. – С.-Пб.: Гидрометеоздат, 1998. – С. 6-24.
10. Афанасьев Н.Н., Михайлов В.И., Карасёв А.Н., Горничных А.В., Бандурин К.В., Фомин А.В. Состояние запасов равношипного краба в северной части Охотского моря и проблемы их рационального использования // Расширенные тез. докл. регион. науч. конф. «Северо-Восток России: прошлое, настоящее, будущее» 31 марта – 2 апреля 1998 г. – Магадан. – С. 127-129.
11. Афанасьев Н.Н., Фомин А.В., Карасёв А.Н. Перспективы двувидового промысла равношипного краба и краба-стригуна опилио в северной части Охотского моря // Вопросы рыболовства. – 2000. – Т. 1. – С. 121-125.
12. Бабаян В.К. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ). – М: ВНИРО, 2000. – 192 с.
13. Бандурин К.В., Карпинский М.Г. Креветки северной части Охотского моря. – М.: ВНИРО, 2015. – 214 с.
14. Борец Л.А. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 1997. – 217 с.
15. Борец Л.А. Состав и обилие рыб в донных ихтиоценах шельфа северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. – 1990. – Т. 111. – С. 162-171.
16. Безруков П.Л. Донные отложения Охотского моря // Тр. ИО АН СССР. – 1960. – Т. 32. – С. 15-95.
17. Бизиков В.А., Гончаров С.М., Поляков А.В. Географическая информационная система «КартМастер» // Рыбное хозяйство. – 2007. – № 1. – С. 96-99.
18. Бирштейн Я.А., Виноградов Л.Г. Крабоиды (Decapoda, Anomura, Lithodidae) Атлантического сектора Антарктики, южной Америки и Южной Африки // Зоологический журнал. – 1972. – Т. LI. – Вып. 3. – С. 351-363.

19. Бирштейн Я.А., Виноградов Л.Г. Нахождение *Paralomis spectabilis* Hansen (Crustacea, Decapoda Anomura) в Антарктике // Исследования фауны морей. Результаты биологических исследований советской антарктической экспедиции (1955–1958 гг.). – Л.: Наука, 1967. – Т. 4(12). – Вып. 3. – С. 381-388.
20. Бруевич С.В., Богоявленский А.Н., Мокиевская В.В. Гидрохимическая характеристика Охотского моря // Тр. ИО АН СССР. – 1960. – Т. 42. – С. 123-198.
21. Боровиков В.П., Боровиков И.П. Statistica Статистический анализ и обработка данных в среде Windows. М.: Филинь, 1998. – 608 с.
22. Буруковский Р.Н. Питание и пищевые взаимоотношения креветок. Калининград: ФГОУ ВПО «КГТУ», 2009. – 408 с.
23. Буяновский А.И. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных. – М.: ВНИРО, 2004. – 306 с.
24. Буяновский А.И. Функциональная структура популяций морских донных беспозвоночных. Автореф. дис. докт. биол. наук. – Москва. – 2005. – 43 с.
25. Васильев А.Г. О перспективах возобновления промышленного лова равношипного краба в районе банки Кашеварова // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сборник научных трудов. – Магадан: МагаданНИРО, 2009. – Вып. 3. – С. 50-53.
26. Весёлова Л.Е. Пространственное распределение температуры поверхностного слоя воды Охотского моря // Тр. ДВНИГМИ. – 1972. – Вып. 37. – С. 13-28.
27. Виноградов Л.Г. Камчатский краб. – Владивосток: ТИНРО. – 1941. – 94 с.
28. Виноградов Л.Г. Десятиногие ракообразные Охотского моря // Известия ТИНРО. – 1947. – Т. 25. – С. 67-124.

29. Виноградов Л.Г. Определитель креветок, раков и крабов Дальнего Востока // Известия ТИНРО. – 1950. – Т. 33. – С. 179-358.
30. Горбатенко К.М. Состав, структура и динамика планктона Охотского моря: Дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток: ТИНРО, 1997. – 255 с.
31. Грузевич А.К., Аржанова Н.В., Сапожников В.В. Мезомасштабные вихри над шельфом и материковым склоном и их влияние на формирование гидрохимической структуры Охотского моря // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. – М: ВНИРО, 1997. – С. 79-86.
32. Глебов И.И., Раклистова М.М., Зуев М.А., Хоружий А.А., Юферов С.В., Малухин А.А., Каунников С.П., Пономарев С.С., Мальцев И.В., Пагоцкий А.С., Слабинский А.М., Зотов А.Е., Колосов С.В., Матвеев В.И., Повесьма А.В., Субботин С.Н. Эколого-биологическая характеристика и современное состояние запасов тихоокеанской сельди, донных рыб и беспозвоночных северной части Охотского моря: отчёт о создании научно-технической продукции / Владивосток: Архив ТИНРО-Центра №26795, 2009. – 145 с.
33. Долганов В.Н., Волошко Д., Горшков А.В., Дудник Ю.И., Ендальцев В., Жуков С.Т., Зеленцов С.Я., Каменев О., Кукулевский Н.Б., Лукин В.И., Напазаков В.В., Низяев С.А., Стяжкин С. Отчёт о научно-поисковых работах, выполненных в апреле–сентябре 1989 г. в Охотском море и у Курильских островов. Владивосток: Архив ТИНРО-Центра №20914, 1989. – 210 с.
34. Долженков В.Н., Жигалов И.А. Особенности распределения крабов *Chionoecetes opilio*, *Lithodes aequispina*, *Paralithodes platypus* (Crustacea: Decapoda) и гидрологические условия их обитания на материковом склоне северо-восточной части Охотского моря в летний период // Известия ТИНРО. – 2001. – Т. 128. – С. 611-619.
35. Добровольский А.Д., Залогин Б.С. Моря СССР. – М.: МГУ, 1982. – 192 с.

36. Дулепова Е.П. 2002. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей // Владивосток: ТИНРО-центр, – 273 с.
37. Жабин И.А., Зуенко Ю.И., Юрасов Г.И. Поверхностные холодные пятна в северной части Охотского моря по спутниковым данным // Исследование Земли из Космоса. – 1990. – № 5. – С. 25-28.
38. Живоглядова Л.А. О состоянии запасов и влиянии промысла на группировку равношипного краба банки Кашеварова Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов Сахалино-Курильского региона и сопредельных акваторий. – Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2004. – С. 227-238.
39. Живоглядова Л.А. Питание равношипного краба *Lithodes aequispinus*, Benedict северо-западной части Охотского моря // Известия ТИНРО. – 2005. – Т. 143. – С. 196-202.
40. Живоглядова Л.А. Результаты мечения равношипного краба *Lithodes aequispinus* (Benedict) у островов Курильской гряды // Тез. докл. VII Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова), Мурманск, 9-13 октября 2006 г. – М.: ВНИРО, 2006. – С. 77-79.
41. Жигалов И.А., Матвеев В.И. Пространственная структура поверхностных вод Охотского моря // В сб. Океанологические основы биологической продуктивности северо-западной части Тихого океана. – Владивосток: ТИНРО. – 1992. – С. 40-45.
42. Жигалов И.А. Характеристика и особенности океанологических условий североохотоморского шельфа осенью 2004 г. // Известия ТИНРО. – 2005. – Т. 142. – С. 203-213.
43. Журавлёв В.М., Крылов В.В. Оценка состояния популяции равношипного краба // Рыбное хозяйство. – 1998. – № 3. – С. 44-45.
44. Журавлёв В.М., Крылов В.В. Материалы к биологии равношипного краба (*Lithodes aequispina* Benedict) Охотского моря // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России: Сборник научных трудов. – М.: ВНИРО, 2001. – С. 140-147.

