

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ УНИТАРНОЕ ПРЕДПРИЯТИЕ
«Магаданский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии»

Federal Agency of Fishery of Russian Federation
Magadan Scientific-Research Institute of Fishery and Oceanography (MagadanNIRO)

А.Н. КАРАСЁВ

**КРАБ-СТРИГУН ОПИЛИО СЕВЕРНОЙ
ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ**
(ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ, ЗАПАСЫ, ПРОМЫСЕЛ)

A.N. KARASYEV

**CHIONOECETES OPILIO OF THE NORTHERN
PART OF THE SEA OF OKHOTSK**
(BIOLOGY, PECULIARITIES, RESOURCES, FISHERY)



Магадан
Magadan
2014

УДК 595.384.2 (265.53) 639.281.8 (265.53)

ББК 28.691.8+47.4

К 21

Ответственный редактор: к.б.н. **В.В. Волобуев**

Рецензенты: д.б.н. **В.А. Бизиков**, д.б.н. **М.Г. Карпинский**

Утверждено к печати Ученым советом ФГУП «МагаданНИРО»

Карасёв, А.Н.

К 21 Краб-стригун опилио северной части Охотского моря (особенности биологии, запасы, промысел) / А.Н. Карасёв ; отв. ред. В.В. Волобуев ; ФГУП «МагаданНИРО». – Магадан : Новая полиграфия, 2014. – 194 с. : ил.

ISBN 978-5-905530-18-0

Монография посвящена важному промысловому объекту – крабу-стригуну опилио, который в северной половине Охотского моря образует одну крупную независимую популяцию. Исследованы особенности биологии, распределения, численности и плотности поселений краба-стригуна. Изучена функциональная структура популяции, определены зоны обитания молоди, нагула терминальных самцов и зоны размножения. Исследования, проведенные в течение 16 лет с привлечением большого количества судовых наблюдений, позволили детально разобраться в особенностях биологии, характере миграций, роста, динамике численности разных функциональных групп в популяции. Установлены периоды и характер личных процессов, определены сроки наступления терминальной линьки и общая продолжительность жизни крабов. Подробно изучена промысловая ситуация, обоснованы оптимальные коэффициенты изъятия краба-стригуна, применение которых обеспечивает длительную крупномасштабную стратегию промысловой эксплуатации крупнейшей популяции вида в Дальневосточных морях. Считаем, что книга будет полезна и интересна прежде всего исследователям-биологам, изучающим водный мир, узким специалистам-карцинологам, работникам природоохранных организаций, рыбопромышленникам.

Edited by V.V. Volobuev, Candidate of Biological Sciences

Reviewed by V.A. Bizikov, PhD., M.G. Karpinsky, PhD.

Karasyev, A.N.

***Chionoecetes Opilio* of the northern part of the Sea of Okhotsk** (biology peculiarities, stock, fishery) / A.N. Karasyev ; editor in chief V.V. Volobuev ; FGUP «MagadanNIRO». – Magadan : Novaya polygraphiya, 2014. – 158 p. : ill.

The book is devoted to a very important biological resource of commercial fishing – *Chionoecetes Opilio* which makes one big independent population in the northern part of the Sea of Okhotsk. Peculiarities of biology, distribution, abundance and density of *Chionoecetes Opilio* habitatare studied. Functional structure of population is surveyed; zones of juveniles' habitat, areas of functionally matured males and zones of breeding are determined. Research of 16 years and a lot of vessel observations allowed examining the peculiarities of biology, migration character, growth, and abundance dynamics of different functional groups in the population. Periods and character of molt are determined; dates of molt beginning and general durance of crab life are ascertained. Commercial fishing situation, optimal coefficients of crab withdrawal which will provide a long-term large-scale strategy of commercial exploitation of the biggest population of the species in the Far East seas are studied in detail.

We believe that the book will be useful and interesting for biologists, those who study water-world, specialists in the field of carcinology, workers of fishing industry and reserve management.

УДК 595.384.2 (265.53) 639.281.8 (265.53)

ББК 28.691.8+47.4

© Copyright: FGUP «MagadanNIRO», authors

© Права на публикацию принадлежат ФГУП «МагаданНИРО» и авторам

ISBN 978-5-905530-18-0

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	7
ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ.....	11
ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА.....	25
2.1. Рельеф дна.....	25
2.2. Донные осадки.....	26
2.3. Гидрология и гидрохимия.....	28
2.4. Планктон.....	34
2.5. Бентос	35
ГЛАВА 3. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ КРАБА-СТРИГУНА ОПИЛИО.....	37
ГЛАВА 4. БИОЛОГИЯ КРАБА-СТРИГУНА ОПИЛИО СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ.....	49
4.1. Пространственное распределение и размерный состав.....	50
4.1.1. Материалы траловых съемок.....	50
4.1.2. Результаты ловушечных съемок и исследований на промысловых судах.....	61
4.1.2.1. Количественное распределение самцов.....	62
4.1.2.2. Распределение самцов в зависимости от состояния панциря и морфотипа клешни.....	65
4.1.2.3. Распределение самок и структура зон размножения.....	67
4.1.2.4. Состав уловов и размерное распределение.....	70
4.2. Миграции.....	80
4.3. Мечение.....	83
4.4. Внутривидовая дифференциация по морфологическим признакам.....	90
4.5. Терминальная линька.....	95
4.5.1. Аллометрия роста клешни и размер половозрелости.....	96
4.5.2. К вопросу о терминальной линьке самцов.....	107
4.5.3. Изменения биологического состояния самцов после терминальной линьки.....	110
4.5.4. Репродуктивный цикл самок и плодовитость.....	118
4.5.4.1. Сезонная динамика репродуктивного состояния самок.....	118
4.5.4.2. Продолжительность репродуктивного цикла.....	120
4.5.4.3. Оценка количества икрOMETаний в репродуктивный период.....	120
4.5.4.4. Плодовитость.....	121
4.6. Травмированность и влияние промысла на ее уровень.....	126

ГЛАВА 5. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА АРЕАЛА КРАБА-СТРИГУНА ОПИЛИО В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ.....	134
ГЛАВА 6. ПРОМЫСЕЛ КРАБА-СТРИГУНА ОПИЛИО И ЕГО ПЕРСПЕКТИВЫ.....	144
6.1. Современное состояние промысла.....	144
6.2. Состояние запасов.....	153
6.3. Меры регулирования промысла.....	157
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	162
БЛАГОДАРНОСТИ.....	165
Приложение 1	173
Приложение 2	174
Приложение 3	175
Список литературы	177

CONTENTS

INTRODUCTION.....	7
CHAPTER 1. MATERIAL AND RESEARCH METHODOLOGY.....	11
CHAPTER 2. PHYSICAL AND GEOGRAPHICAL CHARACTERISTICS.....	25
2.1. Bottom relief.....	25
2.2. Bottom sediments.....	26
2.3. Hydrology and hydrochemistry.....	28
2.4. Plankton.....	34
2.5. Benthos.....	35
CHAPTER 3. BIOLOGY PECULIARITIES OF THE CHIONOECETES OPILIO.....	37
CHAPTER 4. BIOLOGY OF THE CHIONOECETES OPILIO OF THE NORTHERN PART OF THE SEA OF OKHOTSK.....	49
4.1. Regional distribution and size composition.....	50
4.1.1. Materials of the trawl survey.....	50
4.1.2. Results of the pot survey and research on the fishing vessels.....	61
4.1.2.1. Quantitative distribution of males.....	62
4.1.2.2. Males distribution according to carapace condition and claw morphotype.....	65
4.1.2.3. Females distribution and spawning zones structure.....	67
4.1.2.4. Catches and size composition	70
4.2. Migrations.....	80
4.3. Tagging.....	83
4.4. Intraspecific differentiation on morphologic characteristics.....	90
4.5. Terminal molting.....	95
4.5.1. Allometry of claw growth and maturity level.....	96
4.5.2. To the question of terminal molting of males.....	107
4.5.3. Biological condition change of males after terminal molting.....	110
4.5.4. Reproductive cycle of females and fecundity.....	118
4.5.4.1. Seasonal dynamics of female reproductive condition.....	118
4.5.4.2. Duration of the reproductive cycle.....	120
4.5.4.3. Evaluation of the quantity of spawning during the reproductive cycle.....	120
4.5.4.4. Fecundity.....	121
4.6. Traumatizing and commercial fishing influence on its level.....	126
CHAPTER 5. FUNCTIONAL STRUCTURE OF THE NATURAL HABITAT OF THE CHIONOECETES OPILIO IN THE NORTHERN PART OF THE SEA OF OKHOTSK.....	134

CHAPTER 6. COMMERCIAL CHIONOECETES OPILIO AND	
PERSPECTIVES.....	144
6.1. Modern condition of commercial crab.....	144
6.2. Stock condition.....	153
6.3. Commercial fishing control.....	157
CONCLUSION.....	162
APPRECIATIONS.....	165
Appendix 1.....	173
Appendix 2.....	174
Appendix 3.....	175
References.....	177

ВВЕДЕНИЕ

Краб-стригун *Chionoecetes opilio* (O.Fabricius, 1788) – самый известный и массовый промысловый вид семейства крабов-пауков (Majidae). До середины 1980-х годов его добывали в основном только японские рыбопромышленники. В Японском море его вылов достигал 15,6 тыс. т в год (Коп, 1982), в охотоморских водах к юго-востоку от о. Сахалин его вылов составлял 18,8 тыс. т (Шунтов, 1985). В России крабы-стригуны долгое время оставались в категории потенциальных объектов промысла, так как все внимание рыбодобывающей отрасли было направлено на освоение камчатского краба. По этой причине научные исследования в России по стригуну опилию были эпизодическими (Слизкин, 1974; Слизкин, Мясоедов, 1979). Лишь с 1987 г. ему стали уделять должное внимание и проводить ежегодные учетные траловые съемки, главным образом у берегов о. Сахалин (Первеева, 1999, 2003, 2005). Постепенно в промысел стригуна опилию включались российские рыбаки.

Освоение запасов краба-стригуна опилию в северной части Охотского моря началось так же, как и у о. Сахалин по инициативе японской стороны в 1988 г., после того как в результате интенсивной добычи ухудшилось состояние запасов равношипного краба на материковом склоне (Михайлов, Овсянников, 1984). За 20 лет японского и российского промысла вылов этого краба увеличился с нескольких сот тонн (1988 г.) до 12,3 тыс. т (2007 г.). Интенсификация его вылова пришлось на период снижения запасов краба-стригуна в северо-западной части Берингова моря в середине 1990-х годов и резко возросшего промыслового пресса практически на все традиционно используемые виды крабов в последующие годы (Родин и др., 1997; Слизкин, Сафронов, 2000), что приостановило стремительное падение суммарной добычи промысловых видов крабов на Дальнем Востоке.

В целом по дальневосточному региону роль краба-стригуна опилию в рыболовстве за последнее десятилетие существенно усилилась. Если в 1986-1996 гг. его доля от суммарного общего допустимого улова (ОДУ) составляла 24% (Родин и др., 1997), то в 2007 г., несмотря на значительный рост ОДУ других видов, особенно крабов-стригунов ангулятуса *C. angulatus* в Охотском и красного *C. japonicus* в Японском морях, она достигла 31% (19 тыс. т). Однако в общей добыче дальневосточных крабов доля опилию, согласно официальным данным, составляет 40% (14 тыс. т). В настоящее время около 90% общероссийского вылова краба опилию осуществляется в северной части Охотского моря.

На внутреннем рынке России краб-стригун очень редок, так как практически все его объемы, добытые в исключительной экономической зоне, экспортируются в Республику Корея, Китай, Японию и США. Его общая стоимость по ценам на мировых рынках (США, июль 2008 г., \$7,17/кг готовой продукции) составляет около \$67 млн США. Мясо краба обладает превосходными вкусовыми свойствами, что, безусловно, способствует большим объемам продаж.

Кроме больших доходов рыбопромышленных компаний и значительной части налогов в госбюджет, промысел краба-стригуна обеспечивает занятость населения, способствует созданию новых рабочих мест. В северной части

Охотского моря на промысле краба опилио в путину работает до 80 экипажей судов Сахалинской и Магаданской областей, Хабаровского, Приморского и Камчатского краев. Это около 2,3 тыс. человек, многие из которых заняты на промысле по 5-8 месяцев в году.

Кроме Японии и России, запасы краба-стригуна в своих водах осваивают США и Канада. В Северо-Западной Атлантике канадскими рыбаками добывается от 7 до 60 тыс. т краба в год (Conan et al., 1996; Sainte-Marie et al., 1996). Однако наибольший вылов краба опилио производится США в Беринговом море: от 30 до 150 тыс. т, стоимость которого достигала \$192 млн (Otto, 1998).

Приведенные выше данные позволяют составить ясное представление о том, насколько важным коммерческим видом является краб-стригун опилио.

Краб-стригун опилио – один из немногих видов крабов, который занимает огромные площади шельфа и материкового склона северной и западной частей Охотского моря. В прибрежной зоне он обитает вместе с камчатским *Paralithodes camtschaticus* и синим *P. platypus* крабами, а на материковом склоне граничит с глубоководными видами – крабом Веррилла *Paralomis verrilli* и ангулятусом. Краб опилио имеет наибольшую численность среди других видов крабов Охотского моря. Его численность и биомасса наиболее высоки в северной части Охотского моря, где в структуре ОДУ крабов он может составлять до 75–83% по массе и 86–88% по числу рекомендуемых к вылову особей, а в масштабе всего моря – 37–50% и 46–60% соответственно. Таким образом, краб-стригун опилио играет ведущую роль в крабовом сообществе Охотского моря. Также велико его значение в процессах трансформации органического вещества в экосистеме.

Несмотря на большое значение промысла краба-стригуна в хозяйственной деятельности населения дальневосточных территорий, функциональная структура популяции и особенности его воспроизводства остаются слабо изученными, публикаций по этому объекту крайне мало, а по исследуемому району имеются лишь единичные работы. В плане изучения физиологии, процессов роста и созревания еще не все специалисты в России принимают идею терминальной линьки крабов-стригунов и ее связь с морфометрической зрелостью.

Краб-стригун опилио – один из самых массовых и широко распространенных промысловых видов крабов на Дальнем Востоке, встречается во всех его морях, а также в северо-западной части Атлантического океана, Чукотском, Баренцевом морях, море Лаптевых и море Бофорта (Слизкин, 1974, 1998; Петряшов и др., 1993; Кузьмин и др., 1998; Rathbun, 1925; Jadamec et al., 1999). В Охотском море это наиболее массовый промысловый вид крабов, вышедший по объему вылова на первое место среди всех ракообразных на Дальнем Востоке, причем основная часть (более 98%) добывается в его северной части. В то же время изучение характера распределения и особенностей биологии этого вида в северной части Охотского моря началось относительно недавно.

В настоящее время наиболее подробно исследованы биология и распределение краба-стригуна, обитающего у о. Сахалин (Первеева, 1996, 2003 и др.). Имеются краткие сведения о его биологии и пространственном распределении на шельфе у юго-западного побережья Камчатки (Слизкин, Мясоедов, 1979) и в Беринговом море (Слизкин, 1974, 1982; Слизкин, Сафронов, 2000). На локальных участках северо-восточной части Охотского моря исследовались рас-

пределение, размерный состав и условия обитания краба опилио, оценивалась его смертность в ловушках от декомпрессии (Иванов, Соколов, 1997; Долженков, Жигалов, 2001; Шагинян, 2002; Иванов, Карпинский, 2003).

Однако объем и уровень этих исследований явно не соответствуют тому вниманию, которое этот вид привлекает. Без подробного исследования пространственного распределения краба опилио, его размерной структуры, выяснения особенностей биологии, полного цикла развития и определения, в каких частях моря стадии этого цикла проходят, крайне сложно оценить реальные возможности промыслового изъятия вида. Эти вопросы представляют не только теоретический интерес, они важны и для рационального хозяйственного использования объекта.

Целью настоящей работы явилось выяснение пространственно-функциональной структуры поселений краба-стригуна опилио в северной части Охотского моря, особенностей его биологии и разработка мер по рациональному ведению промысла. Основные задачи при проведении исследований краба опилио заключались в выяснении следующих вопросов:

- определение пространственного распределения различных размерно-функциональных групп краба-стригуна;
- оценка миграционной активности крабов, выявление особенностей их поведения;
- установление размера наступления половозрелости, сроков выклева личинок и откладки икры, продолжительности репродуктивного цикла самок, плодовитости, продолжительности межлиночного периода;
- выяснение функциональной структуры ареала краба-стригуна;
- определение состояния промыслового запаса краба опилио в условиях существующего промысла, оценка условий и перспектив рационального использования его ресурса.

В представленной публикации проведен анализ пространственного распределения краба-стригуна опилио в северной части Охотского моря. Определены условия обитания краба и выяснены основные причины образования концентраций молоди, половозрелых и неполовозрелых особей с учетом терминальной линьки. С помощью мечения оценена миграционная активность крабов, определены основные тенденции в перемещении по материковому склону и продолжительность жизни после терминальной линьки. Установлено, что репродуктивный цикл самок и продолжительность инкубации наружной икры в условиях севера Охотского моря составляет 1,5–2 года и каждая самка дает потомство в течение жизни до 3 раз. Самцы после терминальной линьки живут около 4, самки – около 6 лет. Установлено, что промысел не оказывает существенного влияния на травмированность крабов. Определен статус единой популяции поселений краба, обитающих на исследованной акватории. Составлена картина пространственно-функциональной структуры ареала этой популяции. Показана возможность увеличения годового вылова краба в перспективе.

Полученные данные о закономерностях распределения и поведения крабов-стригунов позволят точнее определять и прогнозировать состояние популяции, разрабатывать эффективные рекомендации по ведению промысла. В данной работе более точно определена величина общего допустимого улова

(ОДУ) краба-стригуна в северной части Охотского моря. Новая оценка объема ОДУ при условии соблюдения разработанных рекомендаций по ведению промысла, в том числе дробного выделения квот по трем подрайонам для обеспечения равномерной промысловой нагрузки, позволит в будущем увеличить вылов стригуна опилию.

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Основой для работы послужили материалы двух донных траловых съемок, проведенных в северной части Охотского моря в 1997 и 2000 г. (рис. 1–2, табл. 1), двух ловушечных съемок на североохотоморском шельфе в 1992 и 2001 г. (рис. 3) и многочисленных рейсов на промысловых судах-краболовах в районах добычи краба опилио в период с 1992 по 2007 г. (рис. 4, Приложение 1). Траловые съемки охватывали акваторию площадью до 600 тыс. км² и потому проводились одновременно на нескольких судах. Они были организованы ФГУП «ТИНРО-центр» в рамках комплексных экосистемных исследований Охотского моря и проведены сотрудниками четырех дальневосточных институтов: ФГУП «МагаданНИРО», ФГУП «ТИНРО-центр», ФГУП «СахНИРО» и ХфТИНРО. Остальные работы осуществлены преимущественно сотрудниками ФГУП «МагаданНИРО». Автор монографии принимал участие в одной траловой съемке (2000 г.) и 14 рейсах в составе экспедиций судов-краболовов (1992–2007 гг.). Материалы траловых съемок, выполненных на трех из пяти судов, любезно предоставлены В.Н. Кобликовым и А.Г. Слизкиным (ФГУП «ТИНРО-центр»), Е.Р. Первеевой (ФГУП «СахНИРО»), И.Е. Хованским и В.И. Островским (ХфТИНРО).

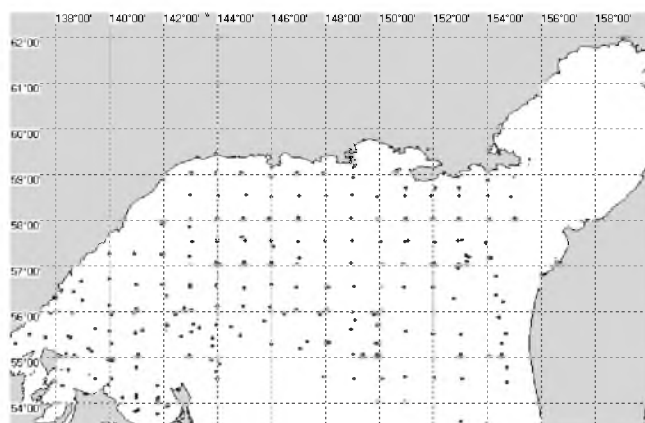


Рис. 1. Схема станций донной траловой съемки, проведенной в 1997 г.

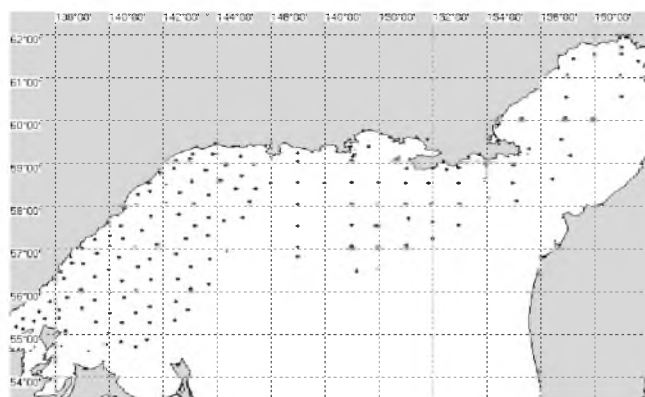


Рис. 2. Схема станций донной траловой съемки, проведенной в 2000 г.

Таблица 1

**Объем материала по крабу-стригуну опилио,
собранный при выполнении траловых и ловушечных съемок**

Судно	Год и сроки работ	Район работ	Кол-во станций	Кол-во биоанализов	Кол-во экз.	Сборщики материала
Донные траловые съемки						
РТМ «Магадан»	1997 24.07–06.08	55°30'–59°00' с.ш., 142°59'–155°04' в.д.	67	56	2 266	Горничных А.В., Жарникова В.Д.
СТМ «ТИНРО»	1997 24.08–25.09	53°28'–58°27' с.ш., 138°29'–154°45' в.д.	111	63	2 413	Надточий В.А., Еронова Е.Д.
СТР «Дмитрий Песков»	1997 09.07–19.07	53°42'–56°05' с.ш., 136°30'–149°53' в.д.	50	18	328	Галимзянов К.Г., Смирнов И.П.
СТР «Зодиак»	2000 07.08–06.09	56°25'–61°40', 145°56'–159°38'	77	53	2 676	Карасев А.Н., Тюрин В.В.
СТР «Владимир Сафонов»	2000 25.08–27.09	54°39'–59°11' с.ш., 136°33'–145°28' в.д.	100	80	3 821	Петров С.В., Еронова Е.Д.
Итого			405	270	11 504	
Ловушечные съемки						
РС «Дархон»	1992 15.07–29.09	55°36'–58°12' с.ш., 141°59'–145°58' в.д.	78	58	4 294	Овсянников В.П., Мясников В.Г., Зайцева Ю.Б., Карасев А.Н.
СТР «Важгорск» СРТМ «Елань»	2001 26.07–04.09	56°45'–58°15' с.ш., 145°59'–149°15' в.д.	52	51	6 028	Посвятовская А.М., Ровнина О.А., Ноздрачев Е.А.
Итого			130	109	10 322	

В ходе двух траловых съемок было выполнено 405 тралений, проанализировано 11 504 экз. – 7 509 самцов и 3 995 самок.

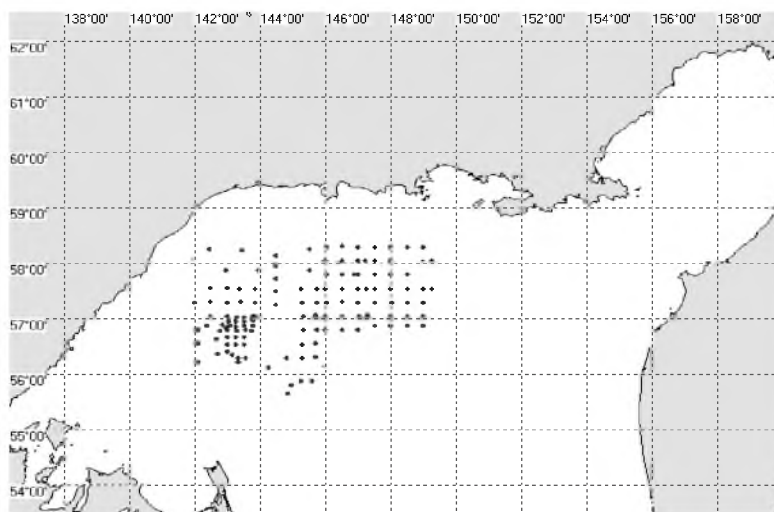


Рис. 3. Схема станций ловушечных съемок, проведенных в 1992 г. (к западу от 146°00' в.д.) и в 2001 г. (к востоку от 146°00' в.д.)

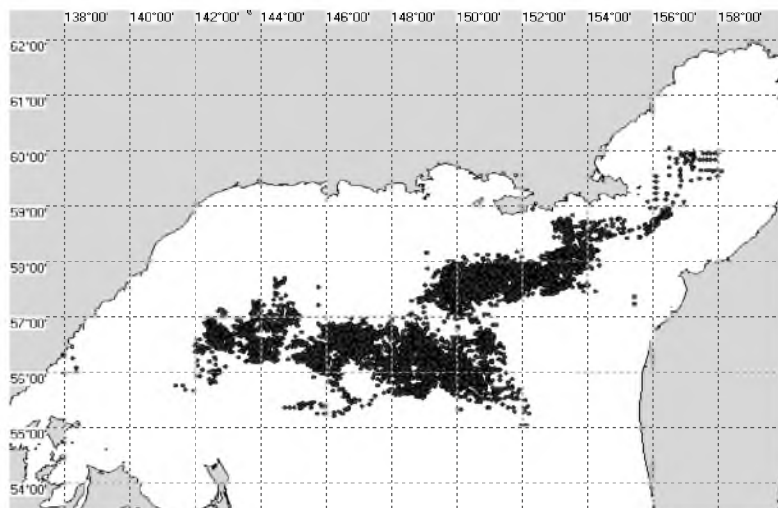


Рис. 4. Расположение учетных станций при проведении мониторинга и промыслового лова крабов в 1992–2007 гг.

Траловые съемки проводились в самый теплый сезон года – с июля по сентябрь. В качестве орудий лова использовались донные тралы, оснащенные по нижней подборе мягким грунтропом и имевшими горизонтальное раскрытие от 14 до 38 м (ДТ/ТВ 35/41; ДТ 31,5/7,5; ДТ 26/34 и «580 Альфредо-5»).

Отдельного упоминания заслуживает трал НИС «Зодиак» «ДТ 45,6/42,0» (съемка 2000 г.), который был оснащен жестким грунтропом: к нижней подборе крепилась цепочка из 11 утяжеленных бетоном металлических бобинцев диаметром 40 см. Бобинцы глубоко погружались в мягкий грунт, с чем связывалось частое присутствие большого количества ила и разнообразие мелких форм бентоса. На твердом грунте (на глубинах более 195 м) нижняя подбора была приподнята над дном, в результате чего уловы беспозвоночных были крайне низкими при полном отсутствии краба-стригуна опилию.