45. Зверькова Л.М. К вопросу оценки запаса североохотоморского минтая // Вопросы рыболовства. – 2015. – Т. 16, № 4. – С. 419-427.
46. Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. М.: АН СССР. – 1963. – 739 с.
47. Зуенко Ю.И. Влияние приливного перемешивания на биопродуктивность дальневосточных морей в летний сезон // Океанологические основы биологической продуктивности вод северо-западной части Тихого океана. – Владивосток: ТИНРО, 1992. – С. 56-79.
48. Иванов А.В., Стрелков А.А. Промысловые беспозвоночные дальневосточных морей. Описание строения и атлас анатомии. – Владивосток: Приморское краевое издательство. – 1949. – 104 с.
49. Иванков В.Н. К методике определения плодовитости пойкилотермных животных // Гидробиологический журнал. – 1974. – Т. 10. – Ч. 1. – С. 99-102.
50. Иванов Б.Г. Потери ног у крабов (Crustacea, Decapoda: Brachyura Majidae, Anomura Lithodidae) в западной части Берингова моря // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. – М.: ВНИРО, 2001. – С. 180-205.
51. Иоганзен Б.Г. Плодовитость рыб и определяющие её факторы // Вопросы ихтиологии. – 1955. – Вып. 3. – С. 57-68.
52. Карасёв А.Н. Краб-стригун опилио северной части Охотского моря (особенности биологии, запасы, промысел). – Магадан: МагаданНИРО, 2014. – 194 с.
53. Карасёв А.Н., Карпинский М.Г. Пространственное распределение и функциональная структура ареала краба-стригуна опилио в северной части Охотского моря // Труды ВНИРО. – 2018. – Т. 172, – С. 27-48.
54. Карпушин М.А., Сапожников В.В., Толмачёв Д.О. Гидрохимическая структура вод над банкой Кашеварова и вертикальные потоки биогенных элементов // Океанология. – 1996. – Т. 36, № 6. – С. 868-874.
55. Карпушин М.А., Сапожников В.В., Толмачёв Д.О. Подъём вод над банкой Кашеварова и его влияние на вынос биогенных элементов в

эвфонический слой // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. – М: ВНИРО, 1997. – С. 29-35.

56. Клитин А.К. Равношипый краб // Промысловые рыбы, беспозвоночные и водоросли морских вод Сахалина и Курильских островов. – Южно-Сахалинск: Дальневосточное книжное изд-во, 1993. – С. 29-30.

57. Клитин А.К., Низяев С.А. Особенности распространения и жизненной стратегии некоторых промысловых видов дальневосточных крабоидов в районе Курильских островов // Биология моря. – 1999. – Т. 25, № 3. – С. 221-228.

58. Клитин А.К. Плодовитость дальневосточных крабоидов в водах Сахалина и Курильских островов // Вопросы рыболовства. – 2002. – Т. 3, № 3(11). – С. 428-449.

59. Клитин А.К. Камчатский краб (*Paralithodes camtschaticus*) у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала. – М.: Нацрыбресурсы, 2003. – 248 с.

60. Клитин А.К. О питании трёх видов дальневосточных крабоидов (*Anomura*, *Lithodidae*) у Южных Курильских островов // Тез. докл. VII Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова), Мурманск, 9-13 октября 2006 г. – М.: ВНИРО, 2006. – С. 80-82.

61. Клитин А.К., Живоглядова Л.А. Геоморфология батиаля и пространственная структура поселений равношипного краба (*Lithodes aequispinus*) в Охотском море // Тез. докл. VII Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова), Мурманск, 9-13 октября 2006 г. – М.: ВНИРО, 2006. – С. 82-85.

62. Клитин А.К., Живоглядова Л.А. О роли подводного рельефа в формировании пространственной структуры поселений равношипного краба (*Lithodes aequispinus*) в Охотском море // Тр. ВНИРО. – 2007. – Т. 147. – С. 56-72.

63. Ковшов В.А., Синюрин Ю.Н. Постоянное разряжение ледового покрова в открытых районах Охотского моря // Метеорология и гидрохимия. – 1982. – № 11. – С. 76-81.
64. Конвенция ООН по морскому праву 1982 года [Электронный ресурс]: Официальный сайт ООН. Раздел «Конвенции и Соглашения» URL: http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/lawsea.shtml.
65. Крындин А.Н. Сезонные и межгодовые изменения ледовитости и положение кромки льда на дальневосточных морях // Тр. ГОИН. – 1964. – Вып. 71. – С. 5-82.
66. Кузьмина Н.П., Скляр В.Е. Дрейфующий лёд как трассёр при исследовании особенностей циркуляции вод окраинных морей // Исследование Земли из Космоса. – 1984. – № 1. – С. 16-25.
67. Кун М.С. Зоопланктон дальневосточных морей. – М.: Пищ. Промышленность, 1975. – 148 с.
68. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 351 с.
69. Лапач С.М., Чубенко А.В., Бабич П.М. Статистические методы в медико-биологических исследованиях с использованием Excel. – Киев: МОРИОН, 2001. – 408 с.
70. Леонов А.К. Региональная океанография. Ч. 1. – Л.: Гидрометеиздат, 1960. – 766 с.
71. Лубны-Герцык Е.А. Состав и распределение зоопланктона в Охотском море // Тр. ИО АН СССР. – 1959. – Т. 30. – С. 68-99.
72. Лучин В.А., Моторыкина Т.С., Матвеев В.И. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 9. Охотское море, вып. 2. – С.-Пб.: Гидрометеиздат, 1993. – С. 56-77.
73. Лучин В.А. Непериодические течения // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 9, Охотское море, вып. 1. – С.-Пб.: Гидрометеиздат, 1998. – С. 233-256.

74. Лысенко В.Н., Селин Н.И. Аутономия и регенерация конечностей у самцов камчатского краба *Paralithodes camtschatica* (Decapoda, Lithodidae) из Охотского моря // Известия ТИНРО. – 2001. – Т. 128. – С. 690-696.
75. Макаров Р.Р. Распределение планктона у западного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. – 1969. – Т. 65. – С. 216-222.
76. Маркина Н.П., Чернявский В.И. Количественное распределение планктона и бентоса в Охотском море // Известия ТИНРО. – 1984. – Т. 109. – С. 109-119.
77. Марченков А.В. Особенности паразитизма веслоногих и корнеголовых раков // Паразитология. – 2001. – Т. 35, Вып. 2. – С. 89-97.
78. Мельник А.М., Абаев А.Д., Васильев А.Г., Клинушкин С.В., Метелёв Е.А. Крабы и крабоиды северной части Охотского моря. Магадан: МагаданНИРО, 2014. – 198 с.
79. Метелёв Е.А., Абаев А.Д., Клинушкин С.В., Васильев А.Г. Распределение и численность промысловых видов крабов в центральной части Охотского моря // Тр. ВНИРО. – 2017. – Т. 165. – С. 3-12.
80. Метелёв Е.А., Рязанова Т.В. Некоторые паразиты равношипного краба *Lithodes aequispinus* северной части Охотского моря // Отчётная сессия ФГУП «МагаданНИРО» по результатам научных исследований 2012 г.: материалы докладов; Магадан: МагаданНИРО. – 2013. – С. 97-100.
81. Методическое пособие по изучению питания рыб в естественных условиях. – М.: Наука, 1974. – 254 с.
82. Михайлов А.И., Овсянников В.П. Запасы равношипного краба Охотского моря // Рыбное хозяйство. – 1984. – № 11. – С. 24-25.
83. Михайлов В.И. Руководство по определению фитопланктона Охотского моря. Владивосток: Изд-во ТИНРО. – 1990. – 45 с.
84. Михайлов В.И., Бандурин К.В., Горничных А.В., Карасёв А.Н. Промысловые беспозвоночные шельфа и материкового склона северной части Охотского моря. – Магадан: МагаданНИРО, 2003. – 284 с.

85. Михайлов В.И., Посвятовская А.М. Заражённость равношипного краба паразитом *Briarosaccus callosus*: пути решения этой проблемы // Рыбное хозяйство. – 2004. – № 5. – С. 50-53.
86. Мордасова Н.В., Метревели М.П. Фитопигменты в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. – М: ВНИРО, 1997. – С. 199-205.
87. Морошкин К.В. Водные массы Охотского моря. – М.: Наука, 1966. – 67 с.
88. Морошкин К.В. Новая схема поверхностных течений Охотского моря // Океанология. – 1964. – Т. 4, вып. 4. – С. 641-643.
89. Надточий В.А., Чучукало В.И., Кобликов В.Н. Характеристика питания камчатского (*Paralithodes camtschatica*) и равношипного (*Lithodes aequispina*) крабов на юге западнокамчатского шельфа в летний период // Известия ТИНРО. – 1998. – Т. 124. – С. 651-657.
90. Налетова И.А., Сапожников В.В., Метревели М.П. Особенности распределения первичной продукции в летний период и оценка суммарной продукции в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. – М: ВНИРО, 1997. – С. 98-103.
91. Низяев С.А. Распределение и численность глубоководных крабов Охотского моря // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. – М.: ВНИРО, 1992. – С. 26–37.
92. Низяев С.А., Клитин А.К. Пространственная структура поселений равношипного краба (*Lithodes aequispinus*) Курильских островов // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов Сахалино-Курильского региона и сопредельных акваторий. – Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2002. – С. 173-191.
93. Низяев С.А. Особенности протекания линьки и нереста у равношипного краба (*Lithodes aequispinus*) Курильских островов // VI Всеросс. конф. по промысловым беспозвоночным, Калининград (п. Лесное), 3-6 сент. 2002 г.: Тез. докл. – М.: ВНИРО, 2002а. – С. 54-56.

94. Низяев С.А. Плодовитость равношипого краба (*Lithodes aequispinus*) Курильской гряды // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов Сахалино-Курильского региона и сопредельных акваторий. – Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2002б. – С. 192-201.
95. Низяев С.А. Биология равношипого краба *Lithodes aequispinus* Benedict у островов Курильской гряды. – Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2005. – 176 с.
96. Низяев С.А., Букин С.Д., Клитин А.К., Первеева Е.Р., Абрамова Е.В., Крутченко А.А. Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России. – Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2006. – 114 с.
97. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. – М.: Пищевая промышленность, 1974. – 447 с.
98. Павлючков В.А. Макрозообентос североооотоморского шельфа и верхней части склона. Автореф. дис. канд. биол. наук. – Владивосток. – 1987. – 20 с.
99. Пинчуков М.А. Утрата конечностей камчатским крабом в Баренцевом море в 2001-2006 годах // Морские промысловые беспозвоночные и водоросли: биология и промысел. М.: ВНИРО. – 2007. – Т. 147. – С. 131-143.
100. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. – М.: Пищевая промышленность, 1966. – 375 с.
101. Плохинский Н.А. Биометрия. – М: МГУ, 1970. – 367 с.
102. Решение Комиссии ООН по границам континентального шельфа [Электронный ресурс]: Официальный сайт ООН URL: <https://documents-dds-ny.un.org/doc/UNDOC/GEN/N14/284/33/PDF/N1428433.pdf?OpenElement>.
103. Рогачев К.А Косолапкин Г.Ю. Перемешивание вод на банке Кашеварова (Охотское море) // Метеорология и гидрология. – 1995. – № 3. – С. 96-104.
104. Родин В.Е. Новые данные о равношипом крабе // Рыбное хозяйство. – 1970. – № 46. – С. 11-13.

105. Родин В.Е., Слизкин А.Г., Мясоедов В.И., Барсуков В.Н., Мирошников В.В., Згуровский К.А., Канарская О.А., Федосеев В.Я. Руководство по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО, 1979. 59 с.
106. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. – Минск: Высшая школа, 1973. – 320 с.
107. Рязанова Т.В., Метелёв Е.А. Некоторые данные о распространённости микроспоридий *Thelohanía* sp. среди промысловых крабов Охотского моря // Паразиты Голарктики. Сбор. науч. статей Междунар. симп. – Петрозаводск: Изд. инст-та биологии Карельского науч. центра, 2010. – Т. 2. – С. 83-85.
108. Савилов А.И. Биологический облик группировок донной фауны северной части Охотского моря // Тр. ИО АН СССР. – 1957. – Т. 20. – С. 88-170.
109. Савилов А.И. Экологическая характеристика донных сообществ беспозвоночных Охотского моря // Биологические исследования моря (бентос): Тр. ИО АН СССР. – 1961. – Т. 46. – С. 3-84.
110. Слизкин А.Г. Ареалы некоторых видов крабов в Беринговом море // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. – Л.: Наука, 1974. – С. 61-62.
111. Слизкин А.Г., Долженков В.Н. К вопросу об изменении и установлении промысловой меры для некоторых видов крабов дальневосточных морей // Рыбное хозяйство. – 1997. – № 2. – С. 43-44.
112. Слизкин А.Г., Сафронов С.Г. Промысловые крабы прикамчатских вод. – Петропавловск-Камчатский: Северная Пацифика, 2000. – 180 с.
113. Слизкин А.Г. Равношипый краб *Lithodes aequispinus* центральной части Охотского моря: особенности биологии и степень заражённости саккулиной *Briarosaccus callosus* по результатам исследований 2001-2002 гг. // VI Всеросс. конф. по промысловым беспозвоночным, Калининград (п. Лесное), 3-6 сент. 2002 г.: Тез. докл. – М.: ВНИРО, 2002. – С. 61-63.