В куте вышеуказанных тралов имелась вставка из дели размером 10–12 мм. Горизонтальное раскрытие тралов было рассчитано как 60% от длины верхней подбора (Родин и др., 1979). Траления выполняли круглосуточно (1997 г.) или в светлое время суток (2000 г.) по сетке станций (рис. 1–2) при скорости от 2 до 4 узлов, продолжительность тралений составляла 30 мин.

Для каждого траления указывались координаты (точность до десятых долей минуты), глубина начала и конца траления, время постановки и выборки трала, скорость и курс траления, придонная температура, улов краба-стригуна (в кг и экз.).

Площадь облова тралом рассчитывалась следующим образом:

$$S = a \cdot b, \text{ где}$$

a – горизонтальное раскрытие трала;

b – длина траления.

Так как на судах была установлена система спутникового позиционирования, длину тралений рассчитывали по начальным и конечным координатам. При отсутствии в предоставленных материалах координат конца тралений или

явных ошибках в записях траловых карточек площадь облова рассчитывалась, исходя из данных о скорости траления по формуле:

$$S = a \cdot v \cdot t, \text{ где}$$

a – горизонтальное раскрытие трала;

v – скорость судна при тралении;

t – время траления.

Коэффициент уловистости трала принимался равным не 0,75 (Родин и др., 1979), а 0,5, так как в последние годы эта величина широко используется на Дальнем Востоке (Современный статус..., 1998).

Наибольший массив данных был получен в ходе учетных ловушечных съемок на акватории шельфа в процессе выполнения НИР (10,3 тыс. экз., табл. 1) и при проведении преимущественно на участках материкового склона промышленного и контрольного лова (592,5 тыс. экз., Приложение 1). Учетной станцией в обоих видах работ считался ряд ловушек порядка, в которых произведен учет общего улова. В качестве орудий лова использовались ловушки двух типов:

– конусовидные крабовые ловушки «японской» конструкции с одним верхним входом (диаметр нижнего основания усеченного конуса равен 1,35 м, верхнего – 0,75 м, высота – 0,56 м, диаметр входного отверстия с отсекателем снаружи 0,54 м, внутри 0,41 м, угол подъема 62°) и ячеей сетной дели 50–60 мм;

– прямоугольные ловушки «американской» конструкции (компания «Norgsol») размером 1,9 м × 1,9 м × 0,8 м с ячейей сетной дели от 55 до 60 мм, с двумя боковыми входами (ячейя нижней, входной дели 40–50 мм, угол подъема 50–55°).

На судах, оснащенных прямоугольными ловушками, в качестве приманки использовались минтай и треска, подвешенные на крючках, и дополнительно измельченная сельдь в перфорированных пластмассовых банках емкостью 2 литра. Ловушки выставлялись порядками по 20–40 штук, прикрепленными к вожжаку через каждые 183 м (0,1 морской мили). На судах, оснащенных конусовидными ловушками, применялись баночки и сетные мешочки для приманки из рубленой свежемороженой сельди или минтая (или их смеси), а также крючки для подвешивания цельной трески и минтая. В 1993–1995 гг. широко привлекались японские суда, на которых использовались скумбрия или сельдь иваси (редко внутренности кальмара) для укладки в банки и/или целиком на крючках. Порядок насчитывал от 100 до 230 ловушек с расстоянием между ловушками 15–20 м. Застой порядков колебался чаще от 2 до 4 суток и составлял в среднем 2,5 суток.

В первые годы организации научно-экспериментальных работ производился учет товарного (коммерческого) краба из каждого выбиравшегося порядка. Задача сбора данных об общих уловах не ставилась, однако иногда о них можно было судить по отбираемой на биологический анализ пробе. Для получения более полной информации об изучаемом объекте в отдельных рейсах в период с 1994 по 2002 г. и во всех рейсах в последующие годы, по выборке ловушек (15–20 конусовидных или 3–5 прямоугольных), составлявшей 15–20% от общего числа ловушек в порядке, определялось количество экземпляров самок, ком-

мерческих и некоммерческих самцов, и таким образом оценивался общий улов краба-стригуна. Поверхностные течения воздействуют на буйреп, и связанные с ним концевые ловушки порядка стоят на дне неустойчиво, часто переворачиваются или облавливают только придонных рыб. Как показала практика лова, улов крайних 5 конусовидных ловушек был заметно ниже последующих. Если на одном из концов порядка буйреп отсутствовал и концевые ловушки находились в устойчивом положении, что почти всегда наблюдается в таких случаях, улов в них часто, наоборот, был слишком обилен. При использовании тяжелых прямоугольных ловушек это наблюдалось в первых трех из них с любого конца порядка и было связано с увеличением эффективной площади облова ловушки. Для того чтобы исключить искажение данных, эти ловушки при учете пропускались. Наблюдения оформлялись в виде ловушечной станции, при этом фиксировались дата, координаты, глубина, количество ловушек в выборке.

Во всех рейсах собирались сведения о коммерческом улове с каждого выбираемого порядка. Японский тип лова предполагал тщательный отбор из общего улова крабов размером более 110–115 мм по ширине карапакса (при промысловой мере 100 мм), с наполнением конечностей мясом не менее 70%, а чаще 80% и выше, со светлой окраской нижней поверхности тела и ног, без травм клешни и первых трех ходильных конечностей. Доля коммерческих самцов в уловах колебалась от 10 до 60%, в зависимости от биологического состояния краба. Данная продукция имела 5–7 сортов. Улов, определяемый в килограммах, отличался особенной точностью. Этот тип лова был введен в практику и строго соблюдался на российских промысловых судах (СРТМ, СРТМ-К и СТР), собственники которых ориентировали сбыт продукции главным образом на японский рынок.

Американский тип лова был нацелен на вылов максимального количества краба и потому имел мало ограничений: в обработку принимался краб размером более 100 мм, с твердым панцирем. При таком условии промысла не обращалось внимания на травмированность и окраску (старость) панциря. Доля коммерческого краба составляла 80–98%. Как правило, производилось 1–2 сорта продукции. С 1998 г., в связи с поставками продукции кроме США, в Республику Корея и Японию, был введен ряд дополнительных ограничений, улучшавших качество продукции, и доля коммерческого краба значительно снизилась.

Для проведения биологических анализов отбиралось не менее 100 самцов на ловушечных станциях (в период съемок, мониторинга и промыслового лова) и весь улов или его определенную часть – на траловых станциях. Каждая проба крабов отбиралась из одного участка порядка – из ловушек, идущих при выборке одна за другой. Если улов самцов намного превышал 100 экз., например, 160–300 экз., что случалось иногда при лове прямоугольными ловушками, для измерений отбирались случайным образом 100 экз., а остальные самцы из улова просчитывались для определения их общего количества. При большом улове самок ограничивались выборкой объемом 60 экз., а остальные самки просчитывались для получения данных о половой структуре.

Для большинства проб крабов из ловушек указывалось количество отобранных для анализа ловушек, точные координаты и глубина лова. Биологический анализ проводился по общепринятой методике (Родин и др., 1979) с рядом

существенных дополнений. Все измерения производились штангенциркулем. Стандартный биологический анализ включал:

- 1) измерение ширины карапакса самцов и самок с точностью до 1 мм;
- 2) измерение высоты клешни у самцов с включением высоты зубцов по верхнему краю клешни с точностью до 0,1 мм. При наличии двух одинаковых по размеру и форме клешней у особи измерялась высота правой клешни (вследствие одинакового развития этих конечностей выбор стороны тела был в принципе неважен). В случаях, когда клешня одной из сторон была визуально больше другой или когда отсутствовала одна из клешней, измерялись имеющиеся клешни с указанием стороны тела и наличия травмы;
- 3) у самок измерение ширины 5-го, самого широкого, членика абдомена 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: «Marel 1100» (Исландия) – до 5 г, «PolsUnique» (Корея) – до 2 г;
- 5) определение стадий состояния панциря (сокращенно ССП) у самцов и самок;
- 6) определение стадий репродуктивного цикла самок;
- 7) точное положение отсутствующих и регенерированных конечностей.

Термин «стадия состояния панциря» использован в данной работе вместо общепринятого термина «межлиночная категория» (Родин и др., 1979) и предложенной «стадии линочного цикла» (Низяев и др., 2006). Большинство стригунов, вылавливаемых с помощью ловушек, и единственная категория крабов, используемая промыслом, – это особи, прекратившие линять. Для исследования изменений в состоянии панциря прежние термины теряют первоначальный смысл. Вместе с тем новый термин «стадия состояния панциря» одинаково хорошо подходит для описания состояния особей до и после так называемой терминальной линьки.

К 1-й стадии состояния панциря относились особи с мягким после линьки панцирем, в ловушках они, как правило, отсутствовали. Для более подробного анализа 2-я и 3-я ССП самцов в материалах подразделялись на раннюю, среднюю и позднюю подстадии:

2-я ранняя (2-0-я ССП) – крабы с очень хрупким тонким панцирем (по окончании измерений часто одна или несколько конечностей отваливались), особи требовали особого бережного отношения при выпуске в море, рыбаки называют их «стеклянными»;

2-я средняя (2-1-я ССП) – самцы, имевшие значительно более окрепший панцирь, чем у стадии 2-0-й, однако клешня легко прогибалась при надавливании большим пальцем, мерусы ходильных конечностей не выдерживали веса тела и сгибались; ткани сильно обводнены; при сортировке уловов и падении в море с сортировочного стола крабы не травмировались;

2-я поздняя (2-2-я ССП) – особи с отвердевшей клешней, но мерусы ходильных конечностей прогибались; ткани сильно обводнены;

3-я ранняя (3-0-я ССП) – особи имели твердый панцирь; нижняя сторона тела однородного бледно-желтого цвета, без царапин или с редкими царапина-

ми светло-бежевого цвета; известковые эпибионты размером до 8–10 мм иногда присутствовали; идеальный вид и умеренное наполнение (55–90%) позволяли в большинстве случаев использовать их для изготовления продукции;

3-я средняя (3-1-я ССП) – нижняя сторона тела имела чуть более темный оттенок желтого, чем у 3-0-й ССП, с умеренным количеством хорошо заметных коричневых царапин; известковые эпибионты могли достигать более крупных размеров, чем у 3-0-й ССП; это крабы с наполнением 80–100%, всегда коммерческие;

3-я поздняя (3-2-я ССП) – нижняя сторона тела желтая или темно-желтая, с большим количеством царапин и коричневыми пятнами; эти особи считались коммерческими только при американском типе лова;

К 4-й ССП относились особи с частично или полностью размягченным, потемневшим или очень темным панцирем, часто имевшим черные пятна. Эта стадия характеризует состояние анекдизиса. Крабы-стригуны в предлиночном состоянии не встречались.

Данная методика определения ССП разработана на основе наблюдений за постепенным старением крабов, выполненных в процессе сбора информации по вторичным поимкам меченых крабов, и позволяет ориентировочно определить возраст панциря: самцы стадии 3-0-я – 1 год, 3-1-я – 2 года, 3-2-я – 3 года, 4-я – 4 года.

Также разработана методика определения ССП у самок, которая использовалась с 1998 г. (табл. 2). Выделяемые у половозрелых особей стадии состояния панциря (3-0, 3-1, 3-2 и 4) являются фазами постепенного старения панциря, в конце которого они погибают. Данная классификация позволяет установить среди самок с оранжевой икрой особей, принимавших участие в размножении в первый, второй, третий и четвертый раз. Им соответствуют самки, соответственно, 3-0-й, 3-1-й, 3-2-й и 4-й ССП. Под репродуктивным циклом самок подразумевали период времени от одной откладки наружной икры до другой. У самок крабов-стригунов различали следующие его стадии:

1) JUV («ювенис») – неполовозрелые самки с узким абдоменом; волоски плеопод желтого цвета, короткие; карапакс слабо- или совсем необросший известковыми организмами, в отличие от всех нижеуказанных стадий;

2) ИО («икра оранжевая») – на плеоподах присутствует икра желто-оранжевого или оранжевого цвета без глазков эмбрионов;

3) ИОГ («икра оранжевая с глазком») – наружная икра оранжевого или темно-оранжевого цвета, видны глазки;

4) ИБ («икра бурая») – наружная икра коричневого, темно-коричневого (почти черного) или серо-черного цвета с крупными глазками эмбрионов;

5) ИОБ («икра оранжевая и бурая») – в кладке присутствует оранжевая икра без глазков и темно-коричневая (серо-черная) икра с глазками; как правило, оранжевой икры существенно больше; по причине малой значимости (до 0,6% в улове самок) и доминирования оранжевой икры учитывалась при расчете доли стадии ИО;

6) ЛВ («личинки выклюнулись») – на плеоподах имеются остатки серо-черной икры с глазком, составляющие приблизительно 1–10% кладки, или икра отсутствует.

Внешние признаки половозрелых самок краба-стригуна опилио, использовавшиеся при определении стадий состояния панциря

Стадия состояния панциря	Твердость карапакса и переиопод	Степень покрытия карапакса эпифауной (Bryozoa, Spirorbissp., Balanuspp.)	Панцирь нижней стороны тела	Нижняя сторона переиопод			Сегменты абдомена	
				Коричневые царапины	Бурые пятна	Темные пятна на мерусах от сдавливания клешнями самцов*	Коричневые царапины	Бурые пятна
3-0 (ранняя)	Твердые	нет – незначительное	новый, бледно-розового цвета	нет	нет	нет	нет	нет
3-1 (средняя)	Твердые	нет – умеренное	однородно-желтый	есть	нет, есть – единичные	нет, есть – коричневые и (или) черные	нет, есть	нет
3-2 (поздняя)	Твердые	нет, умеренное, сплошное	темно-желтый	есть	есть – на всем панцире	есть – черные	есть	нет, есть
4	Мягкие	нет, умеренное, сплошное	темно-желтый, коричневый	есть	есть	есть – черные	есть	есть

Примечание: * – коричневые и черные пятна, глубокие раны на мерусах 2–4-й пар переиопод возникают вследствие травмирования хитиновых покровов клешнями самцов при многократных спариваниях и последующего бактериального заражения.

Под размером краба-стригуна в данной работе всегда подразумевается ширина карапакса. Для исследования размерного состава функционально зрелых и незрелых самцов, выяснения особенностей полового созревания разделение самцов на узко- и широкопалых проводили по методу, изложенному в работе Конана и Комо (Conan, Comeau, 1986). Поначалу эта процедура выполнялась после рейса, затем в день сбора данных, после их внесения в электронную базу. Чтобы избежать ошибок при измерениях, определить у крабов степень изменчивости отношения ширины карапакса к высоте клешни, а также возможность визуально различать узко- и широкопалых самцов в полевых условиях, установление статуса их половой зрелости производилось автором сразу после измерения ширины карапакса и высоты клешни у каждого экземпляра. Полученные значения сравнивались с критическими из таблицы, составленной заранее по уравнению так называемой разделительной прямой. На графике зависимости высоты клешни от ширины карапакса, отложенных в логарифмической форме, эта прямая почти параллельна удлиненным эллипсоидным полям точек, соответствующим узкопалым и широкопалым самцам (при объеме выборки $N > 2-3$ тыс. экз.), и проходит прямо между ними (Иванов, Соколов, 1997). Если при данном размере карапакса высота клешни превышала критическое значение, то краб считался широкопалым. Если нет, то узкопалым. Узко- и широкопалые самцы отличались по форме клешни, расположению зубцов по ее верхнему краю, соотношению длины мерусов 2-й и 3-й конечностей и ширины карапакса, что позволило автору, накопившему определенный опыт, с 2002 г. вести отдельный количественный учет этих двух категорий крабов при выборке ловушек в промысловом режиме.

Полученные в рейсах материалы по местам постановки трала и ловушечных порядков, а также уловы и данные биологических анализов заносились в банк данных программы «*Teutis*», разработанной В.В. Крыловым (ВНИРО) в 1995 г. и модифицированной в последующие годы.

Для оценки уровня травмированности на различных этапах жизненного цикла, выяснения степени влияния на него промысла у крабов, в зависимости от срока с момента произошедшей травмы и отсутствия/наступления после нее линьки, различали следующие случаи: 1) травма имела место приблизительно от нескольких дней до месяца – место травмы покрыто мягкой пленкой от белого до черного цвета; 2) травма произошла от одного или нескольких месяцев до 3–4 лет назад при отсутствии линьки в этот период – пленка утолщена и эластична, черного или бледно-желтого цвета; место травмы имеет относительно ровную плоскую поверхность; 3) травма случилась в предшествующий межлиночный период, после которого краб перелинял – место травмы покрыто твердым хитином бледно-желтого цвета и напоминает сферическую поверхность. Отмеченные случаи представляли собой травмы 1, 2 и 3-го вида соответственно. Также у крабов регистрировались регенерированные конечности.

Материалом для определения реализованной плодовитости краба-стригуна опилио послужили сборы наружной икры от 688 самок, собранные автором и рядом сотрудников ФГУП «МагаданНИРО», ФГУП «ТИНРО-центра» и ФГУП «ВНИРО» из уловов промысловых крабовых ловушек в районе от 55°37' до 58°12' с.ш. между 142°00' и 152°56' в.д. в июне-декабре в период с 1992 по 2005 гг. На северо-западном участке отобраны 68, на центральном – 546, северо-восточном – 74 пробы.

Наружная икра отбиралась вместе с плеоподами. Для фиксации проб использовались различные растворы – 5% формалин, 96% этанол и насыщенный раствор хлорида натрия, в одном случае пробы замораживались. В лабораторных условиях пробы икры освобождались от плеопод. Количество икринок в кладке, или абсолютная реализованная плодовитость (АРП), определялось весовым методом (Иогансен, 1955; Анохина, 1969; Спановская, Григораш, 1976), который заключался в подсчитывании числа икринок в небольшой навеске, с последующим пересчетом на массу яйцекладки. Величина навески икры составляла 50–120 мг (обычно это соответствовало 300–700 икринкам). Масса кладки взвешивалась с точностью до 1, навеска – до 0,1 мг. У 140 самок из центрального участка северной части Охотского моря определялись размеры икринок под микроскопом МБС-9 при 32-кратном увеличении с помощью окуляр-микрометра (с точностью до 0,01 мм). Случайным образом отбирались 8–9 икринок из каждой пробы и измерялся их диаметр в продольном (длину) и поперечном направлении (собственно диаметр). Для этих работ использовались спиртовые и замороженные пробы.

При оценке и сравнении абсолютной реализованной плодовитости самок, обитающих в разных частях северной части Охотского моря, использована «относительная популяционная плодовитость» (ОПП), под которой понималась средняя абсолютная плодовитость самок разного размера, вычисленная по относительной численности каждого размерного класса в пересчете на одну «среднюю» самку (Никольский, 1974). Расчет ОПП проводился по формуле, предложенной В.Н. Иванковым (1974):

$$\bar{E} = \frac{\sum_{i=1}^n E_i N_i}{100}, \text{ где}$$

\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.

В этих расчетах использовались соотношения размерных групп самок с оранжевой икрой в уловах трубачеловных ловушек с ячейей дели 20×20 мм и экспериментальных крабовых ловушек, обтянутых делью с размером ячейи 30×30 мм. На акватории северо-западного участка были измерены 161, центрального – 134, северо-восточного – 1 271 экз. самок.

Для сравнения репродуктивных возможностей североохотоморского краба-стригуна опилио с опубликованными данными, касающимися других популяций этого вида для дальневосточного региона, рассчитывались К-г коэффициенты и репродуктивное усилие, которые в применении к ракообразным были рекомендованы Н.Н. Хмелевой (1988). К-г коэффициент определялся как отношение абсолютной реализованной плодовитости к массе одного яйца (в мг), репродуктивное усилие – как отношение массы яйцекладки к массе самки после удаления наружной икры. Взвешивание самок в морских условиях на промысловых судах проводили с большой погрешностью (до 50 г и более). В связи с этим в 2005 г. были произведены более точные взвешивания на весах с демпферным устройством с точностью до 2 г ($N = 22$). Уравнение, описывающее связь ширины карапакса самок с их массой, имело следующий вид:

$$W = 0,0032 CW^{2,473} (R = 0,992), \text{ где}$$

W – масса (г),

CW – ширина карапакса самки (мм).

Данное уравнение позволяло рассчитывать массу самки с погрешностью до 4%.

Материалом для исследования географической изменчивости морфологических признаков краба-стригуна опилио послужили сборы самцов из ловушечных уловов (1993-2007 гг.) на шести промысловых участках в пределах его местообитания в северной половине Охотского моря: в зал. Шелихова, на северо-восточном, Притауйском, центральном, северо-западном и на акватории к северо-востоку от о. Сахалин. Измерения 11 пластических признаков проводились по схеме, предложенной в «Руководстве по изучению десятиногих ракообразных» (Родин и др., 1979) и модифицированной автором. Для исключения влияния аллометрии отбирались только широкопалые самцы с шириной карапакса 108–136 мм – узкого размерного диапазона, одинаково объемно представленного на всех участках. С точностью до 0,1 мм измеряли ширину карапакса (ШК, максимальная ширина без включения зубцов по нижнему латеральному краю карапакса), зоологическую длину карапакса (ЗД) – от конца роострума до середины заднего края карапакса, длину карапакса до выемки роострума (ДВ), промысловую длину карапакса (ПД) – от орбитальной выемки до середины заднего края карапакса, (рис. 5), высоту (ВКл), длину (ДКл) и шири-

ну клешни (ШКл) (рис. 6), длину (ДМ1) и ширину (ШМ1) меруса 2-й перепо-
 поды, длину (ДМ2) и ширину (ШМ2) меруса 3-й перепоподы (рис. 7).

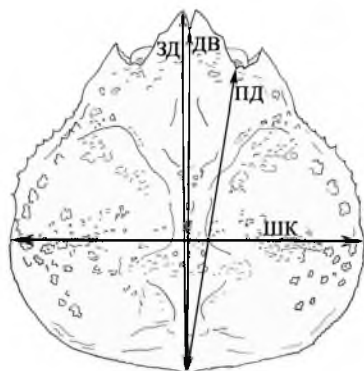


Рис. 5. Схема измерения карапакса при морфометрическом анализе:
 ШК – ширина, ЗД – зоологическая длина, ДВ – длина до выемки роострума,
 ПД – промысловая длина

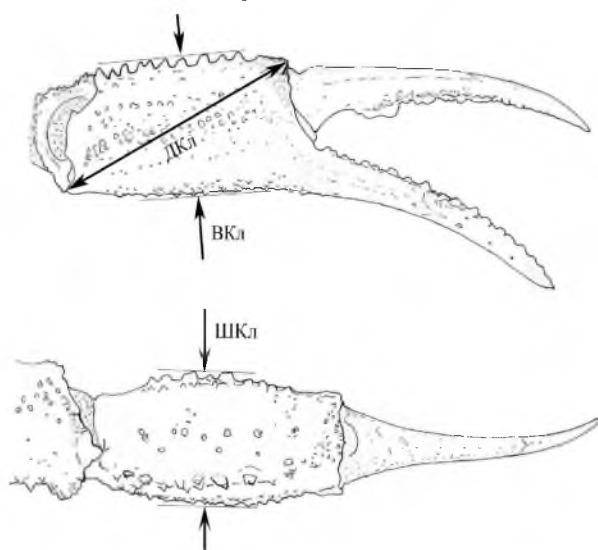


Рис. 6. Схема измерения клешни при морфометрическом анализе:
 ВКл – высота, ДКл – длина, ШКл – ширина

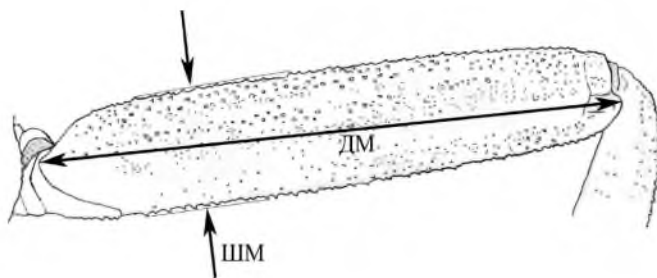


Рис. 7. Схема измерения мерусов ходильных конечностей
 при морфометрическом анализе: ШМ – ширина, ДМ – длина

Все измерения (619 экз.) были выполнены автором по единой методике. Регенерированные конечности исключались из анализа. Для снижения влияния размеров особей на промеры их частей тела и в соответствии с 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 обобщенного расстояния Махаланобиса D_M^2 , отражающего удаленность центроидов выборок друг от друга в многомерном пространстве канонических переменных. В ходе дискриминантного анализа с пошаговым включением переменных также выявлялись признаки, дифференцирующие краба-стригуна опилию из разных районов обитания. При подготовке данных к статистическому анализу была выполнена проверка на нормальность распределения при помощи критерия Жарка-Бера (JB) (Dong, Giles, 2004):

$$JB = n \cdot \left(\frac{a_3^2}{6} + \frac{a_4 - 3}{24} \right)^2, \text{ где}$$

$$a_3 = \frac{n^{-1} \sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^3}{s^3}; \quad a_4 = \frac{n^{-1} \sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^4}{s^4}; \quad s = \sqrt{n^{-1} \sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2}, \text{ где}$$

y_i – некоторое значение в выборке,

\bar{y} – средняя арифметическая выборки.

Распределение признавалось нормальным при $JB < \chi_{1-\alpha}^2$, где $\chi_{1-\alpha}^2$ – квантиль* распределения χ^2 , соответствующая $1-\alpha$ (<http://exsolver.narod.ru/Books/Mathematic/Noskov/index.html>). Достоверность обнаруженных различий оценивалась по F -критерию.

Для разделения дендрограммы на независимые кластеры использовалась формула:

$$C(p) = \frac{1}{K} \sum_{l=1}^G \sum_{p=1}^{P_l} C_l(p), \text{ где}$$

$$C_l(p) = \min C_{ll}(p, q), \quad p = 1, 2, \dots, P_l, \quad K = \sum_{l=1}^G P_l, \quad C_{ll}(p, q) - \text{расстояние}$$

между элементами p и q , принадлежащими к l -й группе (кластеру);

$C_l(p)$ – расстояние от элемента p до соседнего элемента в группе l ;

P_l – количество элементов в l -й группе; G – количество групп (Лапач и др., 2001).

Дискриминантный и кластерный анализы проводились в рамках программы *Statistica 7*.

Для исследования аллометрии роста проводился морфометрический анализ 216 экз. узкопалых и 384 экз. широкопалых самцов по вышеуказанной схеме с дополнительным измерением высоты клешни без зубцов по верхнему краю (ВКл), длины и ширины мерусов 4 и 5-й конечностей (ДМЗ, ШМЗ, ДМ4, ШМ4).

* Квантиль – одна из характеристик распределения вероятностей. Квантиль порядка p ($0 < p < 1$), или p -квантиль для некоторой случайной величины ξ называют такое число K_p , что вероятность того, что произвольно выбранное значение ξ меньше K_p , равна p : $P(\xi < K_p) = p$. Квантиль есть медиана случайной величины ξ .