114. Смирнов А.А., Омельченко Ю.В., Елатинцева Ю.А., Семёнов Ю.К., Ткаченко А.А. Особенности промысла минтая (*Theragra chalcogramma*) в январе-апреле 2019 г. в северной части Охотского моря // Рыбное хозяйство. – 2019. – № 4. – С 59-67.
115. Смирнова Л.И. Фитопланктон Охотского моря и Прикурильского района // Тр. ИОАН СССР. – 1959. – Т. 30. – С. 3-51.
116. Спановская В.Д., Григораш В.А. К методике определения плодовитости одновременно и порционно икротечущих рыб. В кн.: «Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Ч. 2». – Вильнюс: Мокслас, 1976. – С. 54-62.
117. Тарвердиева М.И. Питание синего краба *Paralithodes platypus* в Беринговом море // Биология моря. – 1979. – № 1. – С. 53-57.
118. Тарвердиева М.И. О питании крабов-стригунов *Chionoecetes opilio* и *C. bairdi* в Беринговом море // Зоологический журнал. – 1981. – Т. 60, вып. 7. – С. 991-997.
119. Урбах В.Ю. Биометрические методы. – М.: Наука, 1964. – 415 с.
120. Ушаков П.В. Фауна Охотского моря и условия её существования. М.: АН СССР. – 1953. – 459 с.
121. Фадеев Н.С. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2005. – 366 с.
122. Фёдоров В.В. Некоторые черты донных ландшафтов северной части Охотского моря. // В: Комплекс. исслед. экосист. Охотского моря. – М.: ВНИРО, 1997. – С. 220-224.
123. Фёдоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин А.В., Шестаков А.В., Волобуев В.В. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. – Владивосток: Дальнаука, 2003. – 204 с.
124. Фролов Ю.С. Новые фундаментальные данные по морфометрии Мирового океана // Вестник ЛГУ. – 1971. – № 6. – С. 85-90.
125. Хардле В. Прикладная непараметрическая регрессия. – М.: Мир, 1993. – 349 с.

126. Хен Г.В., Ванин Н.С., Фигуркин А.Л. Особенности гидрологических условий в северной части Охотского моря во второй половине 90-х гг. // Известия ТИНРО. – 2002. – Т. 130. – С. 24-43.
127. Чернявский В.И. О причинах высокой биологической продуктивности северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. – 1970. – Т. 71. – С. 13-22.
128. Чернявский В.И. Циркуляционные системы Охотского моря // Известия ТИНРО. – 1981. – Т. 105. – С. 13-19.
129. Чернявский В.И. Термические характеристики северо-восточной части Охотского моря как основа для определения типа теплового состояния акватории // Известия ТИНРО. – 1984. – Т. 109. – С. 94-103.
130. Чернявский В.И. Особенности формирования термики деятельного слоя Охотского моря // Океанол. основы биол. продуктив. сев.-зап. части Тихого океана. – Владивосток: ТИНРО, 1992. – С. 91-104.
131. Чернявский В.И., Жигалов И.А., Матвеев В.И. Океанологические основы формирования зон высокой биологической продуктивности // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 9. Охотское море, вып. 2. – С.-Пб.: Гидрометеиздат, 1993. – С. 157-160.
132. Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2006. – 484 с.
133. Чучукало В.И., Надточий В.А., Напазаков В.В., Борилко О.Ю., Нужденко С.А. О питании глубоководных крабов на материковом склоне северо-западной Камчатки // Известия ТИНРО. – 2016. – Т. 184. – С. 236-240.
134. Шагинян Э.Р. Размер половозрелости самок и самцов равношипного краба восточной части Охотского моря // Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами: матер. междунар. конф. (Мурманск, 25-29 сентября 2006 г.). – Мурманск: Север, 2006. – С. 109-111.
135. Шейко Б.А., Фёдоров В.В. Гл. 1. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые Рыбы. Класс Holocerphali – Цельноголовые.

Класс Osteichthyes – Костные Рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. – Петропавловск-Камчатский. – 2000. – С. 7-69.

136. Шмидт П.Ю. Рыбы Охотского моря. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – 370 с.

137. Шренк Л.И. О течениях Охотского, Японского и смежных с ними морей: по термометрическим наблюдениям, произведённым на русских военных судах // Записки Императорской Академии наук. – 1874. – Т. 23, прилож. № 3. – 112 с.

138. Шунтов В.П., Дулепова Е.П. Современный статус, био- и рыбопродуктивность экосистемы Охотского моря // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. – М.: ВНИРО, 1997. – С. 248-261.

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

140. Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. Т. 1. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2001. – 580 с.

141. Шунтов В.П., Бочаров Л.Н. Нектон Охотского моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2003. – 643 с.

142. Anger K. Physiological and biochemical changes during lecithotrophic larval development and early juvenile growth in the northern stone crab, *Lithodes maja* (Decapoda: Anomura) // Marine Biology. – 1996. – Vol. 126. – P. 283-296.

143. Ahyond S.T., Dawson E.W. Lithodidae from the Ross Sea, Antarctica, with descriptions of two new species (Crustacea: Decapoda: Anomura) // Zootaxa. – 2006. – Vol. 1303. – P. 45-68.

144. Akiba Y., Yamamoto S., Ueno M. On the oceanographical conditions of the Okhotsk Sea in Summer of 1958 // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. – 1959. – Vol. 10, № 1. – P. 37-46.

145. Alfultis M.A., Martin S. Satellite passive microwave studies of the Okhotsk ice cover and its relation to oceanic processes, 1978-1982 // J. Geophys. Res. – 1987. – Vol. 92, № 12. – P. 13-28.
146. Austin B., Austin D.A. Methods for the microbiological examination of fish and shellfish / Edinburgh: Depart. Biol. Sci. Heriot. Watt Univ. – 1989. – P. 69-97.
147. Bancroft D., Stevens A., Turner D.R. Theory and practice of histological techniques. Edinburgh-London-Melbourne-New York: Churchill Livingstone Inc. – 1990. – 725 p.
148. Bell T.A., Lightner D.V. A handbook of normal penaeid shrimp histology. Baton Rouge. Louisiana: The World aquaculture society. – 1988. – 114 p
149. Benedict J.E. Scientific results of exploration by the U.S. Fish Commission steamer «Albatross». No. XXXI. Descriptions of new genera and species of crabs of the family Lithodidae, with notes on the young of *Lithodes camtschaticus* and *Lithodes brevipes*. Proc. U.S. Nat. Mus. 17 (1016). – 1895. – P. 479-488.
150. Blau S.F. Size at maturity of female red king crabs (*Paralithodes camtschatica*) in Adak Management Area, Alaska // Proc. of the Inter. Symp. King and Tanner Crabs, Nov. 28–30, 1989, Anchorage, Alaska, USA. – 1990. – P. 105-116.
151. Blau S.F., Pengilly D., Tracy D.A. Distribution of golden crabs by sex, size, and depth zones in the Eastern Aleutian Islands, Alaska // Proc. of the Intern. Symp. On Biology, Management, and Economics of Crabs from High Latitude Habitats., Oct. 11-13, 1995, Anchorage, Alaska, USA. – 1996. – P. 167-186.
152. Bouvier E.L. Sur la classification des Lithodinés et sur leur distribution dans les océans. Annales des Sciences Naturelles. Zool. sér. 8, 1 (1). – 1896. – P. 1-46.
153. Bower S.M., Sloan N.A., Morphology of the externa of *Briarosaccus callosus* Boschma (Rhizocephala) and the relationship with its host *Lithodes aequispina* Benedict (Anomura) // Journal of Parasitology. – 1985. – Vol. 71, № 4. – P. 455-463.
154. Brown, A.M.V., Adamson, M.L. Phylogenetic distance of *Thelohania butleri* Johnston, Vernick, and Sprague, 1978 (Microsporidia; Thelohaniidae), a

parasite of the smooth pink shrimp *Pandalus jordani*, from its congeners suggests need for a major revision of the Genus *Thelohania* Henneguy, 1892. // Journal Eukaryotic Microbiology. – 2006. – Vol. 53. – P. 445-455.

155. Butler T.H., Hart J.F.L. The occurrence of the King Crab, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius), and of *Lithodes aequispina* Benedict in British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. – 1962. – Vol. 19. – P. 401-408.

156. Campodonico I., Guzman L. Larval development of *Paralomis granulosa* (Jacquinot) under laboratory conditions (Decapoda, Anomura, Lithodidae) // Crustaceana. – 1981. – Vol. 40. – P. 272-285.

157. Canning E.U., Curry A., Overstreet R.M. Ultrastructure of *Tuzetia weidneri* sp. n. (Microspora: Tuzetiidae) in skeletal muscle of *Litopenaeus setiferus* and *Farfantepenaeus aztecus* (Crustacea: Decapoda) and new data on *Perezia nelsoni* (Microsporidia: Pereziiidae) in *L. setiferus*. Acta Protozool. – 2002. – Vol. 41, – P. 63-77.

158. Childers R.K., Reno P.W., Olson R.E. Prevalence and geographic range of *Nadelspora canceri* (Microspora) in Dungeness crab *Cancer magister* // Dis. Aquat. Org. – 1996. – Vol. 24, № 2. – P. 135-142.

159. Conan G., Comeau M. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1986. – Vol. 43. – P. 1710-1719.

160. De Grave S., Fransen C.H.J.M. Carideorum catalogus: the recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). Zool. Med. Leiden 85(9): 30.ix.2011: 195-589 figs 1-59. <http://www.zoologischemededelingen.nl/85/nr02/a01>

161. Dew C.B. Behavioral ecology of podding red king crab, *Paralithodes camtschatica* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1990. – Vol. 47, № 10. – P. 1944-1958.

162. Dong L.B., Giles D.E.A. An empirical likelihood ratio test for normality. Department of Economics, University of Victoria, Victoria, B.C., Canada. – 2004. – 31 p.

163. Edwards J.S. Limb loss and regeneration in two crabs: the king crab *Paralithodes camtschatica* and the tanner *Chionoecetes bairdi* // Acta Zool. – 1972. – Vol. 53, № 1. – P. 105-112.
164. Favorite F., Dodiemead A.J., Nasu K. Oceanography of the Subarctic Pacific Region, 1960-1971 // Int. N. Pac. Fish. Comm. Vancouver. Bull. – 1976, № 33. – 187 p.
165. Gardner J.R., Orr J.W., Stevenson D.E., Spies I., Somerton D.A. Reproductive Parasitism between Distant Phyla: Molecular Identification of Snailfish (Liparidae) Egg Masses in the Gill Cavities of King Crabs (Lithodidae) // Copeia. – Vol. 104, № 3. – P. 645-657.
166. Hartnoll R.G. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda, Brachyura) // Crustaceana. – 1974. – Vol. 27, № 2. – P. 131-136.
167. Hartnoll R.G. The determination of relative growth in Crustacea // Crustaceana. – 1978. – Vol. 34, № 3. – P. 281-293.
168. Hawkes C.R., Meyers T.R., Shirley T.C., Koeneman T.M. Prevalence of the parasitic barnacle *Briarosaccus callosus* on king crabs of southeastern Alaska // Trans. Amer. Fish. Soc. – 1986. – Vol. 115, № 2. – P. 252-257.
169. Haynes, E. B. Description of larvae of the golden king crab, *Lithodes aequispina*, reared in the laboratory // Fish. Bull. – 1982. – Vol. 80, № 2 – P. 305-313.
170. Hiramoto K. Overview of the golden king crab, *Lithodes aequispina*, fishery and its fisheries biology in the Pacific waters of Central Japan // Proc. of the Intern. King Crab Symp., Jan. 22–24, 1985, Anchorage, Alaska, USA. – 1985. – P. 297-318.
171. Hiramoto K., Sato S. Biological and fisheries survey of an anomuran crab, *Lithodes aequispina* Benedict, off Boso Peninsula and Sagami Bay, Central Japan // Jap. J. Ecol. – 1970. – Vol. 20. – P. 165-170.

172. Holt J.G., Krieg N.R., Sneath P.H.A., Staley J.T., Bergey's T.W.S. Manual of determinative bacteriology, 9th ed. Baltimore: Williams & Wilkins. – 1994. – 787 p.
173. Ivanov B.G. Limb injuries in crab in the Bering Sea (Crustacea, Decapoda: Brachyura, Majidae; Anomura Lithodidae) // *Arthropoda Selecta*. – 1994. – Vol. 3, № 3-4. – P. 33-56.
174. Jamieson G.S., Sloan N.A. King crabs in British Columbia // *Proc. of the Intern. King Crab Symp.*, Jan. 22-24, 1985, Anchorage, Alaska, USA. – 1985. – P. 49-62.
175. Jewett, S.C., Sloan, N.A., Somerton, D.A. Size at sexual maturity and fecundity of the fjord-dwelling golden king crab *Lithodes aequispina* Benedict from northern British Columbia // *J. Crust. Biol.* – 1985. – Vol. 5, № 3. – P. 377-385.
176. Kitani K. An oceanographic study of the Okhotsk – Particularly in regard to cold waters // *Bull. Far. Seas. Res. Lab.* – 1973. – Vol. 9. – P. 45-77.
177. Kitani K., Shimazaki K. On the hydrography of the northern part of the Okhotsk Sea in summer // *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* – 1971. – Vol. 22, № 3. – P. 231-242.
178. Koeneman T.M., Buchanan D.V. Growth of the golden king crab, *Lithodes aequispina*, in southeast Alaskan waters // *Proc. of the Intern. King Crab Symp.*, Jan. 22-24, 1985, Anchorage, Alaska, USA. – 1985. – P. 281-296.
179. Love D.C., Shirley T.C. Parasitism of the Golden King Crab, *Lithodes aequispinus* Benedict, 1895 (Decapoda, Anomura, Lithodidae) by a Liparid Fish // *Crustaceana* – 1993. – Vol. 65, № 1. – P. 97-104.
180. Lovrich G.A., Roccatagliata D., Peresan L. Hyperparasitism of the cryptoniscid isopod *Liriopsis pygmaea* on the lithodid *Paralomis granulosa* from the Beagle Channel, Argentina // *Dis. Aquat. Org.* – 2004. – Vol. 58. – P. 71-77.
181. Martin S., Polyakov I., Markus T., Drucker R. Okhotsk Sea Kashevarov Bank polynya: Its dependence on diurnal and fortnightly tides and its initial formation // *J. Geophys. Res.* – 2004. – Vol. 109. – P. 1-16.