Размер наступления физиологической половой зрелости у самцов определялся на основании измерений ширины карапакса и высоты клешни. Рассчитывалась ширина карапакса узкопалых самцов, при которой происходит переход на более высокий уровень аллометрии клешни по отношению к карапаксу. Для этой цели была использована формула простой аллометрии: $y = bx^a$ (Hartnoll, 1974, 1978). Расчет выполнен по результатам измерений 473 самцов размером от 11 до 110 мм.

Ввиду того, что функциональная или морфометрическая половая зрелость у самцов и самок краба-стригуна с размером жестко не связана, использовали часто применяемый в этом случае способ – определялся размер, при котором функциональной зрелости достигают 50% особей. Для этого рассматривали изменение доли широкопалых самцов (и половозрелых самок) в размерных классах с увеличением ширины карапакса и последующей аппроксимацией полученных данных логистической S-образной кривой. Использовались материалы донной траловой съемки (2000 г.) Половозрелость самок устанавливалась по наличию наружной икры и/или широкому чашеобразному абдомену, почти полностью закрывающему нижнюю часть головогруды. Самцов и самок группировали по размерным классам с шагом 2 мм. Коэффициенты кривой находили по уравнению Ферхюльста (Лакин, 1990): $P = \frac{100}{1 + 10^{a+bW_c}}$, где

P – доля широкопалых самцов (половозрелых самок) в процентах,

a и b – коэффициенты,

W_c – ширина карапакса (мм).

Из уравнения следует, что при $P = 50\%$ $W_c = \frac{-a}{b}$.

Для установления характера миграций и скорости передвижения крабов проводилось мечение самцов в 1993–1996 и 1998–1999 гг. В качестве меток использовалась водостойкая изолента, из которой вырезались метки разного цвета и формы, а также готовые пластиковые метки с номерами, заказанными в Японии и США. Метки (Т-типа) ставились в жаберную область карапакса, ближе к его краю, чтобы не повредить внутренние органы. При этом они были хорошо видны при разборе улова. Для установки меток на карапаксе использовались специальные пистолеты MARK II™ Swiftacher® Tool (США), Vano`k 203 (Япония) и пластиковые застёжки. Крабы отбирались из уловов во время промысловых работ и выпускались в процессе выборки порядка. Метились главным образом самцы 2 ССП, чтобы получить большой возврат в последующие годы. Кроме автора, в мечении (1993 и 1995 гг.) были задействованы еще четыре сотрудника. В 1996 г. при отсутствии крабов во 2-й стадии метились самцы 3-0-й ССП. Регулярно велись записи по мечению и вторичным поимкам крабов, где указывались дата, время, координаты, глубина, количество помеченных самцов, маркировка меток, размер меченых особей (ширина карапакса, высота клешни), ССП, эпибионты на панцире. Большая часть помеченных в 1993–1995 гг. самцов представляла собой широкопалых особей. В 1996, 1998–1999 гг. специально было помечено 1 650 узкопалых самцов. Всего за период с 1993 по 2001 г. было помечено 24 887 экз. краба опилию, из них поймано 1 022 особи.

При построении карт распределения признаков использовалась программа *Surfer 8*, где применялся метод триангуляции (*triangulation with linear interpolation*). Для достижения единообразия на всех картах распределения объекта, полученных по резуль-

татам траловых съемок, уловы переведены в единицы плотности (экз./км²). Результаты ловушечного лова представлены в экземплярах на одну конусовидную ловушку. Уловы из прямоугольных ловушек, доля которых в общем материале составляла около 30%, были переведены в уловы на конусовидную ловушку с учетом соотношения их эффективных площадей облова: прямоугольной ловушки – 16 100 м², конусовидной – 3 300 м² (Михайлов и др., 2003). Рисунки со схемами станций и районами отбора проб выполнены в программе «*El Mara*» (авторы Я.Г. Радченко, А.Г. Васильев, авторское свидетельство № 20011610997), которая позволяет работать с банком данных программы «*Teutis*» (Васильев, 2003). Некоторые дополнительные карты распределения признаков также выполнены в этой программе.

Вся первичная обработка полученного материала, кроме той, что предлагала программа «*Teutis*», выполнялась на компьютере с помощью стандартного набора приложений к «*Excel*» в соответствии с методиками, рекомендованными в литературе (Урбах, 1964; Лакин, 1990). При сравнении регрессий использовались макросы для «*Excel*», написанные С.Д. Букиным (ФГУП «СахНИРО»).

Материалом также служили различные литературные источники, с привлечением которых анализировались и восполнялись недостающие данные по биологии вида и факторам среды.

Сокращения, используемые в настоящей работе

ОДУ	общий допустимый улов
ССП	стадия состояния панциря
УС	узкопальный самец
ШС	широкопальный самец
ВС	возрастная стадия
ШК	ширина карапакса
ВКл	высота клешни
АРП	абсолютная реализованная плодовитость
ОПП	относительная популяционная плодовитость
ИО	икра оранжевая
ИОГ	икра оранжевая с глазком
ИБ	икра бурая
ЛВ	личинки выклюнулись

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Для того чтобы составить представление об условиях среды, в которой обитает краб-стригун опилио, было проведено соответствующее литературное исследование. Различные данные о факторах среды, таких как геоморфологическое строение дна, осадки и осадконакопление, структура и динамика вод, их гидрохимия и продуктивность, донная фауна, были собраны воедино и рассмотрены с точки зрения того, как они влияют на особенности распределения, поведения, питания, реализацию жизненного цикла краба-стригуна.

Охотское море отделено от Тихого океана Курильскими островами и сообщается с ним многочисленными глубоководными проливами. Со стороны материка море окружено горными образованиями преимущественно мезозойской складчатости. Площадь Охотского моря составляет 1 590 тыс. км², объем его вод – 1 365 тыс. км³, наибольшая глубина – 3 657 м, а средняя – 859 м (Зенкевич, 1963). На северо-востоке моря глубоко вдается в материк зал. Шелихова с двумя внутренними заливами – Гижигинской и Пенжинской губой. В северо-западной части северной половины моря расположены Шантарские о-ва (Большой и Малый Шантар, Феклистова, Прокофьева, Беличий и др.), к северо-востоку от них – о. Ионы. Два небольших острова – Спафарьева и Завьялова – располагаются на северо-западе моря, несколько малых островов, называемых Ямскими, находятся в горле зал. Шелихова.

2.1. РЕЛЬЕФ ДНА

Большую часть площади северной половины Охотского моря (к северу от 54°00' с.ш.) занимает шельф (глубины до 200 м) и верхняя часть батиали (200–600 м). Участки нижней батиали (более 600 м) находятся на юго-западной и восточной периферии исследованного района – во впадинах Дерюгина и ТИНРО.

Шельф северной части Охотского моря достаточно широкий и глубокий. Минимальная ширина шельфа составляет 70 км (к северо-востоку от о. Сахалин), максимальная – 320 км (на севере моря между 148°00' и 149°00' в.д.). Рельеф на большей части шельфа ровный, уклоны дна на глубинах более 100 м незначительные. Переход от шельфа к материковому склону ясно не выражен, и большинство исследователей границей шельфа считают изобату 200 м (Федоров, 1997). В целом она повторяет очертания береговой линии. Эту сопряженность нарушает лишь субмеридиональная возвышенность (хребет Ионы) в северо-западной части моря (рис. 8), вершины которой – банка Ионы (минимальная глубина 12 м) и о. Ионы – вдаются далеко на юг. Северо-Охотская возвышенность расположена в центральной части моря, вытянута на 650 км на юго-восток в направлении желоба Лебеда (Астахов и др., 1998). Именно за счет последней шельф северной части моря имеет наибольшую ширину 320 км. К северо-востоку от Северо-Охотской возвышенности находится Северо-Охотская впадина, которая переходит во впадину ТИНРО.

Материковый склон представляет собой пологий (уклон до 1°) аккумулятивный откос и, по существу, является продолжением шельфа, лишь в северо-восточной части моря (к востоку от 151°00' в.д.) имеются участки с крутизной до 2° (Астахов и др., 1998). В западной части моря возвышается банка Кашеярова с вершиной на глубине 12 м.

По многочисленным данным рейсов, выполненных ФГУП «МагаданНИ-

РО» в Охотском море в период с 1992 по 2007 г., была построена подробная батиметрическая карта, детализации рельефа дна (Приложение 2). Благодаря большому массиву измерений глубины, выявлены многочисленные локальные понижения дна на юго-западном и северо-восточном склонах б. Ионы, подводная долина имеется на ее юго-восточном склоне. Определено местоположение глубоководного каньона (550 м), который находится к юго-востоку от о. Ионы. Между североохотоморским шельфом и шельфом б. Кашеварова изобата 300 м окаймляет две имеющиеся крупные впадины: одна расположена к западу от $145^{\circ}00'$ в.д., другая – к востоку от $146^{\circ}00'$ в.д.

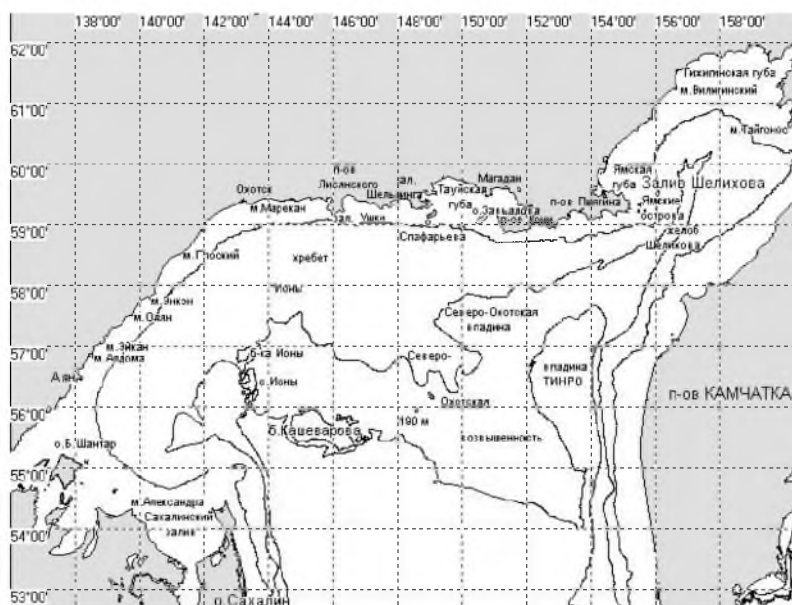


Рис. 8. Батиметрическая карта северной части Охотского моря. Нанесены географические названия, изобаты 100, 200 и 500 м

Обе они соединяются со впадиной Дерюгина с западной и восточной сторон б. Кашеварова соответственно. В районе меридиана $148^{\circ}40'$ в.д. изобата 240 м образует далеко выходящий к югу (до $55^{\circ}45'$ с.ш.) крутой (угол до $0,8^{\circ}$) узкий выступ с локальным поднятием до глубины 190 м на его оконечности. Изгибы 200-метровой изобаты на Северо-Охотской возвышенности и изобат 250 и 270 м на крутых склонах Притауйского района (к югу от п-ова Кони) определяют положение многочисленных впадин.

2.2. ДОННЫЕ ОСАДКИ

Основные результаты исследований донных осадков Охотского моря изложены в работе П.Л. Безрукова (1960). Вертикальная зональность распределения грунтов выражена отчетливо. Вдоль берегов моря простирается зона песчаных отложений, за которой следует пояс алевритов, далее идут алевритово-глинистые диатомовые илы (рис. 9). Глубоководную зону моря занимают более мягкие глинистые диатомовые илы, которые также есть в северной части

Охотского моря – в районе Северо-Охотской впадины и впадины ТИНРО на востоке и в шельфовой зоне на северо-западе (в области циклонических круговоротов).

По наблюдениям В.В. Федорова (1997) на внешней части шельфа (глубины 120–130 м) залегает зеленовато-серый песчаный ил, толщина которого достигает 25 см. В слое 0–3 см его консистенция вязко-текучая, ниже лежащая толща вязко-пластичная и темнее по цвету.

Валунно-гравийно-галечные осадки встречаются на банке Кашеварова, в районе Шантарских островов и северо-западного побережья, вокруг о. Ионы, на входе в залив Шелихова и вдоль всего его побережья (Астахов и др., 1998).

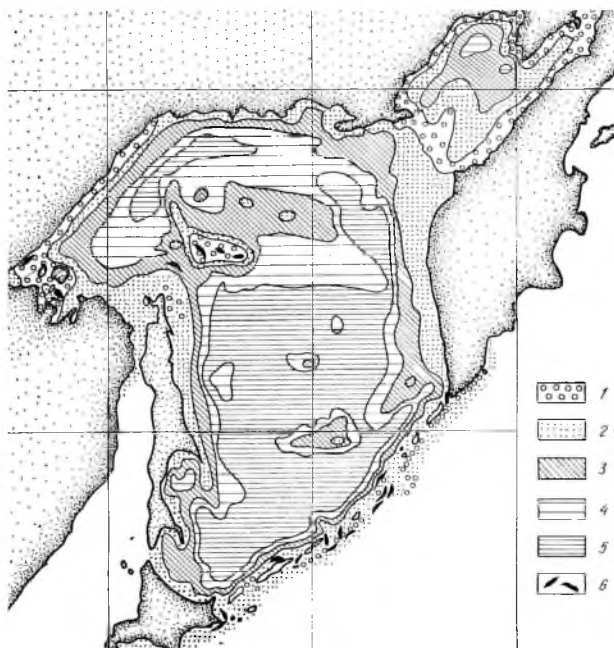


Рис. 9. Донные осадки Охотского моря (по Безрукову, 1960):

1 – валунно-гравийно-галечные, 2 – пески, 3 – алевриты, 4 – алевритово-глинистые диатомовые илы, 5 – глинистые диатомовые илы, 6 – выходы коренных пород

Однако вышеуказанная картина распределения донных осадков часто нарушается в результате перераспределения осадочного материала в связи с характером рельефа дна, деятельностью волновых процессов, сложной системой постоянных и приливо-отливных течений. Поэтому на склонах, возвышенностях и в пределах других элементов рельефа встречаются различные по гранулометрическому и вещественному составу осадки.

В направлении от северного побережья на юг, в сторону глубоководной котловины Охотского моря, пояс жестких грунтов (крупных алевритов) будет встречаться по крайней мере два раза: у побережья и на глубине 150–300 м. Появление крупных алевритов в поясе алевритово-глинистых илов в центре моря обязано нахождению в этом районе б. Кашеварова, а также повышенной гидродинамике вдоль всего внешнего края североохотоморского шельфа.

Однако даже в этой зоне крупных алевритов встречаются участки с мощ-

ным развитием илистых отложений. Так, по наблюдениям автора, конусовидные ловушки второй половины крабового порядка во время выборки обычно бороздят по дну и в случае наличия мягких илов захватывают и удерживают их делью, донося прямо до борта судна. Большое количество диатомового ила иногда отмечалось на ровных участках материкового склона посреди жестких грунтов, например, на участке от 56°35' до 56°44' с.ш. между 146°58' и 147°36' в.д. на глубинах 213–262 м. Однако чаще всего илы встречались в локальных понижениях, наиболее глубоких участках многочисленных впадин, которыми изобилует материковый склон, и на дне каньонов.

2.3. ГИДРОЛОГИЯ И ГИДРОХИМИЯ

Наиболее полно вертикальная структура вод Охотского моря изучена К.В. Морошкиным (1966), который выделял пять типов водных масс.

1. Поверхностная вода весенней (летней, осенней) модификации – характеризуется температурой 2,5–13,0°C и соленостью 32,5–32,6‰, охватывает слой от поверхности до глубины 40 м. На характеристики этого слоя воды влияют таяние льдов, солнечная радиация и ветровое перемешивание.

2. Охотоморская водная масса – холодный промежуточный слой с отрицательными температурами от –1,8 до 0°C, соленостью 32,7–33,3‰, охватывает слой от 40 до 150 м. Сезонные изменения затрагивают лишь тонкие слои, прилегающие к холодному слою сверху (за счет инсоляции и ветрового перемешивания) и снизу (за счет адвекции тепла тихоокеанскими водами). Концентрация кислорода в этом слое летом достигает 85–90% насыщения (7,0–7,5 мл/л), а в придонном холодном слое не превышает 80%.

3. Промежуточная водная масса (между охотоморской и глубинной тихоокеанской водными массами) – расположена на горизонтах от 150 до 600 м (иногда от 100–150 до 400–700 м), имеет температуру в среднем 1,5°C и соленость 33,7‰. Содержание кислорода в этом слое с глубиной падает с 60–70% насыщения до 15–20% (1,2–1,5 мл/л).

4. Глубинная тихоокеанская водная масса характеризуется глубинным максимумом температуры – от 2,2° до 2,5°C, соленостью 34,0–34,4‰, расположена на горизонтах 600–1 350 м. Содержание кислорода колеблется от 0,6 до 1,5 мл/л (10–20% насыщения).

5. Водная масса Южной котловины – имеет температуру 1,85°C и соленость 34,7‰, расположена от горизонта 1 350 м до дна. Содержание кислорода повышается у дна, достигая 20–28% насыщения (2,0–2,3 мл/л).

Распределение водных масс у дна хорошо иллюстрирует распределение придонной температуры (рис. 10). 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°, а местами до –1,8°C. Охотоморская водная масса лежит здесь на дне как холодный подстилающий слой. Обширную область с температурами у дна от 2,0° до 2,5°C занимает глубинная тихоокеанская водная масса. Придонная температура промежуточной водной массы изменяется, в зависимости от глубины, в больших пределах – от 0–0,5° до 1,5–2,0°C.

Минимальные значения температуры воды на поверхности моря в летний период (в августе) характерны для районов о. Ионы и б. Кашеварова (до 4°C),

Ямских островов (до 2°C) (Чернявский, 1984). На остальной акватории шельфа и материкового склона верхний слой прогревается до 11°C и выше. В безледный период температура на большей части моря постепенно повышается с 4–6° в июне до 11–12°C в августе (Чернявский, 1970а), иногда до 16,5°C (Хен и др., 2002), далее температура медленно понижалась. Льдообразование начинается в зал. Шелихова и в Шантарском районе в октябре-ноябре. Максимум ледовитости наблюдается в марте. Треть года более 50% площади Охотского моря бывает закрыто льдами (Якунин, 1968). В особенно суровые зимы ледовитость достигает 98% площади моря, толщина льда – более 1,5 м (Крындин, 1964).

В обзорных публикациях и ряде статей имеются лишь краткие сведения о распределении придонной температуры в северной части моря и принципах формирования температурного режима придонного слоя (Чернявский, 1992; Лаврентьев и др., 1998; Шунтов и др., 1998; Долженков, Жигалов, 2001; Шунтов, 2001; Фигуркин, 2003).

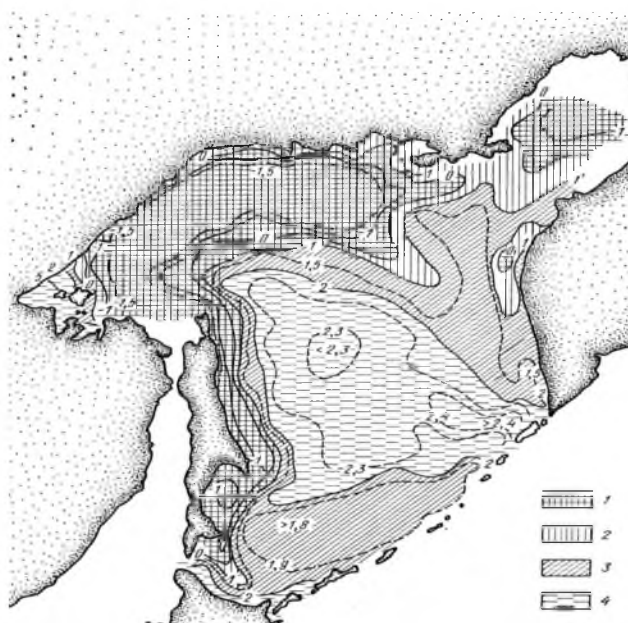


Рис. 10. Среднегодовое распределение придонной температуры в Охотском море летом (Морошкин, 1966): 1 – ниже 0°C; 2 – от 0 до 1°C; 3 – от 1 до 2°C; 4 – выше 2°C

В последние годы этой теме стали уделять больше внимания (Жигалов, 2005; Фигуркин, 2006). Согласно имеющимся представлениям, термика придонного слоя определяется интенсивностью адвекции проникающих через Курильские проливы тихоокеанских вод и глубиной залегания холодного промежуточного слоя.

Охотоморская водная масса образуется в процессе осенней конвекции. Ее верхняя граница – поверхность моря, нижняя – глубина, до которой опускаются уплотнившиеся в процессе охлаждения и осолонения объемы поверхностных вод (Чернявский, 1992). Эта глубина зависит не только от интенсивности осенне-зимней конвекции (скорости и величины уплотнения вод), но и от

интенсивности адвекции относительно теплых океанских вод. Осенне-зимняя конвекция достигает придонных слоев только на периферийных (прибрежных) участках шельфа северной и восточной частей моря, при этом обширные площади шельфа на севере, западе и северо-востоке моря весь год заняты водами с отрицательной температурой (до $-1,8^{\circ}\text{C}$). Ниже холодного слоя находится водная толща, в которой годовой ход океанологических характеристик практически не прослеживается (Лаврентьев и др., 1998).

В теплое время года относительно теплая океанская вода расчленяет холодный промежуточный слой на несколько ядер холода, изолированных друг от друга и локализованных в пределах мезомасштабных круговоротов с экстремально низкой температурой. В результате этого процесса в северной части Охотского моря формируются ядра холода: *североохотоморского шельфа* – самое крупное в Охотском море, почти точно повторяющее конфигурацию шельфа – и *зал. Шелихова*. Площадь, толщина и конфигурация ядер холода изменяются как в течение теплого сезона, так и от года к году. В мае предельно низкая температура наблюдается на 60–70% площади моря, в июне она занимает 30–40%, в июле – 20–25%, в августе – 15–20%, в сентябре – 10–15% площади моря (Чернявский, 1979).

Одной из особенностей холодного промежуточного слоя Охотского моря является его дихотермальность (Шунтов, 2001). Основной вклад в формирование этой модификации вод вносит северо-западный шельф моря. В результате сильного зимнего охлаждения поверхностных вод в полынье вдоль побережья северо-западной части моря и льдообразования здесь образуется холодная плотная вода (Верхунов, 1997). Сползая с шельфа по дну, эта вода проникает глубже холодного подповерхностного слоя, образуя второй (нижний) холодный промежуточный слой (Морошкин, 1966; Kitani, 1973).

Сезонные и межгодовые изменения придонной температуры для североохотоморского шельфа между меридианами $137^{\circ}00'$ и $148^{\circ}00'$ в.д. невелики – порядка $0,1-0,8^{\circ}\text{C}$, однако более существенны они для Притауйского района и глубоководной зоны зал. Шелихова – $0,1-2,1^{\circ}\text{C}$ (Фигуркин, 2006, рис. 3). Сравнение температурного режима придонных слоев в теплый 1997 и холодный 2000 в гидрологическом отношении годы показало, что в холодный (ледовитый) год придонные воды шельфа и материкового склона в летне-осенний период холоднее на $0,1-1,5^{\circ}\text{C}$, в среднем приблизительно на $0,5^{\circ}\text{C}$, чем в теплый (малоледовитый) год (Фигуркин, 2003). В весенний период эти различия еще меньше, составляя порядка $0,1-0,3^{\circ}\text{C}$.

Интенсивность зимнего выхолаживания Охотского моря, индикатором которой является ледовитость (доля покрытой льдом акватории моря в зимний период), вносит определяющий вклад в формирование термического режима придонных слоев воды не только на шельфе, но и на материковом склоне с изобатами 200–500 м (Фигуркин, 2006). Проведенная И.А. Жигаловым (2005) типизация лет по термическому режиму придонных вод, указывает на связь ледовитости и термики придонного слоя. Так, ряд лет (1998–2003), определенные как «нормальные» и «холодные», были годами высокой ледовитости, а «аномально теплый» 2004 г. – малоледовитым.

Циркуляция вод Охотского моря (0–200 м) в целом имеет циклонический характер (Леонов, 1960; Морошкин, 1964, 1966). Если рассматривать элементы структуры циркуляционного поля отдельно в зависимости от их пространственно-временных характеристик, то циркуляция Охотского моря представляет собой систему макро- и мезокруговоротов (Чернявский, 1981; Каменкович и др., 1987; Чернявский и др., 1993). Элементами макроциркуляционной си-

стемы являются широкие вдольбереговые течения с шириной горизонтального потока от 30–80 (Чернявский, 1981) до 100–120 миль (Лучин, 1987): Западно-Камчатское течение и его Северная ветвь, Пенжинское, Ямское, Северо-Охотское и Восточно-Сахалинское течения (рис. 11).

Макрокруговорот создают также Срединное течение и Северо-Охотское противотечение. Срединное течение образуется в результате расхождения потока Западно-Камчатского течения при натекании его на южную оконечность Северо-Охотской возвышенности. При этом одна ветвь – Срединное течение – пересекает море в направлении б. Кашеварова и о. Ионы, а другая – Северная ветвь – проникает в зал. Шелихова, преобразуясь в Пенжинское течение. Оно обгибает берега залива правой стороной и на выходе дает начало Ямскому течению, которое, в свою очередь, формирует Северо-Охотское течение. Причиной возникновения Северо-Охотского противотечения считают конфигурацию склона, прилегающего к Сахалинскому заливу и заставляющего Северо-Охотское течение двигаться в противоположном северо-восточном направлении, а также мощный вынос вод р. Амур.

Конфигурация Северо-Охотского противотечения определяется соотношением двух основных факторов: интенсивностью развития североохотского ядра холода и интенсивностью Северной ветви Западно-Камчатского течения (Фигуркин, 2003). Северо-Охотское противотечение проходит вдоль южной границы ядра холода и имеет значительную ширину. Его граница с ядром холода весной в малоледовитые (теплые) годы проходит существенно дальше к северу (над глубинами 150–200 м), чем в ледовитые (холодные) (150–300 м).

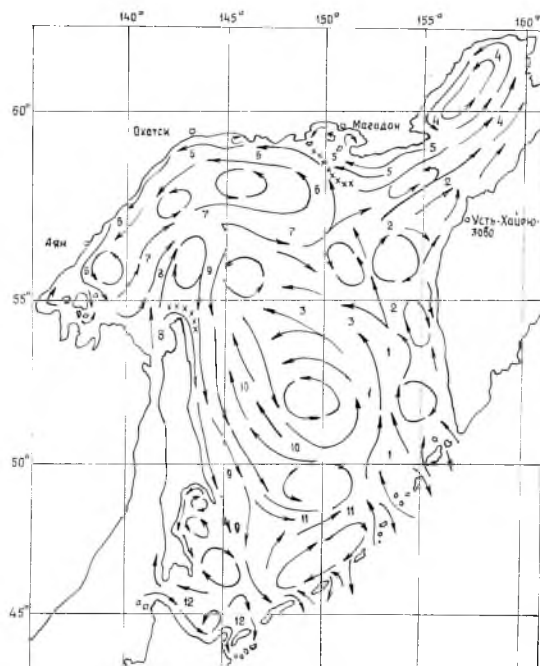


Рис. 11. Схема общей циркуляции вод деятельного слоя Охотского моря в теплый период года (Чернявский и др., 1993). Течения: 1 – Западно-Камчатское, 2 – Северная ветвь, 3 – Срединное, 4 – Пенжинское, 5 – Ямское, 6 – Северо-Охотское, 7 – Северо-Охотское противотечение, 8 – Амурское, 9 – Восточно-Сахалинское, 10 – Восточно-Сахалинское противотечение, 11 – Северо-Восточное, 12 – Соя

Весной в малоледовитые годы восточная граница Северо-Охотского противотечения располагается от 144°00' в.д. до 146°00' в.д., а в годы высокой ледовитости – восточнее 146°00' в.д. (Фигуркин, 2003). В летний период (август – сентябрь) в связи с сокращением площади ядра холода оно смещается к северу и западу по сравнению с весенней границей, или исчезает (Хен и др., 2002).

В пределах макроциркуляционной системы выделяется большое количество стационарных мезоциркуляций до 200 км в диаметре, формирующихся под влиянием рельефа дна, конфигурации берегов и противоположно направленных потоков (Чернявский, 1981). В северной части моря с учетом выраженности и устойчивости выделяются следующие круговороты: антициклонические – над впадиной ТИНРО и в районе о. Ионы; циклонические – над б. Кашеварова, Аянский, Охотский (к северо-западу от о. Ионы), Лисянский, в горле зал. Шелихова, в глубине зал. Шелихова, в районе разделения Западно-Камчатского течения на Срединное течение и Северную ветвь.

Исследованиями К.В. Морошкина (1964, 1966) и В.А. Лучина (1982) установлено, что принципиальный характер циркуляции моря с глубиной не меняется. Скорости рассчитанных придонных течений в северной части моря не превышают 5 см/с и только над впадиной ТИНРО они увеличиваются до 10 см/с (Лучин, 1998). На поверхности в северной части моря скорость течений колеблется от 2 см/с в центральной части до 30–45 см/с в Сахалинском заливе и проливе Лихачева в Тауйской губе (Морошкин, 1966). Над глубинами материкового склона в центральной части исследуемого района сильные течения в весенний и летний периоды отсутствуют и преобладают слабые разнонаправленные потоки (Фигуркин, 2003).

Основные причины образования зон высокой продуктивности в Охотском море – апвеллинги и береговой сток, восполняющие запас биогенных элементов в эвфотической зоне (Чернявский и др., 1981). Вот наиболее известные из апвеллингов, образованных по топографическим и динамическим причинам: Пенжинский, Ямский, Усть-Хайрюзовский – на северо-востоке, апвеллинг в зоне разделения Западно-Камчатского течения на две ветви – на востоке, Ионский, Аянский, Охотский и над банкой Кашеварова – на северо-западе моря. Количество апвеллингов в Охотском море достаточно велико. Береговые районы опреснения также создают предпосылки для создания продуктивных зон. Это Сахалинский залив, побережье у пос. Охотск, воды пролива Лихачева в Тауйской губе, район Усть-Хайрюзова. В результате контакта вод Ямского течения и периферийных вод Северо-Охотского противотечения в Притауйском районе формируется фронтальная зона, вытянутая дугой от Тауйской губы до входа в зал. Шелихова и являющаяся важнейшей промысловой акваторией (Чернявский, 1970б; Чернявский и др., 1981). Вследствие неравномерности скоростей и различий в структуре сходящихся вод, гидрологический фронт изгибается, образуя меандры. При некоторых условиях меандры отрываются от фронта и превращаются в замкнутые мезоциркуляции.

Множество мезоциркуляций в летне-осенний период отмечается между о-вами Спафарьева и Завьялова. Начало многим циркуляциям дают также сильные течения. Северо-Охотское течение при прохождении полуостровов, далеко выступающих мысов, т.е. в условиях особой конфигурации берегов, об-

разует по правую сторону от стрежня локальные антициклонические круговороты мезомасштабного порядка.

За счет конвергенции сильного течения с берегом поверхностные воды заглубляются, а придонные воды на некотором расстоянии от берега, соответственно, поднимаются. Вместе с воздействием приливо-отливных течений в прибрежье образуется зона активного перемешивания вод.

Зона активной гидродинамики тянется по материковому склону через все море от о. Ионы до впадины ТИНРО (Савилов, 1957, 1961; Безруков, 1960; Зенкевич, 1963; Кузнецов, 1980; Шунтов, 1985; Павлючков, 1987; Чернявский и др., 1993). Здесь, над полосой развития фауны обрастаний, располагается область усиленной вертикальной циркуляции воды и взмучивания осадков, которая возникает в результате встречи водных масс различной природы: собственно охотоморской водной массы с более теплыми и богатыми биогенными элементами водами тихоокеанского происхождения (Савилов, 1961). Положение стыка глубинных тихоокеанских и охотоморских вод выражено здесь достаточно резко и колеблется по сезонам (Ушаков, 1934). Летом в результате усиливающегося напора токов тихоокеанской воды линия этого стыка перемещается в более мелководную зону в северном направлении, а зимой отступает к югу в верхние горизонты батиаля. На северной периферии центральной части моря подъем глубинных вод преобладает над их опусканием (Морошкин, 1966).

Высокая динамичность вод Охотского моря хорошо соотносится с богатством биогенными элементами. Больше всего их содержится в глубинных тихоокеанских водах, и высокая биологическая продуктивность возникает там, где эффект подъема глубинных вод к поверхности моря достаточно выражен. Основным условием вегетации фитопланктона принято считать наличие достаточного количества биогенов: фосфатов – 14–64 мг/м³, силикатов – 250–940, нитратов – до 140, нитритов – 1,7–3,1 мг/м³ (Смирнова, 1959; Чернявский, 1970а). Кроме апвеллингов, вертикальное перемешивание происходит на акватории моря в период зимнего охлаждения и заглубления верхних слоев, оно усиливается при более низких температурах воздуха (Чернявский, 1970а). Вторым важным источником биогенов является вынос их с материка пресноводным стоком. В итоге высокие концентрации биогенов создаются в области шельфа, а также в районе о. Ионы и б. Кашеварова (Чернявский, 1970б). По богатству поднимаемых течениями биогенных элементов горло зал. Шелихова и сам залив относятся к одной из самых продуктивных зон Мирового океана (Бруевич и др., 1960). Как показали результаты новейших исследований, первичная продукция создается также за счет рециклинга биогенов (Аржанова, Зубаревич, 1997; Налетова и др., 1997).

Концентрация хлорофилла весной у кромки тающего льда достигает 10–14 мкг/л (Мордасова, Метревели, 1997). Летом количество хлорофилла в северо-восточном районе моря, у мыса Евреинова и в прилегающих зонах, на западнокамчатском и восточносахалинском шельфе, в районе б. Кашеварова превышало 1 мкг/л, что позволяет приравнять эти участки к самым высокопродуктивным зонам Мирового океана. Это определяет обилие последующих уровней трофической цепи в пелагиали.

2.4. ПЛАНКТОН

Фитопланктон развивается весной сразу после схода ледового покрова и ему благоприятствуют таяние льда, высокий уровень речного стока и проникновение солнечного света и тепла в водную толщу (Михайлов, 1990).

В северной части моря наблюдается только один максимум в развитии фитопланктона – весенне-летнее цветение, что указывает на весьма суровый температурный режим (Ушаков, 1953; Зенкевич, 1963; Волков, Ефимкин, 2002). Здесь обнаружено более 200 видов и разновидностей микроскопических водорослей, среди которых абсолютное господство принадлежит диатомеям – 95% (Михайлов, 1990). Зоны высокой биомассы фитопланктона хорошо согласуются с особенностями циркуляции вод Охотского моря и содержанием биогенов в поверхностных слоях. По богатству фитопланктоном и влиянию на все последующие трофические уровни экосистемы северной половины моря особенно выделяются воды Притауйского района от Тауйской губы до зал. Шелихова. Средний уровень биомассы фитопланктона в июне-июле на входе в залив Шелихова составляет 1 500 (Смирнова, 1959), в глубине его – более 5 000 мг/м³ (Микулич, 1960; Котляр, 1965), а на отдельных станциях – до 13 000 мг/м³ (Котляр, 1971). По данным 1980-х гг., средняя биомасса фитопланктона Охотского моря весной составила в прибрежье 902, в надшельфовом сообществе – 849, в открытых водах – 915, в районе б. Кашеварова – 16 800, между шантарским и ионским районами – 21 640 мг/м³ (Горбатенко, 1997). В июле-августе развитие фитопланктона начинает затухать. Однако в районах интенсивного речного сброса вод его высокие биомассы (500 мг/м³ и более) могут встречаться вплоть до октября (Смирнова, 1959). Более продолжительный вегетационный период в отдельные годы также связывают с аномальной высокой динамикой вод и наличием многочисленных высокоградиентных зон (Шунтов, 1994; Шунтов и др., 1994). Так, новый подток биогенов в слой фотосинтеза вызвал в августе 1993 г. увеличение биомассы фитопланктона до 5 000-10 000 мг/м³.

За вспышкой численности фитопланктона следует пик развития зоопланктона, поэтому распределение зоо- и фитопланктона характеризуется сходством. В зоопланктоне преобладают холодолюбивые и неритические виды (Лубны-Герцык, 1959; Котляр, 1971; Кун, 1975; Волков, Ефимкин, 2002). В летний период (август) его биомассы в северо-восточной части моря, как правило, более 1 000 мг/м³, достигают на некоторых станциях 5 000 (Котляр, 1965) и 10 000 мг/м³ (Лубны-Герцык, 1959; Котляр, 1970). Высокие концентрации зоопланктона здесь во многом определяются относительной узостью оптимального для обитания слоя водной толщи, по сравнению с другими частями моря.

Существенна также роль антициклонических циркуляций в механическом накоплении зоопланктона, привлекающего рыб многих промысловых видов в период нагула (Чернявский, 1970а).

Вследствие большой биомассы продукции фитопланктона, превышающей возможности потребления ее зоопланктоном, микроводоросли отмирают и оседают на дно. Значительная роль в накоплении органического углерода на дне принадлежит и зоопланктону. Вследствие такой несбалансированности в планктонном сообществе, суровых климатических условий севера Охотского моря, темпы биогенного осадконакопления в северной части Охотского моря чрезвычайно высоки (Безруков, 1955).

Особенности седиментогенеза (количество органики, динамика вод) определяют развитие всех фаунистических трофических группировок бентоса.

2.5. БЕНТОС

Донная фауна шельфа и материкового склона насчитывает более 600 видов животных (Павлючков, 1987). Особенно высокие показатели общей биомассы бентоса приходится на прибрежное мелководье до глубины 60 м, где преобладающим типом донных осадков являются валунно-галечные и галечно-гравийные грунты. Максимальная величина биомассы бентоса у п-ова Кони составляет 3 000 (Савилов, 1961), у п-ова Пьягина – 3 500, в районе Шантарских о-вов – 1 700 г/м² (Павлючков, 1987). Сильные прибрежные течения, несущие большое количество сестона и обогащенные кислородом, создают благоприятные условия для развития фауны обрастаний (неподвижных сестонофагов), среди которой доминируют губки, баянусы, гидроиды, гидрокораллы, мшанки. В горле зал. Шелихова эта фауна распространяется до глубины 370 м (Савилов, 1961).

С увеличением глубины валунно-галечные грунты сменяются песчаными и биомасса бентоса в отдельных районах значительно понижается (до 33 г/м² (Павлючков, 1987). На больших глубинах скорость течений меньше и преобладающим типом донных осадков становятся крупные алевриты, на которых значительное развитие получают фильтраторы: *Bivalvia* – *Ciliatocardium ciliatum*, *C. californiense*, *Chlamis* sp., *Serripes groenlandicus*, *Venericardia* sp., *Liocyma fluctuosa*, *Astarte* sp. (до 201 г/м²) (Павлючков, 1987). Однако в некоторых случаях большое развитие получают иглокожие, в частности, морской еж (*Strongylocent rotus droebachiensis*) у п-ова Кони (до 1 000 г/м²). Отмечены высокие плотности фильтраторов *Bivalvia* и в Тауйской губе (120 экз./м², 829 г/м² (Савилов, 1961)). Широкое распространение на глубинах 100–140 м от п-ова Кони до п-ова Лисянского имеет мелкая *L. fluctuosa* (Савилов, 1957). Особые условия Притауйского района, где проходит гидрологический фронт, – значительно ослабленное, по сравнению с горлом зал. Шелихова, течение, высокое содержание кислорода – позволяют моллюскам-фильтраторам опускаться до глубин более 200 м в область развития глинистых диатомовых илов, сохраняя высокую численность. Так, плотность *L. fluctuosa* здесь составляла 138 экз./м² (Савилов, 1957). В других районах на тех же глубинах происходит заиление грунта, снижение аэрации придонных слоев, и этот моллюск исчезает.

Однако в средних и нижних горизонтах сублиторали, где скорость течений значительно снижается и осадконакопление начинает превалировать над процессами переноса органики, возрастает биомасса собирающих детрит форм. Это наиболее распространенная и обильная группа донных животных в Охотском море. Обильный детрит, отлагающийся на обширном пространстве шельфов и склонов, покрытых преимущественно мягкими грунтами (алевритово-глинистыми илами), способствует процветанию этой группы животных. Среди крупных двустворок (7–10 см) отмечены *Macoma calcarata*, *Megayoldia thraciaeformis*, *Yoldia limatula*, *Nuculana permula* с общей численностью до 570 экз./м² (Савилов, 1957). Эти моллюски занимают значительные площади мелководья северной части Охотского моря. В нижней

части шельфа и на материковом склоне, в зависимости от глубины, условий аэрации и осадконакопления, преобладающее развитие получают то мелкие *Bivalvia*, то офиуры, то полихеты, в том числе заглатывающие грунт (Савилов, 1961; Кузнецов, 1980). Иногда руководящей формой становятся голотурии, реже – эхиуриды с сипункулидами (Федоров, 1997). Такое разнообразие собирающих детрит форм хорошо соотносится с большой площадью района с ослабленной динамикой придонных вод и с различными условиями обитания в его пределах. Последнее обстоятельство позволяет выделять в бентосном населении Охотского моря до 41 биоценоза (Кузнецов, 1980; Павлючков, 1987).

С увеличением глубины в пределах шельфа и, особенно материкового склона, а также в направлении от зал. Шелихова до западной части моря, биомасса и видовое разнообразие бентоса резко уменьшаются. Наибольшее разнообразие видов и руководящих форм, а также его высокие биомассы отмечены в Притауйском районе, отличающемся высокой динамикой вод. Средняя биомасса бентоса здесь (518 г/м², Павлючков, 1982) в 1,5 раза выше, чем в среднем для всего североохотоморского шельфа (360 г/м², Кобликов и др., 1990).

Основную роль в формировании общей биомассы бентоса играют высококалорийные объекты: моллюски (88% из них относятся к *Bivalvia*), составляющие 26,1% от общей биомассы бентоса, иглокожие – 22,4% и полихеты – 10,4% (Павлючков, 1987).

Из всего вышеуказанного следует подчеркнуть, что большую часть местообитания краба-стригуна опилио занимает широкий и ровный шельф, который не только расширяет пространство для нагула, но и способствует образованию большой зоны осадконакопления. Обильный детрит, отлагающийся на обширном пространстве шельфа и материкового склона, покрытых преимущественно мягкими грунтами (алевритово-глинистыми илами), способствует процветанию собирающих детрит форм бентоса – моллюсков, иглокожих и полихет, составляющих в сумме около 60% от общей биомассы бентоса и являющихся основными кормовыми объектами краба-стригуна опилио.

Рельеф дна и динамика вод севера Охотского моря способствуют образованию многочисленных апвеллингов и соответствующих им зон высокой продуктивности, где интенсивное развитие получают организмы всех трофических уровней. Многочисленные неровности дна в виде локальных понижений, желоба, каньоны, впадины, образованные изгибами изобат на краю шельфа и материковом склоне, стали предпочтительными местами обитания краба-стригуна опилио.

На температурный режим вод шельфа большое влияние оказывает североохотоморское ядро холода. Жизнедеятельность краба опилио связана с охотоморской и промежуточной водными массами. Участки дна с температурами от –1,8 до +2,0°С занимают значительные площади района исследований, что определяет широкое распространение краба в северном охотоморье. Температура воды на поверхности моря, где проходит развитие личинок, находится в пределах от 2° до 17°С.

Большая часть популяции краба-стригуна опилио обитает в зоне действия крупномасштабной циркуляции, которую образуют Северо-Охотское течение и его противотечение. Данная система течений вместе с мезоциркуляциями Притауйского фронта позволяет личинкам надежно удерживаться в пределах североохотоморского шельфа.

ГЛАВА 3. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ КРАБА-СТРИГУНА ОПИЛИО

Материал, собранный в процессе работы, дает представление, в первую очередь, об особенностях распределения краба-стригуна опилио, а также о различных размерных и весовых характеристиках отдельных особей. Однако многие особенности его биологии остались при этом недоступны для исследования или труднообъяснимы, а онтогенетический цикл незамкнут. Чтобы понять процессы, происходящие в популяции краба-стригуна, было проведено литературное исследование, с целью дополнить недостающие сведения об этом виде краба.

Краб-стригун *C. opilio* – один из самых массовых и широко распространенных видов крабов на Дальнем Востоке. Встречается во всех его морях, а также в Чукотском море и море Бофорта и в северо-западной части Атлантического океана (Rathbun, 1925; Макаров, 1941; Виноградов, 1950; Ушаков, 1952; Слизкин, 1974, 1998; MacGinitie, 1955), а также в Баренцевом море (Кузьмин и др., 1998; Кузьмин, 2001; Павлов, 2006) и море Лаптевых (Петряшов и др., 1993). В Японском море краб-стригун опилио распространен до Корейского пролива: по Т. Огата (Ogata, 1973) его промысел проводился к северу от 35°10' с.ш. Л.Г. Виноградов (1950) указывал на встречаемость краба еще южнее – до Нагасаки, т.е. до 33° с.ш. Вдоль североамериканского побережья краб распространен к югу до п-ова Аляска, встречаясь только в Беринговом море (Jadamec et al., 1999). Известен от Чукотского моря до мыса Перри в заливе Амундсена моря Бофорта (MacGinitie, 1955; Squires, 1969). Граница обитания его в Атлантике проходит от побережья Лабрадора и Гренландии на севере до зал. Мэн на юге (Squires, 1990). Л.Г. Виноградов (1941) упоминает о встречаемости этого вида у берегов Чили, однако документального подтверждения этого факта в этой и последующих работах (Виноградов, 1947, 1950) нет, также нет таких сведений и в иностранной литературе. Популяция краба-стригуна в северной части Охотского моря – самая крупная в водах Дальнего Востока, в тихоокеанском регионе она уступает по численности лишь популяции, обитающей в восточной части Берингова моря.

М. Рэтбан (Rathbun, 1924, 1925) выделяет два подвида: *C. opilio elongatus* Rathbun, 1924 и *C. opilio opilio* (O. Fabricius, 1788), причем первый обитает в Японском море, а второй – в остальных частях ареала. Л.Г. Виноградов (1947, 1950) оставил без изменения принятое разделение, хотя и считал признаки, по которым различались эти подвиды, неудачными и указывал на необходимость более серьезного биометрического анализа. С точки зрения Сквайрса (Squires, 1990), *C. opilio* распространен в Северной Атлантике, а в Северной Пацифике обитает его вид-двойник – *C. elongatus*. В.И. Соколов (2001), сравнивая собственные данные, собранные из разных участков дальневосточных морей, с данными М. Рэтбан (Rathbun, 1924, 1925), пришел к выводу об отсутствии достаточных оснований для выделения подвида *C. elongatus* в Северной Пацифике. А.Г. Слизкин с соавторами (2001), проведя морфометрическую работу и используя методы многомерного анализа, пришли к выводу, что выделение подвида *C. elongatus* не лишено оснований.

По классификации, предложенной Я.А. Бирштейном и Л.Г. Виноградовым (1953) для биогеографической характеристики видов, краб-стригун опилио был отнесен к низкоарктической тихоокеанско-гляциальной фауне (Слизкин, 1982). Однако позже, с учетом более полных сведений о распространении, он

был охарактеризован как низкоарктический бореальный вид (Слизкин, 1983; Слизкин, Сафронов, 2000).

Краб-стригун обитает на грунтах различного типа – от валунных и галечных до глинистых илов. Однако чаще всего он встречается на тонкозернистых грунтах – илах и илистых песках (Первеева, 2003), особенно его молодь (Слизкин, 1974). Локализацию молоди краба опилио отмечают в зоне стационарных круговоротов при отрицательной температуре у дна (Слизкин, 1974, 1982). Такие условия часто создаются, когда холодный промежуточный слой соприкасается с дном в зоне шельфа. Молодь размером 3–14 мм также предпочитает песчаные склоны на глубине 25–30 м, часто образует густонаселенные биотопы при плотности около 100 экз./м², скрываясь среди фрагментов морских водорослей, накопленных во впадинах или собранных в виде полос (Lovrich et al., 1995). Плотность молоди крабов размером более 70 мм по ширине карапакса существенно выше была на илистых грунтах с включением грубообломочного материала («mudandrock»), чем на однородных илистых (Dawe et al., 1988).

Молодь и взрослые особи краба-стригуна обитают при температуре от –1,8° до 7,2°С (Слизкин, 1982; Первеева, 1999). Толерантность в отношении низких температур позволила виду проникнуть далеко на север и расселиться у арктического побережья Чукотки, США и Канады. Верхняя предельная температура обитания вида, которая часто приводится в литературе, составляет около +7°С. Объясняется это тем, что именно при этой температуре затраты энергии на метаболические процессы начинают превышать энергию, поступающую с пищей (Foyle et al., 1989), поэтому крабы избегают такие биотопы. Однако известны редкие случаи поимок краба-стригуна на мелководье летом при температуре 9–10°С (Слизкин, 1982; Первеева, 2003; Powles, 1966).

Оптимальная температура у дна в летний период по разным районам Японского, Охотского и Берингова морей, когда наблюдались наибольшие концентрации краба опилио, колебалась для половозрелых крабов от –1,4 до 1,9°С, неполовозрелых – от –1,7° до 1,3°С (Слизкин, 1982; Первеева, 1999). В зал. Святого Лаврентия в Северной Атлантике краб образует плотные скопления при температуре от –1,5° до 2,0°С (Powles, 1968).

Будучи широко эврибатным видом, краб-стригун опилио способен обитать в прибрежной зоне на глубине 4 м (Sainte-Marie, Hazel, 1992) и опускаться по материковому склону на глубины до 690 м (Первеева, 2005). В каждом участке видового ареала краб-стригун занимает участки определенного батиметрического диапазона, которые зависят от характеристик водной массы. Как правило, это водные массы местного происхождения, сформированные в процессе зимнего охлаждения. Так, в южной части Японского моря распространение краба опилио определяют холодные глубинные япономорские водные массы, область влияния которых охватывает глубины примерно от 200 до 3 000 м (Радзиховская, 1961). По этой причине молодь и взрослые особи краба здесь чаще встречаются на наибольших глубинах – до 200–400 м (Слизкин, 1982; Кон, 1969; Ogata, 1973). В Охотском море концентрации краба-стригуна приурочены, в соответствии с терминологией К.В. Морошкина (1966), к зоне соприкосновения с дном собственно охотоморской, а также смежной с ней промежуточной водных масс (Слизкин, Мясоедов, 1979; Первеева, 1999; Долженков, Жигалов, 2001). Поэтому в этой части ареала плотные концентрации краба расположены на глубинах 43–400 м у восточного побережья о. Сахалин и 50–200 м у Западной Камчатки. Наименьшие глубины обитания молоди и взрослых крабов характерны для зал. Святого Лаврентия у

восточного побережья Канады – от 4 до 230 м (Sainte-Marie, Hazel, 1992; Conan et al., 1996).

Личинки краба ведут планктонный образ жизни. Выклюнувшись из яиц, они поднимаются в верхние слои, где поверхностными течениями распространяются по акватории моря. Сроки выклева личинок и появления их в планктоне имеют региональные отличия. У западного побережья о. Хонсю в Японском море выклев личинок происходит с января по апрель, наиболее интенсивно – в феврале-марте (Ogata, 1973). О сроках массового выклева судят по присутствию в планктоне личинок ранней стадии (зоа I). В этом отношении Т. Огата сообщает, что наибольшее количество личинок в этой стадии отбиралось в марте. В отдельные годы они преобладали в апреле (Yosho et al., 1996). По свидетельству Х. Курата (Kurata, 1963) у о. Хоккайдо со стороны Японского моря они в значительном количестве появлялись с февраля, а со стороны Охотского моря – с мая. У западного побережья о. Сахалин наибольшей численности зоа I достигали в мае (Первеева, 1999, 2003), в водах Западной Камчатки – в июне (Макаров, 1966). Эти примеры хорошо иллюстрируют зависимость сроков выклева личинок от географического положения популяций: в южных частях видовой ареала выклев личинок происходит раньше, чем в северных.

Сигналом к выпуску личинок самками являются метаболиты отмерших клеток фитопланктона, опустившихся на дно в период его массового весеннего цветения (Starr et al., 1994). Задержка появления личинок в планктоне после пика содержания фитопланктона составляет 2–3 недели. За это время в зоопланктоне высокой численности достигают науплии копепод, массовое развитие которых зависит от фитопланктона, являющегося кормовой базой науплий, и следует за его пиком. Появившись в планктоне, личинки краба-стригуна опилию начинают питаться науплиями копепод. Способность личинок потреблять таких мелких планктеров подтверждается опытами по выращиванию крабов-стригунов, в которых их пищевыми объектами были коловратки и рачки артемии (Ogata, 1973).