182. Marukawa H. Biological and fishery research on Japanese king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // J. Imp. Fish. Exp. Stat. Tokyo. – 1933. – Vol. 37, № 4. – 152 p.
183. Messick G.A. Diseases, parasites, and symbionts of blue crabs (*Callinectes sapidus*) dredged from Chesapeake Bay // J. Crustac. Biol. – 1998. – Vol. 18, № 3. – P. 533-548.
184. Meyers T.R. Diseases of Crustacea. 3.2 Diseases Caused by Protistans and Metazoans / Diseases of marine animals. Hamburg: Biologische Anstalt Helgoland. – 1990. – Vol. 3. – P. 350-389.
185. Niwa K., Kurata H. Limb loss and regeneration in the adult king crab, *Paralithodes camtschatica* // Bull. Hokk. Reg. Res. Fish. Res. Lab. – 1964. – № 28. – P. 51-55.
186. Nizyaev S.A., Fedoseev V.Ya. Disorders of the reproductive cycle in crab females of the genus *Paralithodes* // Proc. Intern. Symp. on King and Tanner Crabs, Nov. 28-30, 1989, Anchorage, Alaska, USA. – Fairbanks. – 1990. – P. 91-94.
187. Otto R.S., Cummiskey P.A. Observations on the reproductive biology of golden king crab (*Lithodes aequispina*) in the Bering Sea and Aleutian Islands // Proc. of the Intern. King Crab Symp., Jan. 22-24, 1985, Anchorage, Alaska, USA. – Fairbanks. – 1985. – P. 123-135.
188. Paul A.J. A review of size at maturity in male tanner (*Chionoecetes bairdi*) and king (*Paralithodes camtschaticus*) crabs and the methods used to determine maturity // Amer. Zool. – 1992. – Vol. 32. – P. 534-540.
189. Paul A.J., Paul J.M. Development of larvae of the golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae) reared at different temperatures // J. Crust. Biol. – 1999. – Vol. 19, № 1. – P. 42-45.
190. Paul A.J., Paul J.M. Changes in chela heights and carapace lengths in male and female golden king crabs *Lithodes aequispinus* after molting in the laboratory // Alaska Fish. Res. Bull. – 2000. – Vol. 6, № 2. – P. 70-77.

191. Paul A.J., Paul J.M. Size of maturity in male golden king crab, *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae) // J. Crust. Biol. – 2001a. – Vol. 21, № 2. – P. 384-387.
192. Paul A.J., Paul J.M. Growth of juvenile golden king crabs *Lithodes aequispinus* in the laboratory // Alaska Fish. Res. Bull. – 2001b. – Vol. 8, № 2. – P. 135-138.
193. Paul A.J., Paul J.M. The reproductive cycle of golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae) // J. Shellfish Res. – 2001b. – Vol. 20, № 1. – P. 369-371.
194. Paul J.M., Paul A.J., Otto R.S., Macintosh R.A. Spermatophore presence in relation to carapace length for eastern Bering Sea blue king crab (*Paralithodes platypus*, Brandt, 1850) and red king crab (*P. camtschaticus* (Tilesius, 1815)) // J. Shellfish Res. – 1991. – Vol. 10, № 1. – P. 157-163.
195. Pohle G.W. First Canadian record of *Paralomis bouvieri* Hansen, 1908 (Decapoda: Anomura: Lithodidae), infected by the rhizocephalan *Briarosaccus callosus* (Cirripedia: Peltogastridae) and carrying a hyperparasitic cryptonid isopod (Epicaridea) // Can. J. Zool. – 1992. – Vol. 70, № 8. – P. 1625-1629.
196. Rogachev K.A., Carmack E.C., Salomatin A.S. Strong Tidal Mixing and Ventilation of Cold Intermediate Water at Kashevarov Bank, Sea of Okhotsk // Journal of Oceanography. – 2000. – Vol. 56. – P. 439-447.
197. Ryazanova T.V., Eliseikina M.G., Kukhlevsky A.D., Kharlamenko V.I., Hematodinium sp. infection of red king crab *Paralithodes camtschaticus* and blue king crab *Paralithodes platypus* from the north-eastern part of the Okhotsk Sea, Russia // Journal of Invertebrate Pathology. – 2010. – Vol. 105, № 3. – P. 329-334.
198. Shirley T.S. Correct spelling and publication date for the golden king crab (*Lithodes aequispinus* Benedict, 1895). Crab in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics Alaska Grant College Program. AK-SG-02-01. – 2002. – P. 1-3.

199. Sloan N.A. Distribution by depth of *Lithodes aequispinus* and *Paralithodes camtschatica* confined in northern British Columbia fjords // Proc. of the Intern. King Crab Symp., Jan. 22-24, 1985, Anchorage, Alaska, USA. – 1985a. – P. 63-67.
200. Sloan N.A. Life history characteristics of fjord-dwelling golden king crabs *Lithodes aequispina* // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1985b. – Vol. 22. – P. 219-228.
201. Somerton D.A. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. – 1980. – Vol. 3, № 10. – P. 1488-1494.
202. Somerton D.A. Contribution to the life history of the deep-sea king crab, *Lithodes couesi*, in the gulf of Alaska // Fish. Bul. – 1981. – Vol. 79, № 2. – P. 259-269.
203. Somerton D.A., Otto R.S. Distribution and reproductive biology of the golden king crab, *Lithodes aequispina*, in the eastern Bering sea // Fish. Bul. – 1986. – Vol. 84, № 3. – P. 571-584.
204. Somerton D.A., Donaldson W. Parasitism of the golden king crab, *Lithodes aequispinus*, by two species of snailfish, genus *Careproctus* Fishery // Fish. Bul. – 1998. – Vol. 96. – P. 871-884.
205. Sprague V., Vernick S.H., Lloyd B.J. The Fine Structure of *Nosema* sp. Sprague, 1965 (Microsporidia, Nosematidae) with Particular Reference to Stages in Sporogony // J. Invertebr. Pathol. – 1968. – Vol. 12. – P. 105-117.
206. Sprague V., Becnel J.J., Hazard E.I. Taxonomy of the Phylum Microspora // Crit. Rev. Microbiol. – 1992. – Vol. 18. – P. 285-395.
207. Stolyarenko D.A. Data analysis of trawl shrimp survey with spline approximation of stock density // Internat. Coun. Explor. Sea (I.C.E.S.). – 1986. Doc. № / K: 25, 16 p.
208. Shepherd J.G. A weakly parametric method for the analysis of length composition data. Manila: 1987. – P. 54-67.
209. Stolyarenko D.A. The spline approximation method and survey design using interaction with a microcomputer: Spline Survey Designer System // Internat. Coun. Explor. Sea (I.C.E.S.). – 1987. Doc. № / K: 29, 24 p.

210. Tarverdieva M.I., Zgurovsky K.A. On food composition of the deep-water crab species *Lithodes aequispinus* Benedict and *Chionoecetes tanneri* Rathbun in the Bering and Okhotsk seas // Proc. of the Intern. King Crab Symp., Jan. 22-24, 1985, Anchorage, Alaska, USA. – 1985. – P. 319-329.
211. Vivarès C.P., Azevedo C. Ultrastructural observations of the life cycle stages of *Ameson atlanticum* sp., nov., a microsporidian parasitizing *Cancer pagurus* L. // J. Fish Dis. – 1988. – Vol. 11. – P. 379-387.
212. Watters G. Prevalence of parasitized and hyperparasitized crabs near South Georgia // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1998. – Vol. 170. – P. 215-229.
213. Weber D.D. Growth of the immature king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // Intern. North Pacific Fish. Comm., Vancouver, Canada. – 1967. – Bull. № 21. – P. 21-53.
214. Wolotira R.J., Jr., Sample T.M., Noel S.F., Iten C.R. Geographic and bathymetric distributions for many commercially important fishes and shellfishes off the west coast of North America, based on research survey and commercial catch data, 1912-84 // NOAA Technical Memorandum NMFS-AFSC-6. – 1993. – P. 109-151.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Объём материала по равношипому крабу, собранный за период выполнения мониторинга и промышленного лова в северной части Охотского моря в 1992–2015, 2017 гг.