В своем развитии личинка проходит стадию презоа, две стадии зоа (зоа I и II) и одну декаподитную стадию (мегалоп) (Kurata, 1963; Watson, 1969; Motoh, 1973, 1982; Lanteigne, 1985). Личинки после выклева принимают форму презоа, период существования которой равен 5–60 минутам согласно опытам по искусственному выращиванию краба (Ogata, 1973). Затем наступает стадия зоа I, и личинки всплывают в верхние и средние слои водной толщи. Продолжительность каждой из стадий зоа I и II – немного меньше одного месяца, что в целом подтверждается полевыми наблюдениями. Стадия мегалопы многочисленна в апреле–июне и может затягиваться до 7 месяцев, так как период ее существования длится с апреля по октябрь (Ogata, 1973). Октябрь считается первым месяцем, когда мегалопы опускается на дно и превращается в малька – краба первой возрастной стадии («instar I») (Ogata, 1973; Sainte-Marie et al., 1995). По другим данным, это происходит в начале сентября (Conan et al., 1996). Продолжительность планктонной стадии зависит от температуры (Милейковский, 1970; Кон, 1970), и в зал. Шалер (район зал. Святого Лаврентия, Северная Атлантика) оценивается в 3–5 месяцев при температуре поверхностных вод 8–12°C (Lanteigne, 1985). По представленным Т. Огата (1973) данным и с учетом неопределенности продолжительности стадии мегалопы, в Японском море личинки пребывают в планктоне до 9 месяцев при температуре 9–12°C, по другим данным – от 5–7 до 8 месяцев (Fukataki, 1969; Ito, 1970). В лабораторных условиях выращивания

на развитие от презоза до первой бентосной стадии при температуре 10–11°C требуется 76–78 дней (Kon, 1970).

Малек всеми внешними чертами напоминает взрослого краба. По материалам Б. Сент-Мари с соавторами (Sainte-Marie et al., 1995), его размер в этот период составляет около 3,2 мм (под размером везде подразумевается только ширина карапакса). Половые различия возникают при размере мальков более 6 мм. Путем наблюдений за изменениями в размерном составе краба в течение года по серии траловых съемок, а также благодаря проведению учета прироста крабов в процессе линьки в лабораторных условиях и природе, было установлено, что по достижении 20 мм и возраста 28 месяцев после перехода к донному образу жизни (шестой возрастной стадии, сокращенно «VI BC») краб линяет каждые полгода, затем межлиночный период увеличивается до одного года (табл. 3). У более крупных самцов межлиночный период растягивается до 2–3 лет (Comeau et al., 1991). В возрасте 9 лет самцы достигают ширины карапакса 97 мм, близкой к промысловому размеру (Sainte-Marie et al., 1995).

Подобные результаты с поразительной точностью были получены группой японских ученых (Ogata, 1973). Вследствие плохой облавливаемости крабов стадии I–VI BC донными тралами, для определения размеров и встречаемости этой стадии краба изучались желудки бородавчатой бельдюги. Было установлено, что до X BC (по достижении размера 66 мм) у самцов и самок почти нет разницы в размерах. У самцов и самок размер 66 мм был определен как размер наступления половозрелости. Самки, кроме того, могли созреть также к стадиям XI или XII BC. Сведения о размерах, возрастных стадиях и возрасте самок приводятся в отдельной работе (Alunno-Bruscia, Sainte-Marie, 1998).

Согласно обобщенным зарубежным данным, прирост за линьку для самцов размером 70–90 мм составляет 16–20 мм, а для самцов более 90 мм – 10–15 мм (McBride, 1982; Moriyasu, Mallet, 1986; Taylor, Hoenig, 1990; Hoenig et al., 1994). Однако колебания этого прироста в каждом размерном диапазоне весьма велики. Так, у самцов размером 65–75 мм после линьки ширина карапакса увеличивалась на 12–23 мм. Наибольший прирост за линьку у отдельных особей демонстрируют данные Д.Тейлора – 34 мм для самца размером 97 мм (Taylor, 1982). Размер краба и количество линек, которые он претерпел, связаны достаточно жестко, что позволяет широко пользоваться понятием «возрастная стадия» вместо «возраста» (Ogata, 1973; Sainte-Marie et al., 1995).

Таблица 3

**Средняя ширина карапакса (ШК) и возраст самцов *C. orilio*
из залива Святой Маргариты (зал. Святого Лаврентия, Северная Атлантика)
(по Sainte-Marie et al., 1995)**

Возрастная стадия (номер линьки)	Средняя ШК _{набл.} , мм	Стандартное отклонение $\sigma_{набл.}$, мм	Средняя ШК _{расчет.} , мм	Прирост % _{расчет.}	Возраст после линьки
I	3,19	0,25	3,19	–	–
II	4,63	0,29	5,12	60,5	5–7 месяцев
III	6,60	0,38	7,65	49,4	12 месяцев
IV	9,66	0,64	10,97	43,4	17 месяцев
V	14,10	0,92	15,32	39,7	22 месяца
VI	19,96	1,33	21,02	37,2	28 мес.(2,3 года)

Возрастная стадия (номер линьки)	Средняя ШК _{набл.} , мм	Стандартное отклонение $\sigma_{набл.}$, мм	Средняя ШК _{расчет.} , мм	Прирост % _{расчет.}	Возраст после линьки
VII	26,88	1,90	28,48	35,5	3,3 года
VIII	34,47*	2,71*	38,25	34,3	4,3 года
IX	–	–	50,73	32,6	5,7 года
X	–	–	64,53	27,2	6,7 года
XI	–	–	79,79	23,6	7,7 года
XII	–	–	96,67	21,2	8,7 года
XIII	–	–	115,34	19,3	9,7 года
XIV	–	–	135,99	17,9	10,7 года

Примечание. Величины средней ширины карапакса и стандартного отклонения (ШК_{набл.} и $\sigma_{набл.}$) получены из анализа частотного распределения размеров, по данным полевых исследований. Расчетные величины (ШК_{расчет.} и %_{расчет.}) были получены из уравнений для неполовозрелых и морфометрически незрелых самцов при использовании начального значения ширины карапакса, равного 3,19 мм. Звездочкой (*) помечены недостаточно достоверные величины по причине небольшого объема проб.

Самки, достигнув половозрелости, перестают линять, и поэтому их рост прекращается (Yoshida, 1941). Последнюю линьку самок называют линькой созревания или терминальной линькой. Она была выявлена также у самок других родов сем. Majidae, к которому принадлежит *C. opilio* (Kato et al., 1956; Ito, 1963; Hartnoll, 1969). Примером широкой вариабельности возраста наступления половозрелости и его зависимости от температурных условий является достижение половозрелыми самками из Анадырского залива Берингова моря минимального размера, составившего 25 мм (Исупов, 1999). Самки из залива Святого Лаврентия (Северная Атлантика) иногда становятся половозрелыми при размере 39,6 мм (Alunno-Bruscia, Sainte-Marie, 1998). Максимальный размер половозрелой самки 117 мм известен для северной части Японского моря (Первеева, 2002a).

Различают четыре типа самок краба опилио: 1) неполовозрелые («immature»), 2) особи в состоянии перед линькой половозрелости («pubescent»), 3) половозрелые, отложившие первую кладку икры («primiparous»), 4) половозрелые со второй, третьей и т.д. кладкой («multiparous»).

У самок половое созревание легко определяют по широкому абдомену, формирующему выводковую камеру. У самцов для установления половозрелости необходимо вскрыть внутреннюю полость головогруды и осмотреть семяпроводы (vasa deferentia), или «придатки» (Сапелкин, Федосеев, 1981). Если в них есть сперматофоры, то краб считается физиологически зрелым.

У *C. opilio* из Японского моря сперматозоиды в семенниках обнаружены при ширине карапакса (ШК) 45–50 мм, а физиологическая зрелость (т.е. наличие сперматофоров) наступает при достижении ШК 60 мм (Федосеев, Слизкин, 1988). Для стригуна из зал. Святого Лаврентия Д. Уотсон (Watson, 1970a), основываясь на морфологических признаках семенников (testes) и придатков (vasa deferentia), а также присутствии зрелых половых продуктов, определил минимальные размеры наступления половозрелости у самцов и достижения ими 50% уровня зрелости, которые составили, соответственно, 51 и 57 мм. Однако эти

величины следует признавать завышенными, так как мелких самцов в небольшом количестве Уотсон брал из уловов трала, а крупных, представлявших основную массу анализируемой пробы (N=133) – из промысловых ловушек, что для такого анализа недопустимо (Hoenig, Dawe, 1991). Недавние исследования в этом районе с привлечением объемного материала из траловых уловов (N=25 823) показали, что сперматофоры могут встречаться у самцов еще меньшего размера – 37,0 мм, а 50% самцов достигали половозрелости при размере 38,5 мм (Sainte-Marie et al., 1995). Таким образом, можно утверждать, что в целом половозрелость у самцов и самок наступает при одних и тех же или очень сходных размерах.

В то время как самки по достижении половозрелости перестают линять и прекращают рост, самцы продолжают расти, значительно превосходя самок по размерам. Однако до тех пор, пока после некоторого периода роста у самцов не увеличится значительно размер клешни по отношению к размеру карапакса, они не способны реально участвовать в размножении – спариваться и оплодотворять самок (Conan, Comeau, 1986). Предполагается, что крупная клешня («large claw») позволяет самцам надежнее схватывать и продолжительное время удерживать самок при спаривании, чем маленькая («small claw»). С появлением определения «широкопалых» самцов (термин введен после его перевода на русский язык по Б.Г. Иванову и В.И. Соколову (1997) связано понятие их «морфометрической» или «функциональной» зрелости. Морфометрически незрелые, или «узкопалые» (по терминологии тех же авторов) самцы, по мнению Ж. Конана и М. Комо (1986), в размножении играют незначительную роль, в аквариумах обычно прячутся среди камней и не реагируют на самок. Замечено также, что в природе около 80% особей менее 100 мм (предположительно узкопалые самцы) предпочитают закапываться в грунт, в отличие от крупных широкопалых самцов (Conan, Maupard, 1987). Будучи в непосредственной близости от приманки, расположенной внутри промысловых ловушек, широкопалые самцы, видимо, подавляют своим присутствием узкопалых, в результате чего даже при преобладании узкопалых самцов в ловушки удается проникнуть лишь немногим из них (Hoenig, Dawe, 1991).

Достижение самцами морфометрической зрелости, кроме преимущества при спаривании с самками, означает также прекращение роста посредством линек (O'Halloran, 1985; Conan, Comeau, 1986). Терминальная линька проходит у крабов при размере от 40 до 120 мм и более. Явление терминальной линьки самцов после некоторой дискуссии (Conan et al., 1988; Donaldson, Johnson, 1988; Dawe et al., 1991) нашло поддержку и положило начало более глубоким и результативным исследованиям (Yamasaki, Kuwahara, 1991; Sainte-Marie et al., 1995; Otto, 1998). В рамках новой парадигмы – существование терминальной линьки самцов – исследования в СССР/России начали проводиться с большим опозданием. Первая статья по этой теме, появившаяся в 1997 г., была посвящена крабу-стригуну опилию Охотского и Берингова морей (Иванов, Соколов, 1997). В настоящее время имеется уже ряд работ, посвященных этому вопросу (Соколов, 2001; Михайлов и др., 2003; Карасёв, 2004; Переева, 2005, 2006; Слизкин, 2008). В дальнейших исследованиях было убедительно показано, что не следует недооценивать роль в размножении мелких (размером от 40 до 95 мм) широкопалых и узкопалых самцов (Ennis et al., 1988; Moriyasu, Conan,

1988; Sainte-Marie, Lovrich, 1994; Sainte-Marie et al., 1996), которые в условиях отсутствия конкуренции с крупными широкопальными крабами способны спариваться с самками и давать жизнеспособное потомство (Sainte-Marie, Carriere, 1995). По этой причине была изменена терминология. Термин «неполовозрелые» («immature») был оставлен, введен новый – «самцы-подростки» («adolescent») – вместо «ювенильные» («juvenile»), обозначающий физиологически созревших самцов с маленькой клешней. Термин «морфометрически зрелые самцы» заменен на «взрослые самцы» («adult») (Sainte-Marie et al., 1995).

Используемые в данной и последующих главах термины, такие как «широкопальный», «морфометрически зрелый», «функционально зрелый», «взрослый», «претерпевший терминальную линьку», «терминальный», являются синонимами одного и того же состояния самцов краба-стригуна. Аналогично связаны между собой по смыслу термины «узкопальный», «морфометрически незрелый», «функционально незрелый».

Спаривание самцов с самками происходит с февраля по начало мая. В Японском море в уловах драги крепко сцепленные особи встречались в феврале–апреле (Kato et al., 1956). В зал. Петра Великого также был отмечен продолжительный характер спариваний – с марта по май, который определялся по убыли сперматофоров в семенных канальцах (Федосеев, Слизкин, 1988). В заливе Аляска самцы и самки другого шельфового вида *C. bairdi* в спаренном состоянии отлавливались аквалангистами в период с февраля по начало мая (Watson, 1972; Sainte-Marie, Hazel, 1992). Сложности изучения этого периода в жизни крабов состояли в том, что большая часть акваторий еще покрыта льдом, промысел невозможен, и это обстоятельство может рассматриваться как естественный фактор сохранения наилучших условий при спаривании (Watson, 1972). Именно в этот период у самцов наблюдалась наибольшая масса свежего эякулята, в последующие месяцы происходило его достоверное уменьшение (Sainte-Marie, 1993).

Несмотря на ярко выраженный весенний характер сезона спаривания, сперматозоиды у самцов вырабатываются в течение круглого года. Этому способствуют волнообразный ход развития сперматогенного эпителия по длине семенника и небольшая продолжительность сперматогенеза. Полный цикл развития половой клетки проходит за 84 дня (Федосеев, 1988).

В последние годы в сперматофорах самцов находят не только сперматозоиды, но и сперматиды, клетки с незавершенным развитием. Процесс их дальнейшего развития может идти в сперматеках самки, что существенно увеличивает продолжительность использования спермы (Sainte-Marie, Carriere, 1995; Sainte-Marie, Sainte-Marie, 1998, 1999a, 1999b; Urbani et al., 1998; Sainte-Marie et al., 2000).

Самцы и самки приблизительно одного и того же размера редко спариваются. Как правило, самки образуют пару с самцами гораздо крупнее самих себя (Kato et al., 1956). При первом спаривании у самок проходит линька созревания, при которой самец оказывает помощь (Watson, 1972; Sainte-Marie, Hazel, 1992). Самец, удерживая самку клешнями, с помощью пары брюшных ножек, превращенных в копулятивные органы, вводит семенную массу, состоящую из сперматофоров, в два семяприемника самки, расположенные в нижней части головогрудного отдела. В течение последующего времени (от не-

скольких часов до нескольких дней) самка откладывает уже оплодотворенную икру на брюшные ножки (Watson, 1970a, 1972; Paul et al., 1983). У восточного побережья Канады линька созревания у самок проходит с февраля по апрель (Sainte-Marie, Hazel, 1992; Sainte-Marie, 1993), а в Японском море – с августа по октябрь (Ogata, 1973).

Для того чтобы дать потомство во второй раз, самке необязательно повторно спариваться. Обычно спермы от первого спаривания хватает на новую партию икры (Watson, 1970a; Sainte-Marie, Carriere, 1995). Тем не менее, самцы многократно спариваются с самками, имеющими наружную икру. При некоторых обстоятельствах сперма может сохранять жизнеспособность до 4 лет, что позволяет самке давать предположительно 2–3 помета (Kobayashi, 1983). Результаты гистологического анализа содержимого сперматеки позволили Б. Сант-Мари и Г. Сант-Мари (Sainte-Marie, Sainte-Marie, 1999b) сделать предположение о возможности длительного хранения спермы, обеспечивающей оплодотворение яиц на весь репродуктивный период самки (5–6 лет).

В парах с впервые созревающими самками самцы менее крупные, чем в парах с уже участвовавшими ранее в размножении самками (Somerton, 1982; Sainte-Marie, Hazel, 1992). В случае недостатка крупных самцов, который может произойти, например, при интенсивном промысле в местах спаривания или на смежных с ними акваториях, использование самками старой спермы ведет к успешному повторному вымету икры. Однако в этом случае пары все-таки образуются – с мелкоразмерными широкопалыми крабами («пигмеями» – так их называют рыбаки) или самцами-подростками (Ennis et al., 1988; Moriyasu, Conan, 1988; Sainte-Marie, Lovrich, 1994). Определяющую роль при спаривании играет выделение самками феромонов (Bouchard et al., 1996).

Самки из залива Святого Лаврентия вынашивают кладку в течение двух лет в зависимости от температурных условий (Sainte-Marie, 1993; Alunno-Bruscia, Sainte-Marie, 1998). Однако с учетом имевшихся единичных работ (Powles, 1968; Watson, 1969; Elner, Gass, 1984), допускалось существование однолетнего репродуктивного цикла в некоторых районах с более теплым гидрологическим режимом. В литературе существовала также идея о 18-месячном цикле для впервые участвующих в размножении самок и 12-месячном – для самок, откладывающих икру во второй и последующие разы (Adams, 1979; Elner, Beninger, 1992), но в целом оставалась идея однолетнего цикла. Б. Сант-Мари считает, что на эту точку зрения оказали влияние ранние работы японских ученых (Ito, 1963, 1967; Kon, Nanba, 1968; Kon, Honma, 1970). Однако в последние годы и в этом регионе, в юго-западной части Охотского моря, появились данные о существовании двухлетнего цикла (Kanno, 1987). В лабораторных условиях переход особей с 1- на 2-летний цикл происходил при снижении температуры содержания с 3° до 0–1,5°С (Sainte-Marie et al., 2001). В начале инкубационного периода икра имеет оранжевый цвет, затем по мере развития эмбриона, он меняется на темно-оранжевый и далее на коричневый. Глазки у эмбрионов появляются после 16–19 месяцев развития (Sainte-Marie, 1993).

Иногда самки после выклева личинок долго не могут отложить новую кладку, хотя гонады внутри тела нормально развиты. Такие самки нередко встречаются в уловах (Watson, 1970a, 1972; Sainte-Marie, Lovrich, 1994). Пред-

полагают, что самки могут оценить шансы оплодотворения своей икры, заготовленной ранее спермой и, если ее мало, то вымет икры не производится, пока самка не найдет себе очередного партнера.

Большое внимание в литературе уделено изучению процессов линьки (Watson, 1970a, 1971, 1972) и оценке величины прироста после нее, которые проводили как в полевых, так и в лабораторных условиях (McBride, 1982; Moriyasu, Mallet, 1986; Taylor, Hoenig, 1990; Hoenig et al., 1994; Otto, 1998). Линька самцов после VI возрастной стадии проходит один раз в год, у более крупных крабов – один раз в 2–3 года (Comeau et al., 1991) весной с марта по конец апреля (Conan et al., 1988). Перелинявшие крабы с хрупким панцирем в уловах встречаются с июля по октябрь (Watson, 1969; Ogata, 1973; Taylor, Warren, 1991). Перерыв в питании, связанный с линькой, оценивается в 5–10 недель (O'Halloran, O'Dor, 1988), процесс сбрасывания старого панциря занимает до 2–4 часов у молодых и до 9 часов у взрослых самцов (Watson, 1972).

Через некоторое время после терминальной линьки крабы начинают питаться, но спаривания с самками не происходит, так как половая система в этот период вне зависимости от размеров крабов продуцирует минимальное количество сперматофоров – в десятки раз меньше, чем после окончательного отвердения панциря (Watson, 1970a). По мере роста крабов доля прироста за линьку, как и для многих других видов крабов (Miller, Watson, 1976), снижалась (см. табл. 3). Во всех случаях линяли только узкопалые самцы. За несколько недель до линьки самцы меняют коричневый цвет карапакса на зеленый, а в максиллах обнаруживаются очертания новых ротовых конечностей (Moriyasu, Mallet, 1986; Hoenig et al., 1994).

Радиоизотопным методом был определен максимальный возраст панциря, который у широкопалых самцов составлял 4–6 лет (Comeau et al., 1991). Максимальная продолжительность жизни самок после терминальной линьки, по мнению Т. Огата (Ogata, 1973), достигает 6,5 лет.

Молодь, мелкоразмерные самцы (узкопалые и широкопалые) и половозрелые самки с первой кладкой икры локализуются на участках в верхней части диапазона батиметрического распределения – на сравнительно небольшой глубине. В Японском море это соответствует 225–250 м (Kon, 1980), в зал. Святого Лаврентия в Северной Атлантике – 4–80 м (Lovrich et al., 1995). Грунты в местах их концентраций различны: от гравийных и песчаных до илистых. Взрослые самцы, большей частью крупные особи, и половозрелые самки, имеющие вторую и третью по счету кладки икры, обитают на участках существенно глубже, чем молодь: в Японском море – 275–375 м, в зал. Святого Лаврентия – 80–140 м, преимущественно на грунтах с илистыми отложениями. Причем во многих районах отмечается прямая зависимость средних размеров самцов от глубины обитания. Это дает основание полагать, что крабы-стригуны по мере роста мигрируют из прибрежной зоны в мористую, в направлении увеличения глубины (Miller, O'Keefe, 1981; Coulombe et al., 1985; Bouchard et al., 1986). Но иногда крабы размером менее 37 мм обнаруживались вместе со взрослыми особями на илистом грунте у о. Кейп-Бретон на юге зал. Святого Лаврентия (Robichaud, 1985), а у северного побережья этого залива молодь (менее 30 мм) была распределена довольно широко в несвойственных для нее условиях среды по глубине (значительно большей – 60–110 м), температуре воды и типу донных осадков (Brêthes et al., 1987).

Эксперименты по мечению взрослых самцов промыслового размера показали малую амплитуду перемещений крабов (Powles, 1968; Watson, 1970b; McBride, 1982; Brêthes, Coulombe, 1989) и их осуществление преимущественно в условиях низкой освещенности (Maynard, Robichaud, 1986). Большинство крабов за годичный период наблюдений у побережья восточной Канады отлавливалось не далее 20–25 км от мест выпуска, единичные экземпляры, тем не менее, могли преодолеть до 56 км. Самцы непромыслового размера передвигаются значительно медленнее, чем крупные особи (160 против 370 м/сутки). Миграции больше носили хаотичный характер, однако статистическая обработка данных показала, что результирующий вектор перемещений направлен в сторону увеличения глубины (Brêthes, Coulombe, 1989). Особенно хорошо проявлялся этот эффект там, где морфология дна не усложнялась локальными понижениями, поднятиями, подводными каналами. Так, в Беринговом море краб в среднем проходит 78 км за год, а максимальная дистанция между точками выпуска и поимки составляет 171 км (McBride, 1982).

Миграции краба не ограничиваются только передвижениями в летний период на глубину. Краб-стригун совершает сезонные миграции в мелководную прибрежную зону. С марта по середину мая на глубинах 2,5–30 м образуются пары самцов с самками (Taylor et al., 1985; Hooper, 1986; Sainte-Marie et al., 1988). В это время на дне находили старые сброшенные панцири линяющих и перелинявших крабов (Comeau et al., 1991; Sainte-Marie, Hazel, 1992). Прибрежная зона представляет собой удобное защищенное место для линьки самок возрастных стадий V–VII (декабрь) перед половым созреванием (январь–апрель) и самцов-подростков (март–июнь) (Lovrich et al., 1995). Они становятся недоступны для хищных рыб – трески и скатов (Robichaud et al., 1991; Livingston et al., 1993; Чучукало и др., 1999). Кроме того, в эту зону поднимаются взрослые самцы средних и малых размеров, которые вытесняются с более глубоководных участков крупноразмерными самцами. Здесь они спариваются с самками, созревшими для размножения.

Сезонные миграции небольшой протяженности, связанные со сменой глубины обитания для успешного размножения, описаны у *C. opilio* из Японского моря (Kon, 1980) и *C. tanneri* из северо-восточной части Тихого океана (Pereyra, 1966). С миграциями краба связаны обнаруженные изменения в питании, о чем изложено ниже.

Краб-стригун всеяден. Состав пищи краба очень разнообразен. Наиболее важны четыре группы донных организмов: двустворчатые моллюски, полихеты, ракообразные и иглокожие. Т. Ясуда (Yasuda, 1967) приводит видовой состав объектов питания из желудков краба стригуна из южной части Японского моря. Доминирующей группой в пищевом комке были иглокожие, главным образом офиуры. В меньшей степени краб питался рако-образными (декаподами и амфиподами) и двустворчатыми моллюсками.

В юго-восточной части Берингова моря по частоте встречаемости и доминированию (отношение числа желудков, в которых преобладала та или иная группа организмов, к общему числу желудков пробы) резко выделялись полихеты, ракообразные и двустворчатые моллюски (Тарвердиева, 1976). В Анадырском заливе краб-стригун опилию питался в основном двустворчатыми моллюсками и полихетами (Тарвердиева, 1981; Надточий и др., 2001). В зал. Шалер у

восточного побережья Канады у краба в желудках преобладали ракообразные, моллюски и офиуры (Brêthes et al., 1982). Во всех работах подчеркивается, что крабами поедаются наиболее массовые для данного района формы бентоса.

Состав пищи у молоди и взрослых самцов имеет существенные отличия. В питании молоди большую роль играют мелкие ракообразные (особенно амфиподы) и двустворчатые моллюски, а у взрослых особей – полихеты (Тарвердиева, 1976). У взрослых крабов спектр питания смещается за счет хищничества в сторону поедания крабов-пауков, молоди своего вида, быстро передвигающихся полихет. Основной причиной смены предпочтения в питании следует считать закономерное изменение донной фауны с глубиной в процессе миграций крабов.

Для взрослых крабов, перешедших на более глубоководные участки, характерна ярко выраженная избирательность в потреблении пищи, особенно офиур и моллюсков (Brêthes et al., 1982). Условия жизни при обедненной донной фауне диктуют развитие высокой подвижности хищников. Авторы предполагают в этой связи, что именно каннибализм, имеющий место у *C. opilio* (Yasuda, 1967; Powles, 1968; Watson, 1971; Dutil et al., 1997; Lovrich, Sainte-Marie, 1997), ограничивает численность молоди на сравнительно большой глубине с преобладанием тонкозернистых грунтов.

Фрагменты тел *C. opilio*, указывающие на хищнический способ добычи, найдены в желудках преимущественно взрослых самцов с размерами 50–120 мм (встречаемость до 22%). Размеры жертв колебались от 3,9 до 48,8 мм, преобладали крабы размером около 15, 20 и 28 мм. Мальки I возрастной стадии в лабораторных условиях также поедались крабами, причем размер хищников варьировал от 8 до 50 мм (Lovrich, Sainte-Marie, 1997).

Питается краб в большей степени ночью (Brêthes et al., 1982; Lefebvre, Brêthes, 1989), в течение суток отмечено 3 пика активности и 3 пика спада (Надточий и др., 2001). Пищевая активность стригунов резко снижается в период спариваний на срок до двух месяцев (Hooper, 1986; Sainte-Marie, Lovrich, 1994), а также за 2–6 недель до линьки. Питание возобновляется через 3–4 недели после нее (O'Halloran, O'Dor, 1988). Потребление пищи у крабов после линьки, по-видимому, нарастает постепенно. Так, максимально наполненные желудки у камчатского краба встречались, когда, судя по панцирю, после линьки проходит довольно продолжительное время (Кун, Микулич, 1954). Однако у крабов с потемневшим панцирем наполнение желудков начинало снижаться.