Судно	Год	Сроки работ	Район работ	Кол-во био-анализов	Кол-во экз.	Сборщики
1	2	3	4	5	6	7
КРПС «Роял Энтерпрайс»	1992	03.08-26.09	55°09'-57°13', 144°40'-154°16'	13	499	Шагинян Э.Р.
РШ «Акебоно Мару 3»	1993	27.07-28.08	55°39'-56°01', 148°41'-150°03'	13	221	Карпинский М.Г., Бенко Ю.К.
РШ «Дайничи Мару 31»	1993	29.07-09.09	56°14'-56°25', 143°40'-144°03'	19	516	Карасёв А.Н., Куликов В.Н.
КС «Атка Энтерпрайс»	1994	14.09-19.10	54°54'-57°04', 144°43'-154°20'	17	2550	Иванов Б.Г., Афанасьев Н.Н.
РШ «Дзюкю Мару 17»	1995	21.09-09.10	55°38'-55°46', 148°20'-149°05'	8	825	Ёлкин Е.Я.
КС «Атка Энтерпрайс»	1995	16.07-13.10	55°04'-55°52', 144°37'-147°20'	71	8086	Радченко Я.Г, Реброва Н.К.
СТР «Имчим»	1995	22.09-11.11	55°08'-55°44', 145°29'-147°13'	42	5460	Соколов В.И.
СТР «Крильон»	1995	02.08-27.11	55°07'-56°04', 144°26'-147°28'	87	9086	Смирнов А.А.
СТР «19 съезд ВЛКСМ»	1996	13.04-10.12	55°10'-56°00', 146°07'-148°49'	121	13150	Журавлёв В.М., Мордовин А.И.
КС «Атка Энтерпрайс»	1996	25.05-19.10	54°33'-56°29', 143°41'-147°11'	112	14895	Реброва Н.К., Карпинский М.Г., Афанасьев Н.Н.
СТР «Ауда»	1996	02.07-11.08	55°25'-55°51', 146°39'-147°55'	12	1329	Жарникова В.Д.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	1996	05.04-07.08	56°03'-57°43', 146°07'-154°53'	29	134	Карасёв А.Н., Воронкова Н.И., Крылов В.В.
СТР «Иван Ковалёв»	1996	17.06-28.06	55°07'-55°31', 145°57'-147°19'	15	2125	Сергеева З.М.
СТР «Имчим»	1996	26.08-10.11	55°05'-55°49', 140°20'-147°45'	61	5814	Петров В.И.
КС «Атка Энтерпрайс»	1997	13.07-22.08	55°12'-55°51', 145°11'-147°04'	41	7822	Белоусов Л.А.
СТР «Имчим»	1997	02.05-12.12	55°07'-55°53', 145°01'-149°26'	138	16661	Петров В.И., Соколов В.И., Шевченко И.Н.
СТР «Крильон»	1997	17.05-04.12	54°56'-56°03', 143°08'-149°05'	79	14025	Пискунов А.И., Шагинян Э.Р.
КС «Нортерн Энтерпрайс»	1997	27.07-09.09	55°08'-58°07', 144°34'-153°15'	50	6448	Крылов В.В.
СТР «19 съезд ВЛКСМ»	1998	16.09-12.11	55°08'-56°02', 143°16'-152°00'	37	3947	Петров В.И.

КС «Атка Энтерпрайс»	1998	19.04- 08.09	55°09'-56°43', 144°18'-148°08'	51	3330	Хованский И.Е., Фомин А.В.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	1998	02.07- 21.10	55°34'-57°09', 148°12'-151°24'	45	4925	Бандурин К.В., Михайлов В.И., Фомин А.В.
СТР «Иван Ковалёв»	1998	04.05- 07.12	55°08'-56°25', 144°31'-154°08'	44	5326	Тихоступов А.П., Воронкова Н.И.
СТР «Имчим»	1998	23.04- 08.12	55°00'-55°54', 146°06'-150°14'	42	5256	Ковач Д.В., Плосков Н.А.
КС «Нортерн Энтерпрайс»	1998	11.06- 13.09	55°31'-58°19', 146°40'-153°29'	59	3193	Карасёв А.Н.
СРТМ-К «Антя»	1999	04.11- 21.12	55°36'-56°06', 146°57'-150°04'	29	2936	Путивкин С.В.
КС «Атка Энтерпрайс»	1999	01.08- 29.12	55°28'-57°51', 146°09'-152°11'	35	2399	Михайлов В.И., Реброва Н.К.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	1999	23.10- 31.12	55°53'-57°48', 148°03'-151°35'	5	310	Рой В.И.
СТР «Кратерный»	1999	06.06- 02.07	55°16'-56°16', 146°41'-148°48'	17	1373	Фомин А.В.
СРТМ-К «Тимашевск»	1999	30.06- 08.07	57°40'-57°46', 151°42'-152°35'	4	4	Бандурин К.В.
СТР «Торный»	1999	18.05- 29.06	55°12'-55°56', 143°34'-148°12'	11	988	Полонская Е.Л.
СТР «Труд»	1999	14.12- 21.12	55°49'-56°03', 148°02'-149°33'	4	113	Карпинский М.Г.
КС «Атка Энтерпрайс»	2000	23.11- 30.12	55°43'-57°24', 147°18'-150°44'	7	692	Сафроненков Б.П.
СТР «Торный»	2000	03.09- 28.09	55°11'-55°49', 148°21'-150°10'	24	2889	Васильев А.Г.
КС «Атка Энтерпрайс»	2001	21.06- 21.09	55°50'-57°24', 145°01'-150°41'	49	1854	Реброва Н.К., Акиничева Е.Г.
СТРМ-К «Байкал»	2001	08.07- 28.07	57°21'-57°46', 151°36'-153°00'	16	33	Посвятовская А.М.
СТР «Важгорск»	2001	14.08- 01.09	57°20'-58°04', 151°38'-153°26'	9	19	Посвятовская А.М.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2001	15.09- 16.10	55°48'-56°14', 148°21'-149°31'	21	603	Пастухов П.Г.
РТМ «Далькокеан-1»	2001	23.05- 17.08	55°14'-56°20', 143°36'-150°50'	63	7397	Михайлов В.И., Войло В.И.
СТР «Торный»	2001	30.04- 20.05	55°26'-56°01', 146°01'-149°01'	20	2327	Гюрнин В.Б.
СТР «19 съезд ВЛКСМ»	2002	17.06- 28.06	54°59'-55°36', 144°32'-146°50'	40	623	Посвятовская А.М.
СРТМ-К «Амарамба»	2002	05.10- 10.12	57°23'-57°50', 152°37'-152°58'	25	262	Васильев А.Г.
СРТМ-К «Анатолий Лавров»	2002	05.10- 27.12	57°15'-57°38', 151°09'-153°24'	48	675	Полонский В.Е.
СРТМ-К «Байкал»	2002	18.09- 30.09	57°39'-57°45', 152°44'-152°49'	10	44	Жарникова В.Д.
СТР «Важгорск»	2002	29.05- 30.11	56°15'-57°58', 143°03'-153°29'	58	1146	Павлючков Е.В., Карасёв А.Н.

КС «Вестерн Энтерпрайс»	2002	30.07- 13.12	55°17'-56°57', 147°44'-152°08'	107	4901	Спехальский А.В.
СРТМ-К «Вилига»	2002	10.11- 03.12	55°57'-56°27', 149°13'-149°37'	4	9	Ноздрачев Е.А.
РТМ «Дальокеан-1»	2002	01.06- 19.09	55°04'-56°04', 145°40'-148°45'	88	13028	Михайлов В.И.
СРТМ «Елань»	2002	06.09- 17.12	54°38'-57°42', 145°30'-152°45'	17	115	Петров М.В.
СРТМ-К «Залив Ольги»	2002	13.08- 18.08	56°17'-57°38', 143°40'-150°57'	9	103	Петров М.В.
СТР «Кратерный»	2002	25.05- 12.06	55°22'-55°46', 146°31'-147°10'	17	2229	Васильев А.Г.
КС «Нортерн Энтерпрайс»	2002	29.10- 16.12	57°27'-57°37', 150°02'-150°41'	9	31	Родионова А.П.
СРТМ «Пивань»	2002	25.09- 25.11	57°28'-57°44', 151°52'-152°40'	15	50	Тюрнин В.Б.
СРТМ-К «Тимашевск»	2002	18.10- 31.12	57°20'-57°39', 151°29'-152°59'	28	84	Рашевский А.А.
КС «Атка Энтерпрайс»	2003	07.10- 28.12	55°52'-57°28', 144°17'-153°15'	11	86	Реброва Н.К.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2003	20.10- 19.12	55°42'-57°00', 143°34'-151°10'	27	923	Родионова А.П., Карасёв А.Н.
РТМ «Дальокеан-2»	2003	01.09- 28.12	55°02'-58°10', 145°11'-155°07'	62	7728	Михайлов А.И., Волобуев М.В., Посвятовская А.М.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2004	04.09- 17.12	55°19'-58°12', 147°49'-154°06'	68	3484	Метелёв Е.А., Карасёв А.Н.
РТМ «Дальокеан-1»	2004	01.10- 31.12	54°16'-57°55', 147°25'-154°03'	64	4491	Ванюкова Н.С.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2005	02.09- 18.12	55°15'-58°07', 144°00'-153°56'	3	174	Пастухов П.Г.
РТМ «Дальокеан-1»	2005	05.09- 16.11	55°52'-56°43', 150°03'-151°43'	39	4102	Родионова А.П., Карпинский М.Г.
РТМ «Дальокеан-2»	2005	29.09- 31.12	54°47'-57°08', 150°47'-152°24'	45	5049	Ванюкова Н.С.
КС «Норден Винд»	2005	19.11- 26.12	55°34'-55°45', 148°00'-148°16'	16	2120	Жарникова В.Д.
СРТМ-К «Афелий»	2006	29.05- 05.06	55°47'-55°50', 150°17'-150°23'	3	94	Клинушкин С.В.
РШ «Доброволец»	2006	26.11- 27.11	57°59', 153°40'	1	68	Вакатов А.В.
СРТМ-К «Капитан Асауленко»	2006	23.10- 16.12	54°44'-55°59', 146°37'-152°05'	17	1522	Шапиро П.Б.
КРПС «Капитан Басов»	2006	25.10- 13.12	56°07'-57°12', 154°03'-154°33'	4	422	Еньков А.М.
РШ «Профессор Фролов»	2006	04.11- 12.12	57°20'-58°00', 153°24'-155°11'	4	139	Бережной К.Ю.
СТР «Сарань»	2006	05.10- 01.12	54°18'-56°34', 143°43'-151°29'	4	391	Зинченко А.Ю.
СТР «Шантар-1»	2006	03.06- 09.06	55°31'-55°44', 148°39'-149°10'	5	455	Розя М.К.

СРТМ-К «Капитан Асауленко»	2007	06.08-15.12	54°28'-55°58', 146°56'-152°50'	34	2946	Шапиро П.Б.
РШ «Доброволец»	2007	18.09-12.12	54°22'-56°00', 149°55'-153°13'	40	4689	Михайлов А.И., Григоров В.Г.
СТР «Сарань»	2007	04.06-29.06	55°09'-56°04', 150°13'-152°04'	16	1671	Витвер А.А.
СТР «Святогор»	2007	26.11-29.12	54°25'-55°23', 150°01'-151°51'	9	1003	Еньков А.М.
СТР «Шантар-1»	2007	21.04-28.04	57°40'-57°42', 154°26'-154°33'	4	502	Розя М.К.
СТР «Шипунский»	2007	12.04-08.06	55°51'-56°07', 149°47'-150°55'	5	109	Мушаев А.М.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2008	16.09-08.12	55°13'-56°41', 142°07'-146°39'	46	3584	Прикоки О.В.
РШ «Доброволец»	2008	15.03-15.12	54°19'-57°40', 145°35'-152°55'	48	3233	Еньков А.М., Михайлов А.И., Прикоки О.В.
СТР «Стрежевой»	2008	14.04-29.05	55°07'-56°43', 144°31'-145°30'	8	58	Григоров В.Г.
СТР «Шантар-1»	2008	04.01-13.04	54°37'-57°43', 148°01'-154°32'	26	2907	Розя М.К.
СТР «Шипунский»	2008	15.11-14.12	58°12'-58°19', 154°29'-155°05'	13	44	Поспехов В.В.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2009	07.08-06.12	55°39'-56°46', 144°01'-148°55'	22	1476	Карасёв А.Н., Григоров В.Г.
РШ «Доброволец»	2009	25.07-09.10	55°53'-57°54', 149°28'-152°02'	52	4382	Метелёв Е.А.
СТР «Шантар-1»	2009	22.02-31.05	54°19'-57°22', 148°10'-154°49'	30	2255	Клинушкин С.В.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2010	04.12-20.12	55°34'-58°39', 149°45'-153°28'	3	261	Клинушкин С.В.
СТР «Инженер Фаустов»	2010	21.03-18.09	54°51'-57°27', 149°57'-152°04'	5	586	Еньков А.М.
СТР «Шантар-1»	2010	05.04-30.12	54°37'-56°17', 144°10'-150°24'	85	6805	Метелёв Е.А., Клинушкин С.В.
СТР «Гефест»	2011	30.03-30.08	54°29'-58°03', 144°03'-153°32'	86	8530	Еньков А.М.
СТР «Гефест»	2012	25.04-14.09	55°07'-56°01', 145°20'-148°53'	45	5175	Еньков А.М.
СТР «Гефест»	2013	14.03-01.12	55°07'-55°52', 144°15'-148°51'	25	2450	Смилянский И.К.
РШ «Стригун»	2014	29.03-29.12	55°08'-58°30', 145°01'-156°20'	45	4002	Данилов В.С.
КС «Ивнинг Стар»	2015	24.02-10.03	56°25'-56°50', 150°56'-153°29'	10	112	Метелёв Е.А.
РШ «Демис»	2017	01.12-15.12	55°18'-55°23', 149°41'-149°45'	3	282	Пунчина Е.В.
Всего: 92 рейса				3028	271170	