Несмотря на то что молодь, как и взрослые крабы, чаще питаются ночью (Lefebvre, Brêthes, 1989), индекс наполнения желудков у них в несколько раз выше (49,4%00), чем у взрослых (8,7%00) (Тарвердиева, 1976), что хорошо соотносится с повышенной частотой линьки и интенсивностью роста молоди (табл. 3). Суточный пищевой рацион краба составляет от 0,7% (Brêthes et al., 1982) до 2% (Надточий и др., 2001).

С тех пор как японским и канадским ученым (Ogata, 1973; Sainte-Marie et al., 1995, Alunno-Bruscia, Sainte-Marie, 1998) удалось получить приближительную картину взаимосвязи размера и возраста, стало возможным оценить продолжительность жизни бентосной стадии самцов. Согласно этим данным, после 14-й линьки в возрасте 11 лет краб будет иметь размеры около 135 мм. С другой стороны, возраст широкопалого самца с размером карапакса 40 мм составит около 4 лет. Учитывая, что крабы после линьки живут еще 4–6 лет

(Comeau et al., 1991), продолжительность жизни самцов может колебаться от 8 до 17 лет. По оценкам Б.Г. Иванова и В.И. Соколова (1997), предельный возраст *C. opilio* в Охотском море может достигать 24–25 лет, а в Беринговом море – 20–21 год.

ГЛАВА 4. БИОЛОГИЯ КРАБА-СТРИГУНА ОПИЛИО СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

Материалы по биологии краба-стригуна опилио, обитающего в северной части Охотского моря, собраны тремя методами: в результате выполнения донных траловых съемок, съемок с помощью промысловых крабовых ловушек и при специализированном ловушечном промысле. У каждого из этих методов есть свои особенности, преимущества и недостатки. Чтобы понимать, какой материал анализируется в данной работе, насколько достоверны полученные на его основе выводы, необходимо дать соответствующую оценку материалам и использованным методам.

Как активное орудие лова, трал облавливает все размерные группы краба-стригуна. Благодаря мелкочейной вставке в кутцевой части трала, улавливались крабы минимального размера – до 10-15 мм. Донные тралы обеспечили вылов крабов вне зависимости от пола и их физиологического состояния, поэтому в уловах присутствовали и только что перелинявшие крабы в 1-й и 2-й стадиях состояния панциря, и крабы, перелинявшие давно, а также спаривавшиеся самцы и самки.

Большое количество станций траловых съемок располагалось на участках обитания молоди краба, в которую превратились осевшие двумя годами раньше личинки мегалопа. Благодаря траловым съемкам были установлены места локализации первых возрастных бентосных стадий краба, что важно знать при изучении его жизненного цикла. Много участков локализации молоди было обнаружено на шельфе, а также на северо-западном участке побережья, что указывает на важную роль мелководья в воспроизводстве краба.

При многих положительных сторонах траловых съемок, уловы тралов иногда давали неоднозначную оценку количественных и качественных характеристик краба-стригуна. На уловистость тралов большое влияние оказывали рельеф дна, тип и степень утяжеления грунтропа, высокоразвитая фауна неподвижных сестонофагов у бровки шельфа и на материковом склоне. Низкая уловистость взрослых крабов, редкая сетка станций (через 55 км) и, как результат, малое количество станций при весьма неравномерном пространственном распределении краба привели к существенной недооценке плотности скоплений крабов промыслового размера, локализованных на материковом склоне.

При промышленном лове краба ловушками (1992–2007 гг.) собран массив данных значительно больший (592 тыс. экз.), чем в траловых съемках (11,5 тыс. экз.). Промысел краба опилио велся у бровки шельфа и на материковом склоне. При интерпретации данного материала необходимо было учитывать особые иерархические отношения между крабами, определяющие порядок их вхождения в ловушки. В конкуренции за право первым войти в ловушку и завладеть добычей (приманкой) крупные особи имеют большое преимущество над мелкими (Miller, 1990), а широкопалые самцы – над узкопалыми (Hoenig, Dawe, 1991). Таким образом, ловушки значительно «недолавливают» узкопалых и мелких широкопалых самцов. Тем не менее, применение ловушек позволило получить очень близкие к реальности оценки промыслового запаса краба опилио. При использовании дели с размером ячеи 45х45 или 50х50 мм вместо стандартной (60х60 мм) на промысловых крабовых ловушках, а также трубочеловных ловушек (с размером дели 20х20 мм) совершались обловы самок, что

дало возможность детально исследовать их пространственное распределение и плодовитость.

Ловушечные съемки выполнялись главным образом на североохотоморском шельфе, где специализированный промысел краба-стригуна никогда не проводился. Материалы двух съемок (1992 и 2001 г.) охватили большую часть североохотоморского шельфа и позволили оценить роль этой акватории в воспроизводстве краба и перспективы его промыслового освоения.

Несмотря на ряд недостатков, с помощью ловушек и благодаря массовости этого типа орудий лова, удалось детально изучить пространственное распределение взрослых самцов и самок в большей части области обитания краба. В том числе и на недоступных для тралений валунно-галечных задеветистых грунтах, оконтурить скопления и значительно точнее оценить запасы крабов промыслового размера, чем при траловых съемках, отследить сезонную динамику биологических показателей крабов и выяснить ряд деталей в их поведении.

4.1. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ

4.1.1. Материалы траловых съемок

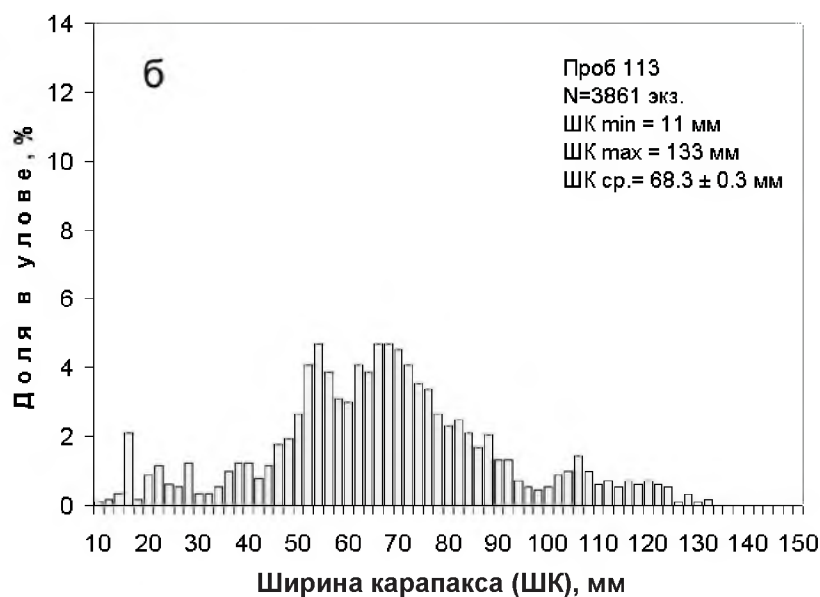
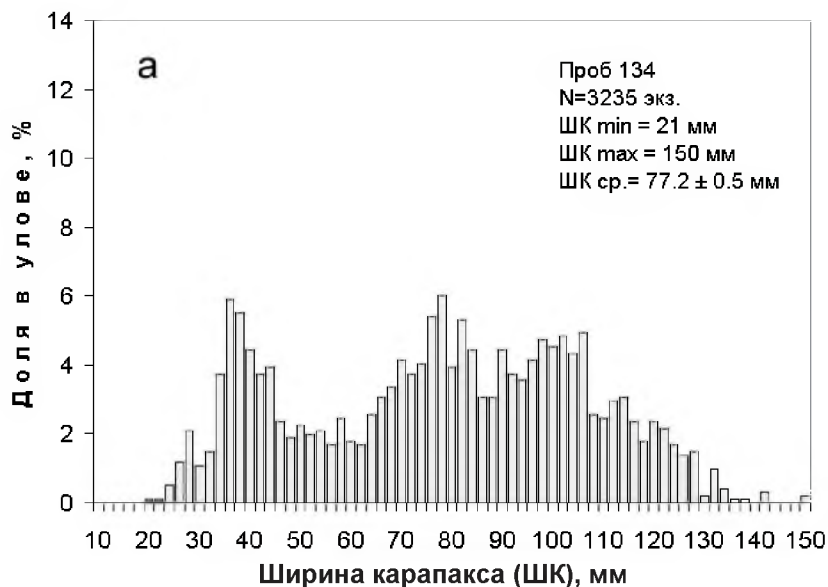
В траловых уловах в 1997 г. размеры самцов (по ширине карапакса) колебались от 21 до 150 мм (рис. 12, а). На графике хорошо представлены три группы крабов с размерами 36–39, 76–79 и 98–107 мм.

В 2000 г. уловы краба-стригуна составляли самцы размером от 11 до 133 мм (рис. 12 б). Преобладали самцы размером 52–57 и 62–77 мм. По данным о соотношении размеров и возраста (Sainte-Marie et al., 1995; табл. 3 главы 3), размерную группу 62–77 мм могли образовать самцы из группы 28–29 мм, наблюдаемой в 1997 г. Однако достоверной информации о переходе крабов из одних размерных групп в другие за три года и темпах роста имеющийся материал не дал. Отсутствие высоких пиков в размерном диапазоне 90–150 мм на рис. 12, б, видимо, связано с тем, что более крупные крабы находились за пределами района съемки (на материковом склоне) вследствие онтогенетических миграций (раздел 4.2). Хорошо заметные пики у самцов размером менее 40 мм соотносятся с возрастными стадиями (ВС) краба-стригуна: 16–17 мм (V ВС), 22–23 мм (VI ВС), 28–29 мм (VII ВС), 38–41 мм (VIII ВС). Возрастные стадии с IX по XV четко не выделяются в связи со смешением в одной размерной группе крабов разного возраста: в каждой из этих групп присутствуют 1–3 возрастные стадии узкопалых и до 6 стадий широкопалых крабов. Тем не менее, на графике 1997 г. (рис. 12, а) различимы крабы \approx XI ВС (76–79 мм) и \approx XII–XIII ВС (98–107 мм).

В зал. Шелихова данные собирались в 2000 г. В этом районе размеры самцов колебались от 15 до 117 мм. Сравнение размерного состава самцов краба опилио на североохотоморском шельфе и в зал. Шелихова показало, что появление одних и тех же модальных групп в этих удаленных один от другого районах несинхронное, что, вероятно, связано с существенными различиями в выживаемости отдельных генераций личинок и молоди (рис. 12, в).

Благодаря дополнительным измерениям высоты клешни в 2000 г., самцы были разделены на два морфотипа: узкопалых (УС) и широкопалых (ШС). Это позволило лучше понять функциональную структуру популяции. Согласно данным съемки, размеры УС колебались от 11 до 109 мм, ШС – от 41 до 133 мм (рис. 13).

Для обеспечения рациональной эксплуатации промысловых ресурсов проводились расчеты доли узкопалых крабов среди особей размером более промысловой меры. На североохотоморском шельфе, который в основном и был исследован в 2000 г., в уловах зарегистрировано 3 экз. (1,5%) УС из 209 крабов более 100 мм по ширине карапакса. Однако в уловах креветочного трала, излишне прижатого к грунту на глубине 240–270 м, они составили в среднем 14% (24 из 173 экз.), при колебаниях от 3 до 40%. Из этого следует, что все крупные УС, видимо, концентрировались у края шельфа и на материковом склоне на твердых грунтах. Их локализация была хорошо выявлена в процессе промыслового лова ловушками.



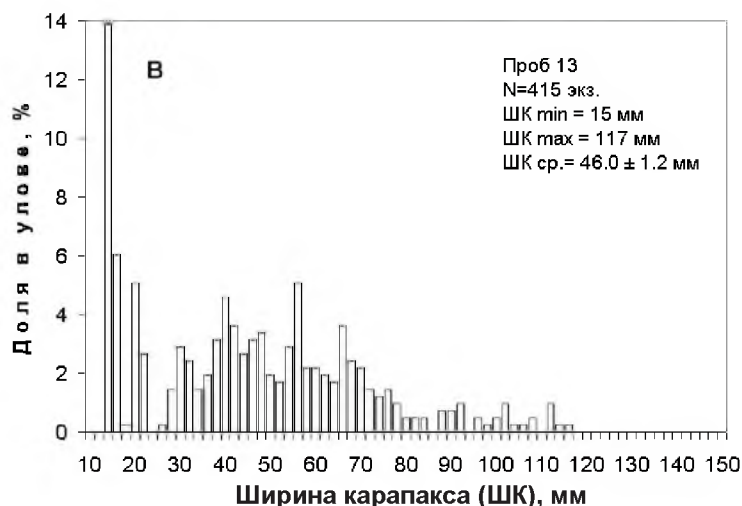


Рис. 12. Размерный состав самцов *C. orilio* из траловых уловов в северной части Охотского моря к западу от 155°00' в.д. (а, б) и в зал. Шелихова (в): а – 1997 г., б, в – 2000 г.

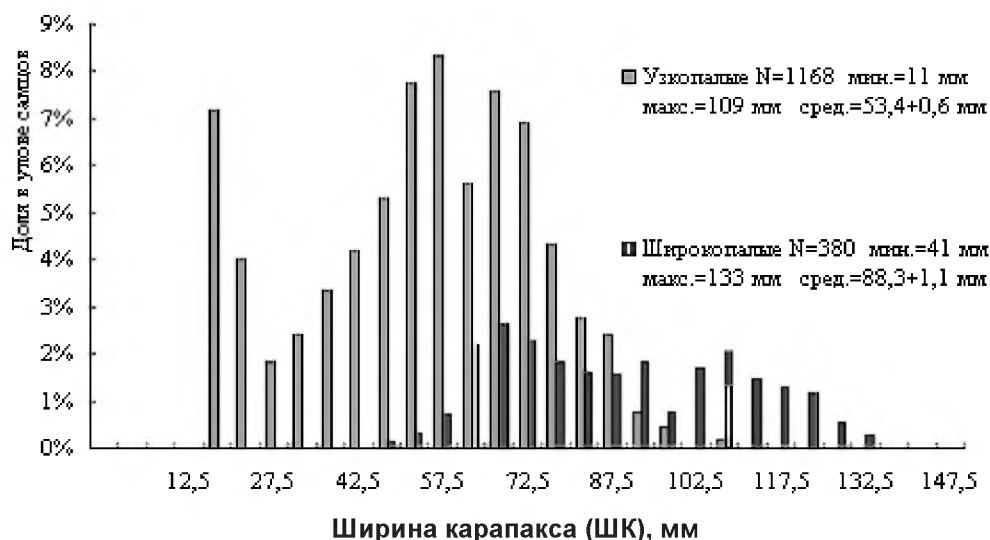


Рис. 13. Размерный состав узкопалых и широкопалых самцов *C. orilio* из траловых уловов в северной части Охотского моря в 2000 г.

Размерные характеристики самок по двум траловым съемкам сведены в табл. 4.

Пространственное распределение самцов краба-стригуна на акватории северной половины Охотского моря, согласно Ю. Одуму (1986), групповое (с неравномерным распределением групп). Определяется до девяти крупных скоплений на североохотоморском шельфе и зал. Шелихова, в том числе в прибрежной зоне (рис. 14). Наибольшая плотность крабов (40 470 экз./км²), в основном молоди, отмечалась в прибрежье северо-западной части моря в 1997 г.

Таблица 4

Размерные характеристики самок краба-стригуна опилио из траловых сборов в северной части Охотского моря

Район	Категории самок	Минимальная ШК, мм	Максимальная ШК, мм	Средняя ШК ± стандартная ошибка, мм	N, экз.
Траловая съемка 1997 г.					
Североохотоморский шельф	неполовозрелые	25	67	43,3±0,5	392
	половозрелые	44	85	65,2±0,3	440
Траловая съемка 2000 г.					
Североохотоморский шельф	неполовозрелые	10	75	44,4±0,5	611
	половозрелые	35	80	57,8±0,2	1097
Залив Шелихова	неполовозрелые	15	62	28,9±0,7	416
	половозрелые	48	73	60,9±0,7	50

Примечание. ШК – ширина карапакса.

Среди самцов и самок выделялись несколько размерных групп. В траловых уловах встречались самцы размером от 11 до 150 мм, их дифференцировали на следующие размерные группы: 10–24, 25–49, 50–74, 75–99, 100–124 и 125–150 мм. Самки распределялись по первым четырем размерным группам. Следует отметить, что в каждую размерную группу входили особи нескольких генераций.

Молодь – самцы размером от 10 до 50 мм – образует концентрации как в прибрежной зоне на некотором удалении от берега на глубинах 30–105 м, так и на шельфе от его верхней до нижней части (рис. 15 а, б, 16 а, б). На материковом склоне найдены отдельные скопления молоди самцов невысокой плотности на глубинах до 290 м.

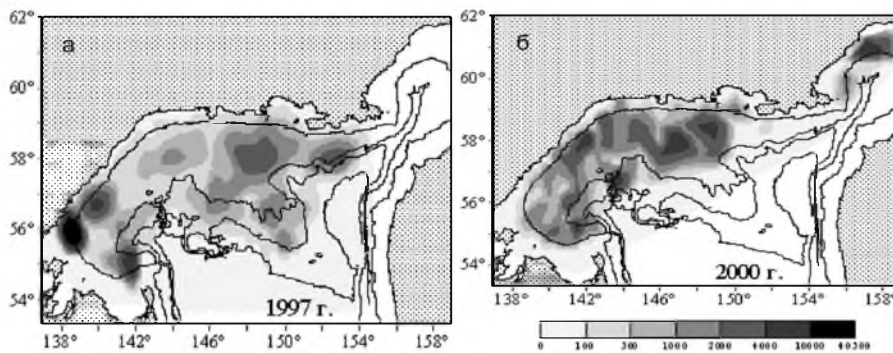


Рис. 14. Распределение плотности самцов *C. opilio* (экз./км²) в северной части Охотского моря по данным траловой съемки 1997 (а) и 2000 г. (б)

Скопления молоди краба опилио в прибрежье не всегда встречались в одних и тех же местах в разные годы. Так, в 1997 г. отмечали лишь один локальный участок от м. Эйкан до траверза пос. Аян (рис. 15 а,б). В 2000 г. было выявлено четыре скопления, но в других районах: от м. Одян до м. Плоский, у м. Марекан, к западу от о. Завьялова и к востоку от м. Островного, в зал. Шелихова (рис. 16 а,б). Плотные скопления молоди наблюдались в прибрежной

зоне на глубинах 66–104 м при температуре от $-1,7^{\circ}$ до $+3,7^{\circ}\text{C}$, но ее основные концентрации были на глубинах 90–104 м при температуре от $-1,7^{\circ}$ до $+1,2^{\circ}\text{C}$. На станциях с глубинами менее 32 м, или температурой более $+5,4^{\circ}\text{C}$, крабы отсутствовали.

Более стационарными были скопления молоди на шельфе, часто располагавшиеся на глубинах от 123 до 193 м при температуре от $-1,5^{\circ}$ до $-0,1^{\circ}\text{C}$. Между тем и там имелись некоторые сдвиги в распределении полей высокой концентрации крабов.

Молодь размером от 10 до 25 мм, представляющая годовиков и двухлетних особей, достаточно точно указывает на места оседания личинок краба. Однако эта группа вследствие низкой уловистости тралов (одних – на твердых грунтах с пышным развитием фауны неподвижных сестонофагов, других – на мягких, так как молодь закапывается в ил) была представлена очень скудно. Самцы размером 25–49 мм в целом занимали те же места обитания, что и самцы 10–24 мм, но в уловах были более многочисленными.

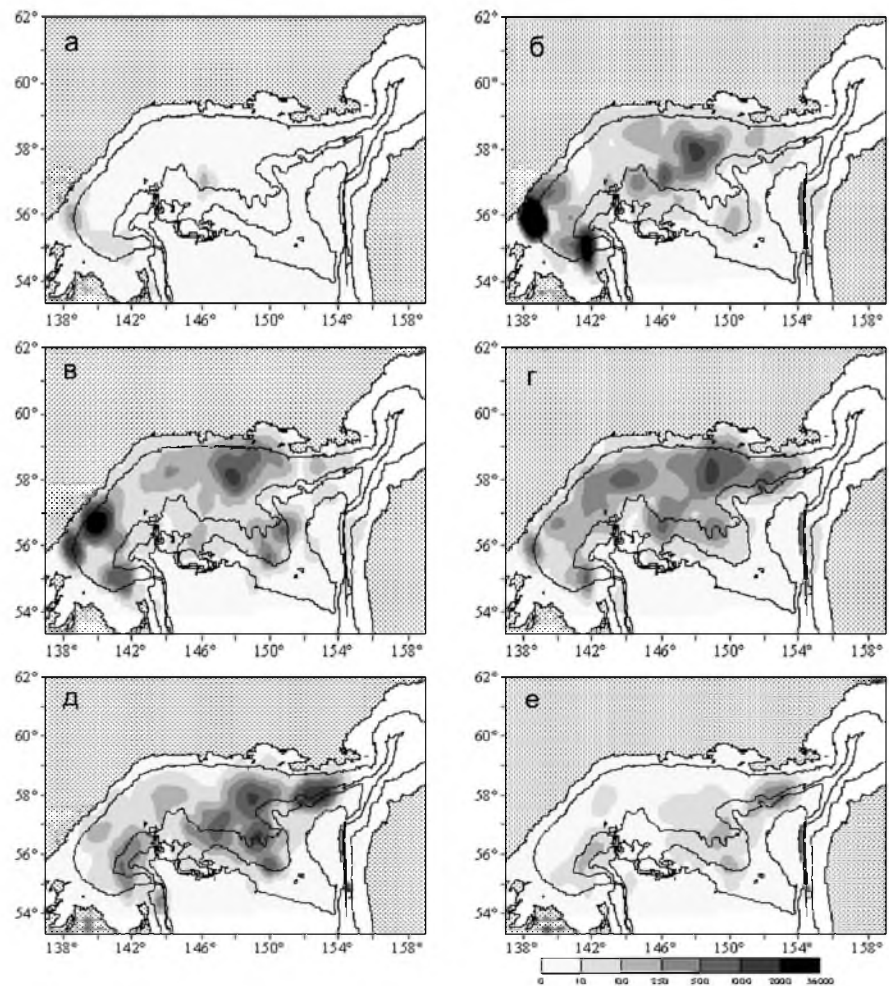


Рис. 15. Распределение плотности скоплений самцов *C. opilio* различных размерных групп (экз./км²) в северной части Охотского моря по данным траловой съемки 1997 г.: а – 21–24 мм, б – 25–49 мм, в – 50–74 мм, г – 75–99 мм, д – 100–124 мм, е – 125–150 мм

В прибрежье они держались главным образом на глубинах менее 105 м. Эта группа краба опилио практически немигрирующая и дает полное представление о местах оседания личинок. В отдельных скоплениях самцов размерной категории 25–49 мм, например обнаруженных в 2000 г. между мысами Одян и Плоский (рис. 16 б), произошло разделение скоплений по глубине внутри этой размерной группы. На глубинах от 32 до 100 м в уловах присутствовали самцы от 26 до 85 мм, преобладали самцы размером 42–43 мм. На глубинах 103–140 м обитали самцы от 41 до 113 мм, модальную группу составляли более крупные особи – 56–57 мм по ширине карапакса. Если рассматривать распределение самцов размерной группы от 25 до 50 мм отдельно, то можно заметить, что в пробах на глубине менее 100 м, начиная с размерного класса 44–45 мм, по мере увеличения размеров, доля самцов начинает резко снижаться.

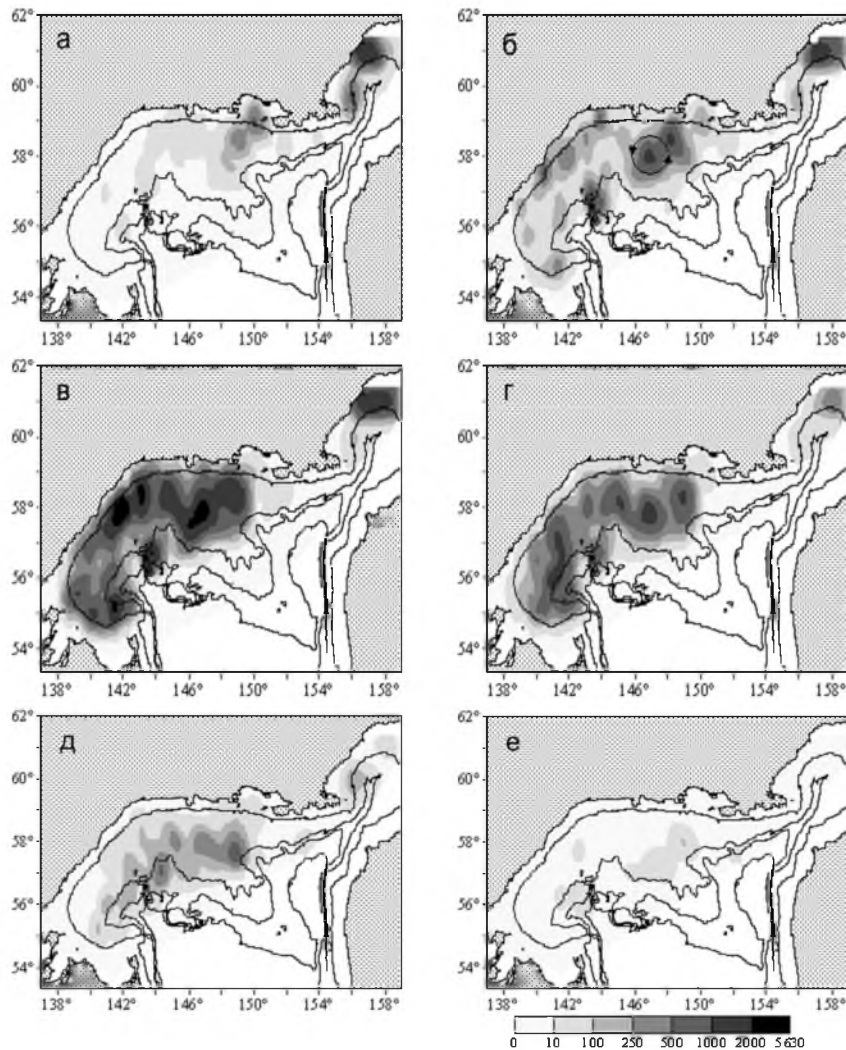


Рис. 16. Распределение плотности скоплений самцов *C. opilio* различных размерных групп (экз./км²) в северной части Охотского моря по данным траловой съемки 2000 г.: а – 10–24 мм, б – 25–49 мм, в – 50–74 мм, г – 75–99 мм, д – 100–124 мм, е – 125–133 мм.

Стрелками отмечен Лисьянский круговорот (б)

На глубине 103–140 м с этого размерного класса, наоборот, доля самцов начинает резко увеличиваться (рис. 17). Таким образом, крабы, выловленные на глубинах 103–140 м, поблизости от плотных скоплений в прибрежье (рис. 16 б) и по наличию в своем составе более крупных особей, могут рассматриваться как группировка, мигрировавшая из прибрежной зоны между мысами Одян и Плоский. В этом случае передвижение далеко за пределы прибрежной зоны у краба наблюдалось при достижении ширины карапакса, равной 45 мм.

В целом результаты анализа распределения молоди самцов по акватории северной части Охотского моря показывают, что зоны массового оседания мегалоп на дно и участки, где краб проводит первые годы жизни, расположены как в прибрежной полосе, так и на североохотоморском шельфе.

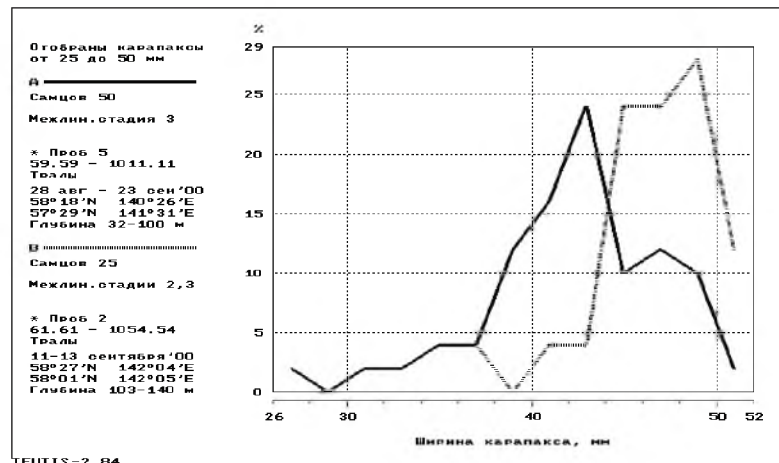


Рис. 17. Размерный состав самцов краба-стригуна опилию на глубинах 32–100 м (линия А) и 103–140 м (линия В) в прибрежной зоне между мысами Плоский и Одян в 2000 г.

В обеих съемках все скопления молоди – самцов и самок размером менее 50 мм (плотностью до 47 000 экз./км²) – в северной и западной частях моря находились в пределах крупномасштабной циклонической циркуляции, ветвями которой являются Северо-Охотское течение и Северо-Охотское противотечение. Некоторая пространственная стационарность концентраций молоди краба сопряжена, в первую очередь, с этой гидрологической системой, в которую также входят три циклонических круговорота – Аянский, Охотский и Лисянский. В пределах крупномасштабной циркуляции и, особенно циклонических круговоротов, происходит развитие личинок, так как они удерживаются внутри них, постепенно отклоняясь к центру и накапливаясь по механическим причинам.

В аккумуляции личинок на северо-охотоморском шельфе большую роль играет Лисянский круговорот, центр которого располагается приблизительно в координатах 58°00' с.ш., 147°00' в.д. (рис. 16 б). Здесь обнаружены мощные илстые отложения, характерные для участков с ослабленным движением вод и высоким осадконакоплением. Тонкозернистые осадки позволяют молоди легко зарываться в них и тем самым скрываться от хищников. Высокой численности здесь достигают и объекты питания: мелкие двустворчатые моллюски *Nuculana pernula* (277 тыс. экз./км²) и офиура *Ophiura sarsi* (483 тыс. экз./км²). Также изредка встречаются галечные осадки, на которых обитают низкорослые мягкие

кораллы р. *Eunephthya*, губки и многочисленные актинии. Здесь наблюдаются максимальные концентрации молоди стригуна опилио обоих полов. С повышением скорости течений на периферии круговорота – на удалении 30–60 миль от центра – осадконакопление резко снижается и преимущественно развивается фауна неподвижных сестонофагов: губок *Fakellia cribrosa*, *Chondrocladia gigantea*, мягких кораллов р. *Eunephthya*, баянусов, мшанок *Smittina trispinosa* и др., используемых крабами в качестве укрытий.

Сравнение распределения молоди самцов по данным съемок 1997 и 2000 г. выявило слабые смещения наиболее плотных концентраций. Так, в 1997 г. на североохотоморском шельфе между 146°00' и 150°00' в.д. отмечалось два удаленных один от другого центра обитания молоди (рис. 15 б). В 2000 г. также отмечены два центра, но близко расположенные один к другому и удаленные от скопления молоди, наблюдавшегося в 1997 г., на 30–40 миль (рис. 16 б).

В зал. Шелихова локализацию молоди в прибрежной зоне всецело определяет циклоническая циркуляция, действующая в его северо-западной части в летний период.

Концентрация молоди в центральной части материкового склона северной части Охотского моря обусловлена слабыми разнонаправленными течениями, которые не уносят личинки далеко от мест выклева. Мозаичное распределение молоди определяют не только мезомасштабные круговороты, но и пятнисто-дискретный характер распределения половозрелых самок.

Сравнение характера распределения крабов разных размерных диапазонов позволяет утверждать, что по мере роста они совершают миграции из прибрежья в зону шельфа, затем спускаются в верхнюю часть материкового склона. Самцы начинают мигрировать из прибрежья с глубинами 32–105 м в зону шельфа при размере 45 мм. Распределение самцов размером 50–74 мм демонстрирует практически полный их выход из прибрежной зоны во второй половине августа (рис. 16 в). Съемка в 1997 г. проводилась на 20–30 дней раньше, чем в 2000 г., и самцы этого диапазона еще частично находились в прибрежье (рис. 15 в).

Молодь, локализуемая изначально на шельфе, до достижения размера 75 мм ведет малоактивный образ жизни. К этому выводу приводит стационарность многих агрегаций молодых самцов (рис. 15 б, в; 16 б, в). При достижении размеров 75–99 мм самцы начинают смещаться к бровке шельфа и в некоторых случаях выходить на материковый склон (рис. 15 г, 16 г). В процессе миграций отдельные концентрации самцов на всем протяжении шельфа с запада на восток соединяются в средней и нижней его части и образуют сплошные полосы высокой плотности. Самцы размером 100–124 мм занимают среднюю и нижнюю части шельфа, осуществляют массовый выход на материковый склон (рис. 15 д, 16 д). Более крупные особи от 125 до 150 мм обитают главным образом в нижней части шельфа и на материковом склоне (рис. 15 е), на что указывают данные 1997 г. Тем не менее, съемка 1997 г. не выявила значимых концентраций взрослых крабов размером более 100 мм на участках ловушечного промысла. На материковом склоне самцы чаще встречались при температуре у дна менее +1,8°C (50–100% встречаемости), при температуре выше +2,2°C они в уловах отсутствовали.

Большинство плотных скоплений самцов размером 75–99 и 100–124 мм совпадало с высокочисленными группировками половозрелых самок. Так, особо выделяется обширный район размножения у кромки шельфа в координатах 57°30'–58°00' с.ш., 148°00'–150°00' в.д. (рис. 18 б, г).

Меньший вклад в общую численность краба-стригуна вносит перифе-

рийная зона популяции, расположенная на материковом склоне. Здесь также встречаются скопления молоди, как и на шельфе, но значительно реже и меньшей плотности, вследствие невысокой численности размножающихся особей, а также выедания и травмирования молоди взрослыми крабами (рис. 15 б). Среди них три отдельных скопления невысокой плотности: одно расположено к северу от б. Кашеварова на глубине 237–278 м, а два других на юго-восточной периферии района обитания краба в северной части Охотского моря на глубинах 277–288 м (рис. 15 в). На основании этих данных можно утверждать, что оседание личинок происходит на многих участках материкового склона, и благодаря развитой фауне неподвижных сестонофагов, предоставляющей множество укрытий (уловы губок за траление достигали 5 тонн), молоди удается избегать выедания хищниками. Все найденные концентрации молоди находятся в пределах известных по траловым и ловушечным съемкам участков размножения краба (см. ниже), что свидетельствует о слабом горизонтальном переносе личинок от мест рождения.

По данным обеих съемок, неполовозрелые самки в своем распространении мало отклонялись от мест оседания личинок в прибрежной зоне, верхней и средней частях шельфа. Плотные концентрации половозрелых самок встречались на глубинах от 100 до 235 м, занимая значительные площади шельфа (рис. 18 б, г).

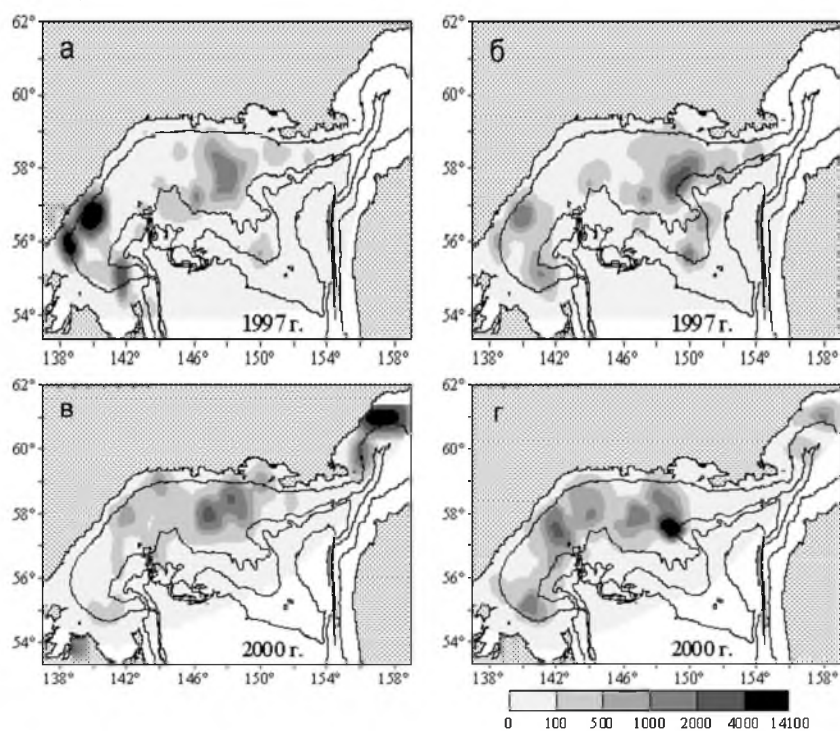


Рис. 18. Распределение плотности самок *C. orilio* (экз./км²) в северной части Охотского моря по данным траловой съемки 1997 (а, б) и 2000 г. (в, г): а, в – неполовозрелые, б, г – половозрелые самки

Наиболее плотные из них (более 1 000 экз./км²) чаще формировались в средней и нижней частях шельфа на глубинах 136–190 м. Причем на глубинах 125–155 м преобладали самки, впервые отложившие икру за несколько дней

или недель до съемки (середина августа 2000 г.), а на глубине 190 м доминировали особи с первой кладкой, отложенной в предшествующий съемке год, и самки, неоднократно участвовавшие в размножении. Обращает на себя внимание стационарность ряда крупных скоплений самок, выявленных в обеих съемках.

Отдельное крупное скопление самок на материковом склоне между $149^{\circ}00'$ и $152^{\circ}00'$ в.д. совпадало с положением обнаруженных концентраций крабов младших возрастных групп. Каких-либо значимых концентраций самок на материковом склоне в районе к северу от $57^{\circ}00'$ с.ш. по результатам траловых съемок 1997 и 2000 г. не выявлено по разным причинам. Однако ловушечные съемки этот пробел восполнили, о чем будет изложено ниже.

Анализ пространственного распределения узкопалых и широкопалых самцов показал, что широкопалые самцы широко распределены на шельфе и сохраняют связь с прибрежной зоной, где они, видимо, так же, как на шельфе, спариваются с самками (рис. 19). Малая часть узкопалых самцов (3%) превращалась в широкопалых в прибрежной зоне, больше узкопалых самцов становилось морфометрически зрелыми в шельфовой зоне (8%). Наиболее крупные узкопалые самцы размером 75–99 мм в массе встречались в средней части шельфа и у его бровки.

Размер модальных групп и средний размер самцов в целом увеличивались с глубиной (рис. 20). В пределах северного шельфа и прилежащих участков материкового склона эти размерные показатели значительно уменьшались в отдельных диапазонах глубин: 90–99, 130–139, 180–189, 230–249 и 270–279 м, что демонстрировало характерную локализацию молоди в прибрежье, на шельфе и материковом склоне.

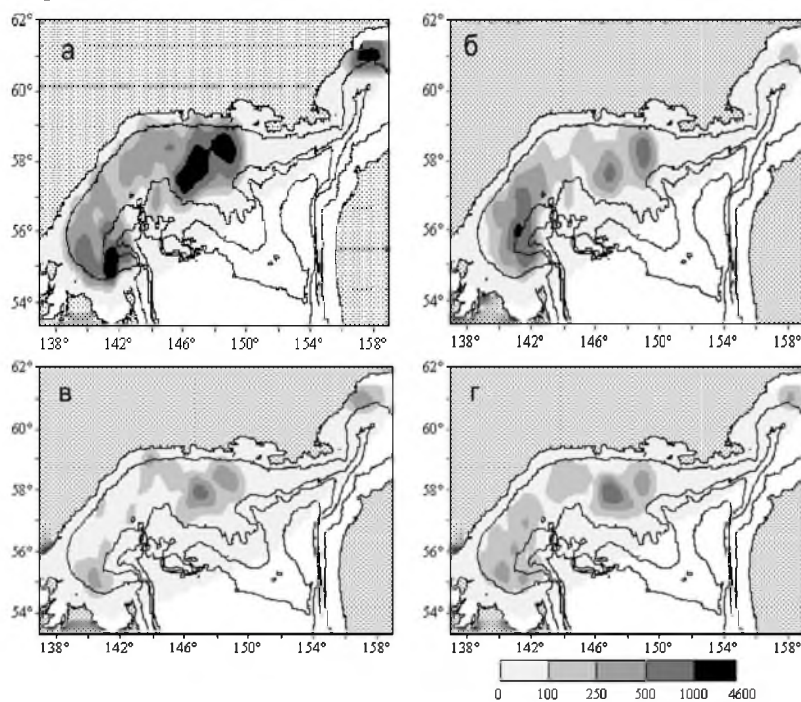


Рис. 19. Распределение плотности скоплений узкопалых (а, б) и широкопалых (в, г) самцов *C. orilio* (экз./км²) в северной части Охотского моря по данным траловой съемки 2000 г.: а, в – самцы размером 50–74 мм, б, г – 75–99 мм



Рис. 20. Распределение размерных показателей самцов *C. opilio* в зависимости от глубины (м) по материалам траловых съемок

На глубине 100–109 м количество молоди уменьшается, преобладают самцы более старших поколений (рис. 21). Однако на глубине 130–139 м вновь появляются молодые крабы (менее 50 мм). Затем на глубине 140–149 м их доля в общей численности заметно снижается при доминировании крабов среднего и крупного размера (65–130 мм). Сходная смена доминирующих групп повторяется еще три раза в остальной части батиметрического диапазона.

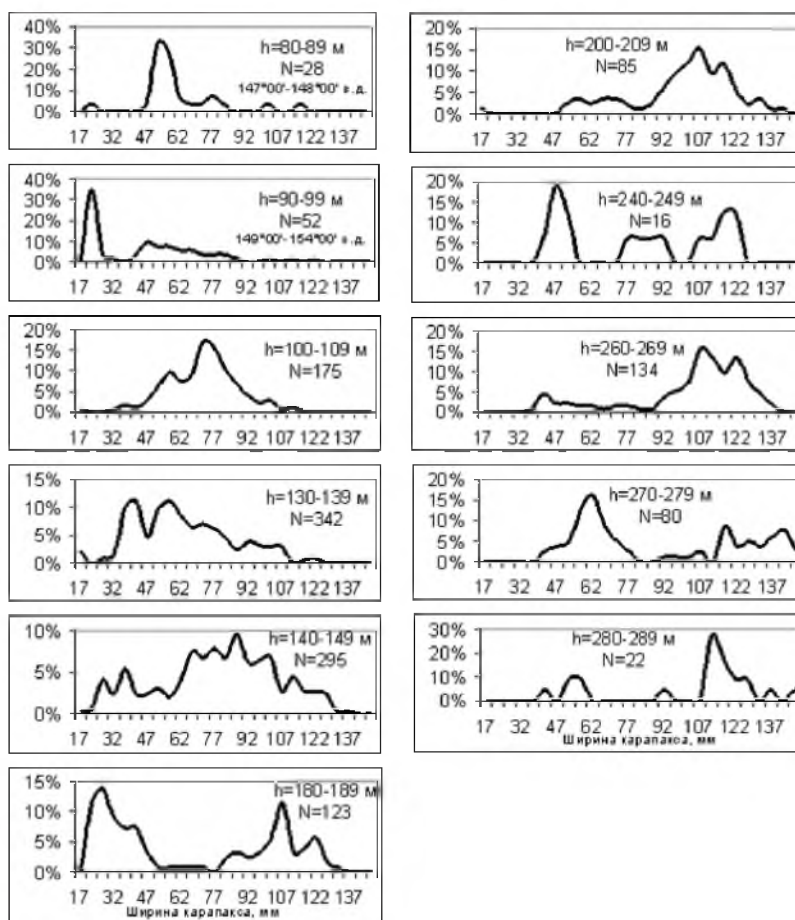


Рис. 21. Динамика размерного состава самцов краба-стригуна опилио из траловых уловов в зависимости от батиметрического диапазона на участке экватории между 146°00' и 154°00' в.д.

4.1.2. Результаты ловушечных съемок и исследований на промысловых судах

Донные траления, проводившиеся по редкой сетке станций в течение 30 минут, предоставляли довольно мало фактического материала для изучения размерного состава краба опилио на такой обширной акватории, как северная часть Охотского моря (не более 3 900 экз. особей каждого пола за съемку). При доминировании в уловах молодежи крупные взрослые крабы размером более 120 мм составляли 8% от численности самцов в 1997 г. и 1% – в 2000 г. В 1940–1950-х гг. траловые станции в комплексных съемках располагались еще реже, и крабы размером более 120 мм в уловах не были отмечены. На основании полученного размерного состава североохотоморский краб-стригун опилио был отделен от япономорского как другой подвид (Виноградов, 1950).

Ловушечные сборы отличаются от траловых тем, что в ловушках присутствуют в основном крупные широкопалые самцы, а самцы-подростки (узкопалые) и половозрелые самки представлены единично и встречаются нерегулярно, молодежь отсутствует. Преобладание в ловушечных уловах широкопалых самцов обусловлено агрессивностью их поведения, которая направлена на других крабов этого вида как непосредственных конкурентов за пищу. При этом узкопалые крабы избегают схваток с широкопалыми.

Для понимания значения рассматриваемых особенностей биологии краба-стригуна опилио в его жизненном цикле необходимо иметь в виду, что широкопалые самцы и половозрелые самки больше не линяют и не растут. Согласно концепции терминальной линьки (Conan, Comeau, 1986), самцы линяют в последний раз в своей жизни при наступлении морфометрической половозрелости. В процессе этой линьки их клешня приобретает новую форму, приспособленную для надежного захвата и удержания самки во время копуляции. Показателем того, что самцы претерпели терминальную линьку, является увеличение размера клешней по сравнению с шириной карапакса. Раньше считалось, что только самки рода *Chionoecetes* линяют в последний раз при наступлении морфометрической половозрелости, когда их abdomen увеличивается для размещения кладки икры (Yoshida, 1941). После выклева личинок самки незамедлительно откладывают новую партию икры, поэтому линьки в последующий период у них не происходит. Увеличенный abdomen у самок визуалью хорошо идентифицируется, в то время как у самцов их функциональное состояние по клешне определяется значительно труднее (Conan et al., 1988). Поэтому долгое время считалось, что после наступления функциональной зрелости, определяющей способность самцов спариваться, они продолжают расти. Казалось, это хорошо объясняло значительную разницу в размерах самцов и самок крабов-стригунов. Между тем у крабов других родов этого семейства, у которых при наступлении морфометрической зрелости развивалась гораздо более крупная клешня, терминальная линька самцов в этом состоянии считалась доказанной (Vernet-Cornubert, 1958).

Несмотря на то что самцы *C. opilio* становятся физиологически зрелыми, будучи узкопалыми при размерах около 37–40 мм (Sainte-Marie et al., 1995), только дифференцированные по размеру клешней морфометрически зрелые широкопалые самцы спариваются с самками (Conan, Comeau, 1986; Ennis et al., 1988). Поэтому такие функционально половозрелые особи считаются претер-

пешшими терминальную линьку. Более подробно вопрос о терминальной линьке крабов-стригунов будет рассмотрен отдельно в соответствующем разделе.

4.1.2.1. Количественное распределение самцов

Крабовые ловушки выставлялись с различной целью. В одних случаях данные, получаемые с их помощью, использовались для исследования новых потенциально перспективных для промысла участков шельфа. Для этого выполнялась съемка по сетке станций (в 1992 и 2001 гг.). Однако в большинстве случаев постановку ловушек осуществляли в целях получения наибольших уловов товарного краба при контрольном и промышленном лове, поэтому не всегда удавалось определить биологическое состояние краба на многих участках, чтобы составить цельное представление о функционировании популяции. Для этого, в связи с особенностями имеющегося материала, на одну карту были помещены многолетние данные, представляющие собой уловы на одну конусовидную ловушку.

Диапазон глубин обитания краба-стригуна очень широк – от 21 до 680 м. В начале мая при выравнивании зимних придонных температур на шельфе и в прибрежье единичные взрослые крабы поднимаются до глубины 15 м, что было отмечено аквалангистами-любителями во время погружений в бухте Нагаева Тауйской губы. Концентрации самцов с уловами более 20 экз./лов. в целом находятся на глубинах от 170 до 450 м (рис. 22). Глубже 450 м плотные скопления (в том числе промыслового значения) встречались в глубоководном желобе, расположенном к юго-востоку от о. Ионы, и в северо-восточной части Охотского моря между меридианами 152°30' и 154°00' в.д. (Приложение 2).

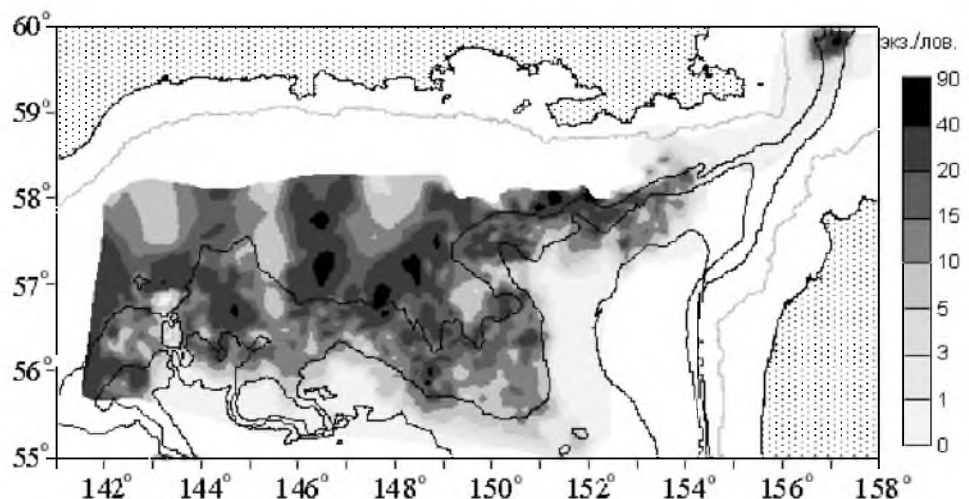


Рис. 22. Распределение самцов *C. orilio* (экз./лов.) по данным 1992–2007 гг. (количество станций – 12 130, обследованная площадь – 205,2 тыс. км²). Изобаты 100, 200, 300 и 500 м

В северо-западной части Охотского моря, к западу от меридиана, проходящего через о. Ионы (143°23' в.д.), уловы самцов более 20 экз./лов. встречались до максимальной глубины выполнения наблюдений – 403 м. Средний и максимальный уловы на глубинах 200–403 м составили, соответственно, 16 и 75

экз./лов. Наибольший улов отмечен на глубине 224 м. На шельфе уловы были несколько ниже, чем на материковом склоне: средний улов составил 10, максимальный – 46 экз./лов. (на глубине 130 м у б. Ионы). Однако, согласно ловушечной съемке 1992 г., после экстраполяции постанционных данных, участки с уловами более 20 экз./лов. занимали достаточно большие площади (рис. 22).

На материковом склоне между о. Ионы и долготой $146^{\circ}00'$ в.д. уловы самцов более 20 экз./лов. были получены на глубинах 250–520 м, в том числе в глубоководном желобе, в локальных впадинах на восточной периферии б. Ионы до глубины 270 м, где преобладали тонкозернистые осадки, о чем судили по присутствию ила на ловушках. Часто скопления на материковом склоне вытягивались вдоль линии изобат, что указывало на наличие фактора (предположительно, температурного), сдерживающего проникновение крабов на глубину. На северном склоне б. Кашеварова, который связан с североохотоморским шельфом участками с глубинами менее 300 м, самцов на глубинах менее 170 м в уловах не было, а на глубинах 220–280 м они встречались регулярно, при этом уловы достигали 18 экз./лов. На североохотоморском шельфе уловы в среднем были несколько выше, чем на материковом склоне: средний улов составил 16, максимальный – 40 экз./лов. (отмечен на глубине 190–192 м).

На участке шельфа и материкового склона от $55^{\circ}00'$ до $57^{\circ}00'$ с.ш. между меридианами $146^{\circ}00'$ и $152^{\circ}00'$ в.д. уловы самцов более 20 экз./лов. чаще отмечались на шельфе и у его бровки с глубинами 170–230 м, где их плотные концентрации образовывали сплошные многокилометровые пояса. Максимальный улов в этом диапазоне глубин составил 80 (218 м), средний – 20 экз./лов. Множество небольших по площади локальных скоплений отмечено в диапазоне 240–280 м. Уловы крабов в них достигали 60 экз./лов. (253 м). В связи с резким понижением дна и образованием глубокой впадины к северо-востоку от б. Кашеварова (южнее $56^{\circ}30'$ с.ш. между $146^{\circ}00'$ и $148^{\circ}00'$ в.д.) уловы самцов закономерно снижались: в диапазоне глубин 300–349 м средний улов составлял 10, на глубинах 350–399 м – 7, 400–449 м – 3, 450–500 м – 1 экз./лов. Высокие уловы (более 20 экз./лов.) обнаруживали здесь, на глубинах, не более 310 м, что, очевидно, связано с проникновением по дну впадины тихоокеанских водных масс, повышающих температуру промежуточной водной массы до $+1,8$ – $2,0^{\circ}\text{C}$, которую крабы избегают.

Плотная концентрация самцов в координатах $55^{\circ}55'$ – $56^{\circ}05'$ с.ш., $148^{\circ}30'$ – $149^{\circ}00'$ в.д. с уловами до 61 экз./лов. обусловлена расположением здесь, на глубинах 190–240 м, скоплений половозрелых самок. Изобата 240 м образует далеко выходящий к югу (до $55^{\circ}45'$ с.ш.) крутой выступ с локальным поднятием до глубины 190 м ($55^{\circ}52'$ с.ш., $148^{\circ}40'$ в.д.) на его оконечности (Приложение 2). Угол уклона дна здесь повышается до $0,8^{\circ}$, и подъем глубинных вод становится более интенсивным. Так, над вершиной с глубиной 190 м подъем вод был определен по резкому понижению температуры в поверхностном слое в августе с 12° до 9°C . Повышенная гидродинамика на этом участке благоприятствует выносу личинок в эвфотическую зону, поэтому самки предпочитают держаться именно в таких местах. Вместе с тем скопления самок привлекают самцов, которые образуют здесь очень высокие концентрации. Благодаря большому уклону дна и агрегациям самок уловы самцов более 20 экз./лов. обнаруживали иногда до глубины 445 м.

Восточнее 149°00' в.д. полоса материкового склона между изобатами 200 – 500 м резко расширяется, 500-метровая изобата делает изгиб к югу и проходит между 54°00' и 55°00' с.ш. (Приложение 2). Здесь, на юго-восточной периферии района обитания краба-стригуна, уловы самцов более 20 экз./лов. отмечались не глубже 311 м. На глубине 330–340 м уловы были в среднем 2 экз./лов. (максимум – 8), причем чаще всего встречались узкопалые мелкомерные крабы. За пределами 350-метровой изобаты (южнее 55°06' с.ш.) краба в уловах не было. Нахождение молодых узкопалых самцов на периферии района обитания свидетельствует о том, что молодь выживает здесь за счет низкой плотности взрослых крабов, которые, скорее всего, выедают молодь в центральной части района.

На исследованных участках к северу от 57°00' с.ш. уловы самцов более 20 экз./лов. наблюдались у бровки шельфа на всем протяжении между 148°30' и 154°00' в.д., в Северо-Охотской впадине и на ее склонах в районе меридиана 152°00' в.д. Между 152°30' и 154°00' в.д., где материковый склон наиболее крутой, высокие уловы распространялись до глубины 490 м. По направлению к горлу залива Шелихова уловы резко снижались, и восточнее 154°30' в.д., вследствие сильных течений в желобе Шелихова и неразвитости зоны осадконакопления, крабы встречались редко и единично. Локальное промысловое скопление крабов отмечено на акватории залива на глубинах 170–300 м.

Многочисленные неровности дна в виде локальных понижений (желобы, каньоны, впадины), образованные изгибами изобат на краю шельфа и на материковом склоне, во всех случаях способствовали более интенсивному осадконакоплению, и в них наблюдались крупные агрегации краба. Склоны впадин, вследствие повышения скорости течений, были благоприятны для самок в период выклева личинок и молоди, находившей там различные естественные укрытия. При промысле краба в этих местах, в частности, на участке от 56°00' до 56°10' с.ш., между 149°00' и 150°00' в.д., конусовидные ловушки часто переворачивались, приходили без улова, но с большим количеством губок (особенно *Fakellia cribrosa*), а иногда с мощными стволами горгоняриевого коралла *Primnoa resedaeformis*.

В целом наибольшие уловы самцов отмечались в нижней части шельфа, вплоть до его бровки, что связано с распределением половозрелых самок. Высокие уловы наблюдались и на участке, соответствующем центру Лисянского круговорота (58°00' с.ш., 147°00' в.д.), где на илистых осадках, согласно траловой съемке 2000 г., при высокой биомассе бентоса обитала в большом количестве молодь краба и проходили первые спаривания у самок с мелкомерными широкопалыми самцами. Глубже 200-метровой изобаты плотность скоплений постепенно снижалась, расположение наиболее крупных из них зависело от особенностей орографии, осадконакопления и, особенно, от локализации агрегаций самок.

В отличие от общих уловов самцов, наибольшие уловы коммерческих самцов были существенно смещены в сторону увеличения глубины (рис. 23), так как у бровки шельфа в уловах, с одной стороны, часто встречались перелинявшие крабы во 2-й стадии состояния панциря (ССП) или крабы в 3-0-й ССП, не набравшие после линьки необходимой массы, а с другой стороны, обнаруживались скопления самцов с иным качественным составом, где было много «старых» крабов.

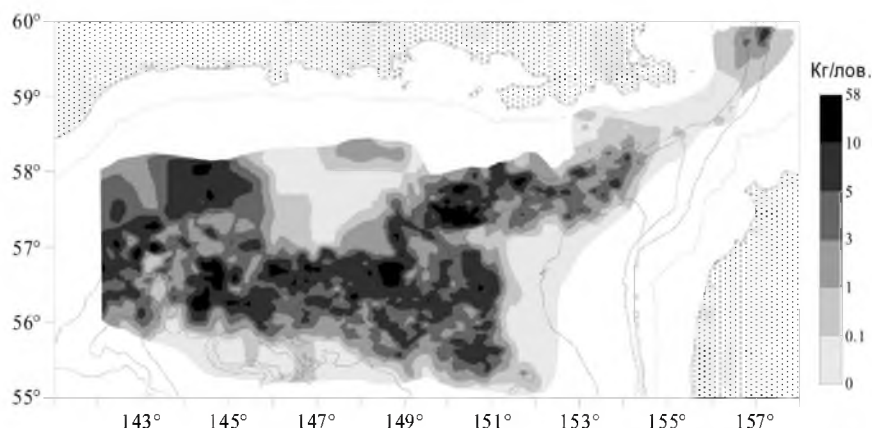


Рис. 23. Распределение коммерческих уловов *C. orilio* (кг/лов.) по данным промыслового лова в 1992–2007 гг. Изобаты, как на рис. 22

4.1.2.2. Распределение самцов в зависимости от состояния панциря и морфотипа клешни

В целях изучения функционирования популяции было рассмотрено пространственное распределение самцов, находящихся в различных стадиях состояния панциря, большинство из которых – широкопалые крабы, и отдельно – распределение такой немногочисленной группы в уловах ловушек, как узкопалые самцы. Узкопалые самцы представляют особую группу крабов, пребывающих на этапе роста и потому не достигших дефинитивных размеров, в то время как преобладающее большинство самцов в уловах уже претерпело терминальную линьку и перестало расти. Заметную часть улова (более 10%) узкопалые самцы представляли у бровки шельфа, особенно в Притауйском районе (севернее 57°00' с.ш., между 149°00' и 151°00' в.д.), и на отдельных участках материкового склона на глубине более 270 м (рис. 24). От весны к осенне-зимнему периоду доля узкопалых самцов в уловах снижалась в среднем с 7 до 4%, особенно эти изменения коснулись крабов в глубоководной зоне, что в целом связано с их частичной линькой осенью и превращением в широкопалых самцов.

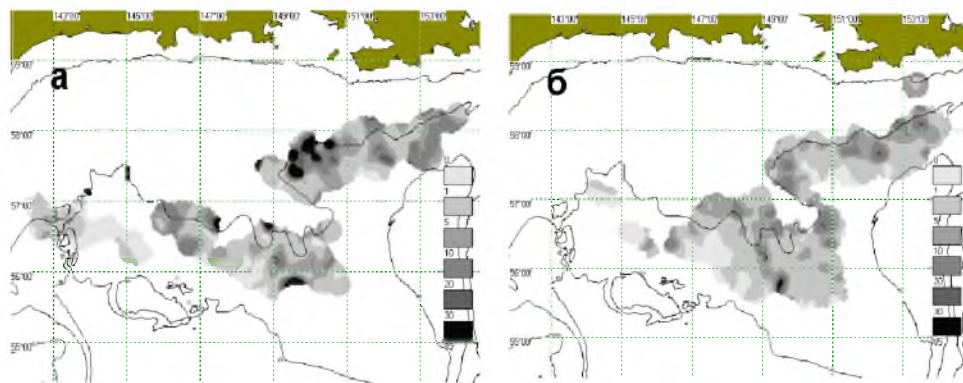


Рис. 24. Распределение доли узкопалых самцов *C. orilio* в уловах ловушек (%) в апреле–июле (а) и сентябре–декабре (б) по данным 1995–2007 гг. Изобаты 100, 200, 500 м

В мае – июне крабы начинали линять с внутренней и внешней сторон кромки шельфа на глубинах 190–220 м, редко до 300 м и их поля распределения имели вид отдельных локальностей (рис. 25, а). В течение июля – августа эти зоны с каждым месяцем расширялись в сторону глубоководных участков материкового склона и в сентябре – декабре обнаруживались также на предельных глубинах обитания краба-стригуна (380–500 м) (рис. 25, б).

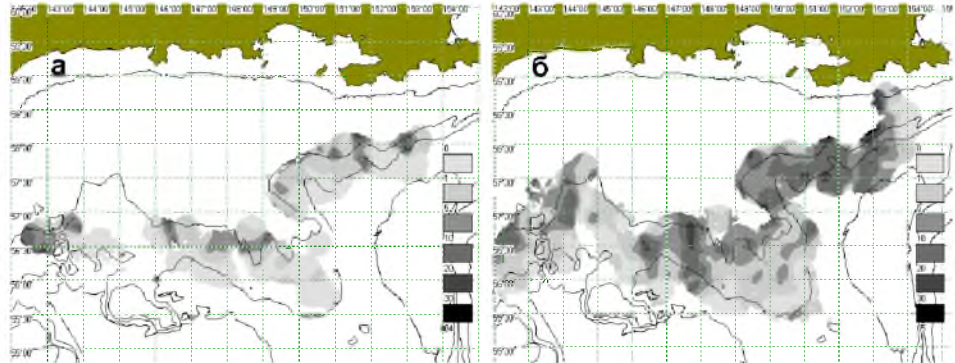


Рис. 25. Распределение доли самцов *S. orilio* во 2-й стадии состояния панциря в уловах ловушек (%) в мае–июне (а) и сентябре–декабре (б) по данным 1995–2007 гг. Изобаты, как на рис. 22

Линьку в конце лета – осенью подтверждают наблюдения, выполненные на одном из участков акватории в северо-восточной части Охотского моря в 2002 г. Было замечено резкое снижение в уловах доли узкопалых самцов в сентябре – октябре, по сравнению с июнем – июлем: с 12 до 3%. При этом достоверных изменений в размерном составе широкопалых и узкопалых самцов не произошло. Вместе с тем в сентябре – октябре появились широкопалые самцы во 2-й ССП, которые составили 16,7% от их общего количества. Подробно этот случай рассмотрен при изложении данных о терминальной линьке (см. раздел 4.5).

Весной у бровки шельфа линяют узкопалые самцы, нашедшие надежные укрытия для линьки. В отсутствие убежищ или при их занятости у линяющих крабов возникает риск травмирования и гибели, так как взрослые самцы, способные нанести травмы незащищенным крабам с еще мягким панцирем, сконцентрированы в этом же батиметрическом диапазоне, в прилегающих зонах размножения. Не найдя свободных безопасных для линьки укрытий, остальная часть узкопалых самцов спускается в зону материкового склона, где плотность взрослых самцов в конце лета и осенью невысока, вследствие их смещения ранней весной к бровке шельфа, в области концентраций самок. Заняв новые удобные участки, узкопалые самцы линяют. Поэтому сроки линьки оказываются сдвинутыми на конец лета. В результате перелинявшие крабы появляются в уловах на материковом склоне в сентябре–декабре.

Крабы, находившиеся в 3-0-й ССП, составляли большую часть в уловах на глубине более 240–250 м, а их доля закономерно увеличивалась с нарастанием глубины (рис. 26, а).

Самцы в 3-1-й ССП, наоборот, проявляли тенденцию доминирования у внешней кромки шельфа на глубинах 200–220 м и более (рис. 26 б), особенно в местах скопления самок (раздел 4.1.2.3). Крабы в 3-2-й и 4-й ССП представлены исключительно в местах скопления самок и около них (рис. 26 в, г).

Наибольшая численность самцов этой категории всегда отмечалась у бровки шельфа.

Пространственное распределение крабов в 3-2-й и 4-й ССП сходно, что свидетельствует об их слабой миграционной активности, и наоборот, существенные различия, выявленные для крабов во 2-й, 3-0-й и 3-1-й ССП, позволяют считать их более мобильными. После линьки пищевые потребности крабов очень высоки и они интенсивно ведут поиск пищи, много передвигаются и смещаются на глубоководные участки. После периода нагула большая часть крабов (в 3-1-й ССП) концентрируется в зонах скопления самок и на их периферии. Там они остаются до конца жизни, принимая участие в репродуктивном процессе.

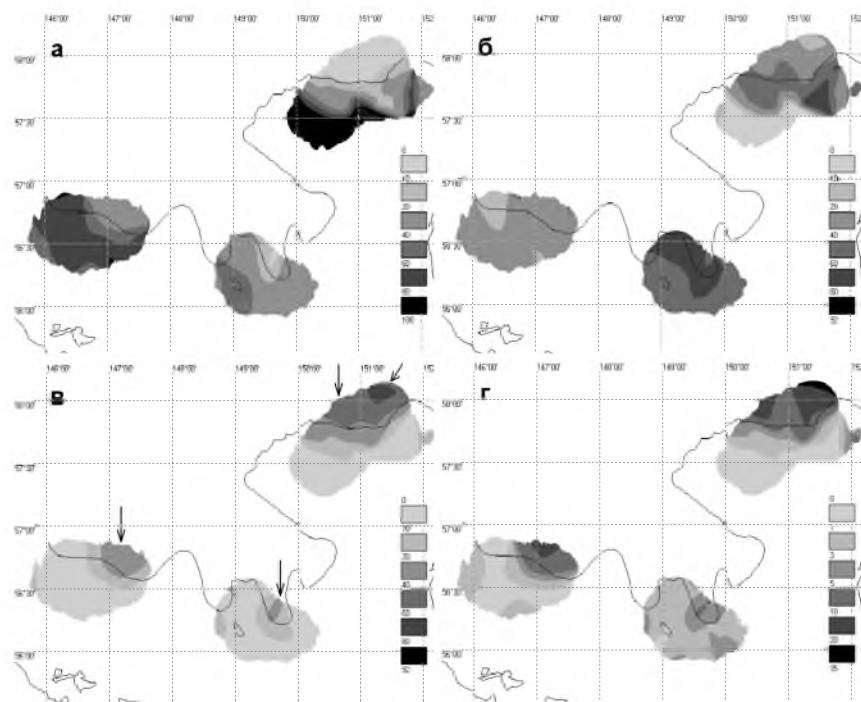


Рис. 26. Распределение самцов *S. orilio* в 3-й и 4-й стадиях состояния панциря (в % от общего вылова самцов) на акватории, исследованной в 1996 г.: а – 3-0-й ССП, б – 3-1-й ССП, в – 3-2-й ССП, г – 4-й ССП. Стрелками отмечена локализация наиболее плотных скоплений самок

4.1.2.3. Распределение самок и структура зон размножения

Объемные и детальные данные, собранные при промысле краба, в том числе крабовыми ловушками с мелкой ячейей и трубачеловными ловушками, позволили очертить скопления половозрелых самок и изучить структуру поселений краба-стригуна на этих участках. В уловах ловушек встречались практически только терминальные самки, т.е. более не линяющие с момента достижения половозрелости. В этом разделе рассматривается именно эта категория самок. Распределение половозрелых самок представляет собой узкую цепочку локальных скоплений, тянущуюся вдоль всей нижней части шельфа и его бровки (рис. 27).

Крупные скопления их найдены в средней части шельфа в северо-восточной и северо-западной частях моря на глубинах 120–150 м. Отдельные мозаичные пятна скоплений выявлены на глубине до 450 м, большинство из них расположены на крутых склонах. В целом основные концентрации икражных самок сосредоточены в диапазоне глубин от 160 до 330 м, в местах повышенной динамики вод. Некоторые из них соответствовали зонам высокой биомассы бентоса, например в Притауйском районе. Уловы самок часто превышали 10 экз./лов., достигая иногда 100–650 экз./лов. Длинная цепочечная структура скоплений, при которой самки везде в исследованном районе занимали приблизительно одинаковый узкий диапазон глубин, показывает, что из участков на шельфе молодые крабы мигрируют в основном в направлении увеличения глубины.

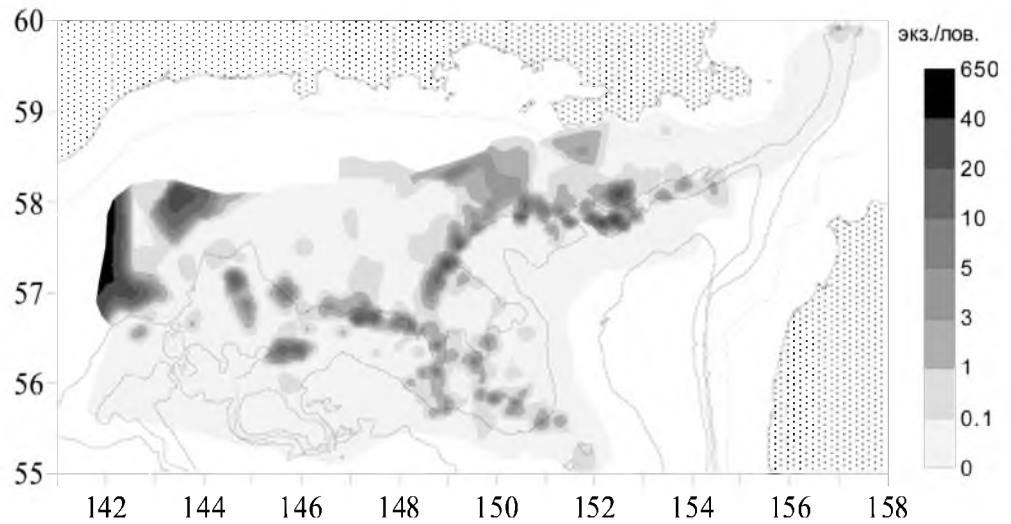


Рис. 27. Распределение половозрелых самок *C. opilio* (экз./лов.) по данным 1992–2007 гг. Изобаты, как на рис. 22

Более подробно структура зоны скоплений самок, которую можно трактовать как зону размножения, исследована по материалам 2004 г. На участке от 55°19' до 56°05' с.ш. между 149°45' и 151°30' в.д. на глубинах 240–330 м с сентября по ноябрь было выполнено 28 биологических анализов (3 293 экз.), проведено 157 визуальных наблюдений (станций) по определению уловов самцов и самок и оценке доли самцов в 3-2-й и 4-й ССП.

По многолетним наблюдениям там, где в уловах встречалось много самок, практически всегда присутствовало значительное количество «старых» самцов с сильно потемневшим и даже черным панцирем в 3-2-й и 4-й ССП. Поэтому принадлежность станции к зоне размножения определялась не только по наличию в уловах самок, но и по присутствию большого количества самцов поздних стадий состояния панциря. Их доля составляла более 20%, при том, что часть самок может выходить наружу сквозь ячейку ловушек. В результате была получена следующая картина структуры зоны размножения краба-стригуна опилио (рис. 28).

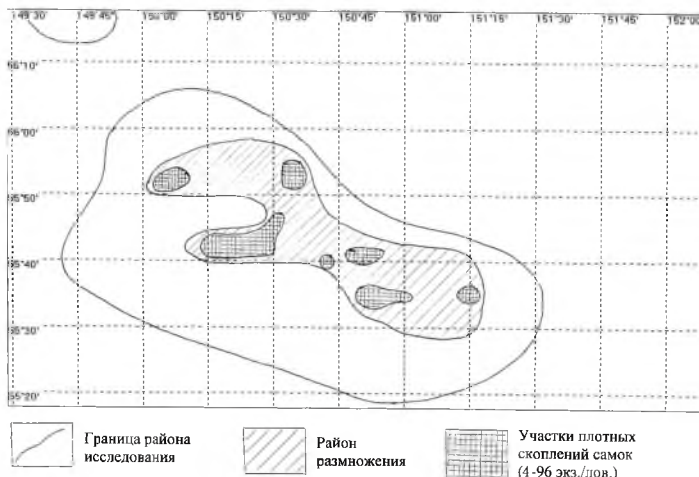


Рис. 28. Пространственная структура одной из зон размножения *C. opilio* в северной части Охотского моря по данным 2004 г.

Наиболее плотные скопления самок располагались на расстоянии 10–18 км друг от друга, многие из них вытягивались вдоль изобат (с запада на восток) и узкой полосой шириной около 5 км тянулись на 15–17 км. Наибольший улов самок составил 96 экз. на прямоугольную ловушку, наименьший – 4 экз./лов. Часто в ловушках доминировали самки, а самцы были представлены единично. Однако на периферии скоплений самок количество самцов было велико. В пределах локального скопления можно встретить несколько агрегаций самок, резко отличающихся по развитию наружной и внутренней икры и по стадиям состояния панциря, означающим, что достигнувшие в один и тот же год репродуктивного состояния самки держатся вместе на протяжении многих лет.

Среди самцов доминировали широкопалые крабы (99%). Основную нагрузку по воспроизводству несут самцы в 3-1-й ССП, составлявшие 41–44% улова, а также крабы со старым темным панцирем 3-2-й и 4-й ССП, доля которых в скоплениях самок в среднем составляла 36%, в пределах зоны размножения – 30%, а на смежных акваториях – 16% (рис. 29).

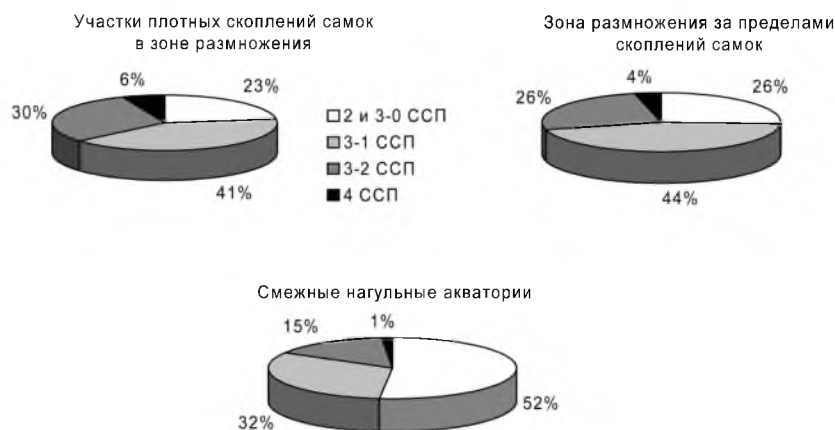


Рис. 29. Распределение самцов краба-стригуна опилио по стадиям состояния панциря из уловов ловушек в зоне размножения и за ее пределами

Самцы ранних стадий состояния панциря (2-я и 3-0-я) в зоне размножения составляли небольшую часть по сравнению со смежными нагульными акваториями. Постепенное увеличение доли в уловах крабов с темным старым панцирем по мере приближения к крупным скоплениям половозрелых самок и сопряженность этих групп на многих других участках района исследований приводит к заключению, что старые крабы являются полноценными производителями.

4.1.2.4. Состав уловов и размерное распределение

Экспериментальный ловушечный лов, предпринятый в 1990-х гг., позволил уточнить предельные размеры краба-стригуна опилию и оценить корректность определения его подвигового статуса. По результатам этих работ установлено, что максимальный размер самцов составляет 166 мм.

Уловы промысловых ловушек характеризовались доминированием самцов, прошедших терминальную линьку и значительно более крупных, чем в траловых уловах, главным образом размером более 70 мм. В районах промысла (глубины >160 м) размерный состав самцов обычно имеет вид одновершинной кривой с распределением, близким к нормальному. Самцы от 70 до 100 мм в среднем составляют 9% от общего улова, остальной улов приходился на крабов промыслового размера (более 100 мм). Около 94% улова составляли широкопалые самцы, а 6% – узкопалые (рис. 30).

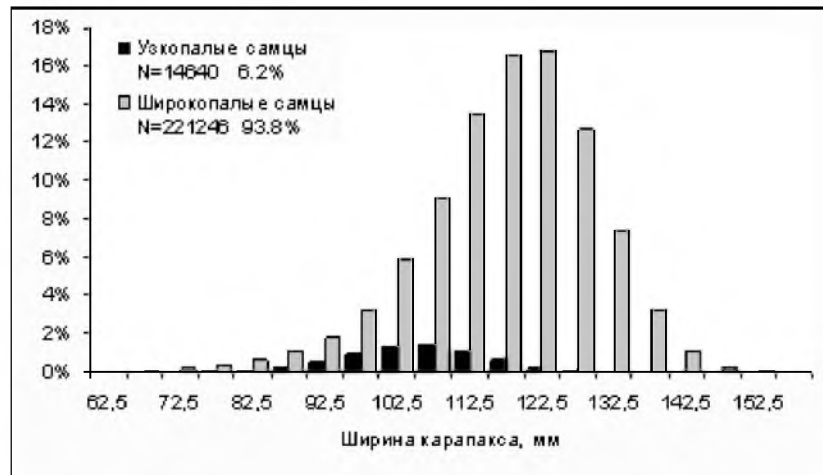


Рис. 30. Размерный состав широкопалых и узкопалых самцов *C. opilio* из уловов ловушек в районах промысла на глубинах 160–510 м по данным 1998–2007 гг.

В редких случаях в уловах доминировали узкопалые самцы, доля которых достигала 83% от их общего количества, однако это наблюдалось только в При-тауйском районе. Особенно редко встречались узкопалые самцы на участках скопления самок.

В рассмотренном выше примере зоны размножения, расположенной на материковом склоне (раздел 4.1.2.3), численность узкопалых самцов была минимальна в плотных скоплениях самок, составляя около 1% от числа всех самцов. Также случайно они встречались и в остальной части зоны размножения. В местах нагула их доля в уловах достигала 3%. На всех исследованных участках

среди широкопалых самцов преобладали особи размерной группы 120–125 мм (рис. 31).

На участках скопления самок относительно высока была доля самцов этой категории размером около 80 и 100 мм. В остальной части зоны размножения, где самок в уловах не было, доля широкопалых самцов менее 100 мм была заметно ниже (17% против 21%). При переходе в места нагула она еще более снижалась (до 12%). Этот пример показывает, что широкопалые самцы размером менее промысловой меры (100 мм) представляют весомый репродуктивный потенциал и при определенных условиях они могут принимать участие в размножении.

Однако, с другой стороны, в случае перелова крупных промысловых самцов доля мелких половозрелых самцов («пигмеев») может возрасти, что приведет к измельчанию и деградации популяции.

Большую часть уловов ловушек составляли крабы в 3-й ССП. Пищевая активность у перелинявших крабов во 2-й ССП невысока и в летне-осенний период их доля в уловах ловушек редко превышала 20% от общего количества крабов. Однако на отдельных локальных участках они могут достигать 80%, причем 90–95% из них – широкопалые самцы. Эти редкие случаи объясняются тем, что до терминальной линьки узкопалые самцы предрасположены к образованию агрегаций высокой плотности. Они не агрессивны по отношению друг к другу, как широкопалые, поэтому держатся вместе. Терминальная линька у них проходит синхронно, в связи с этим со временем большую часть улова в таких скоплениях составляют крабы во 2-й ССП. Так, в июле 2007 г. на глубине 213 м основу уловов составляли узкопалые самцы в 3-1-й ССП (45%), пропустившие весеннюю линьку, и широкопалые самцы во 2-0-й ССП (42%).

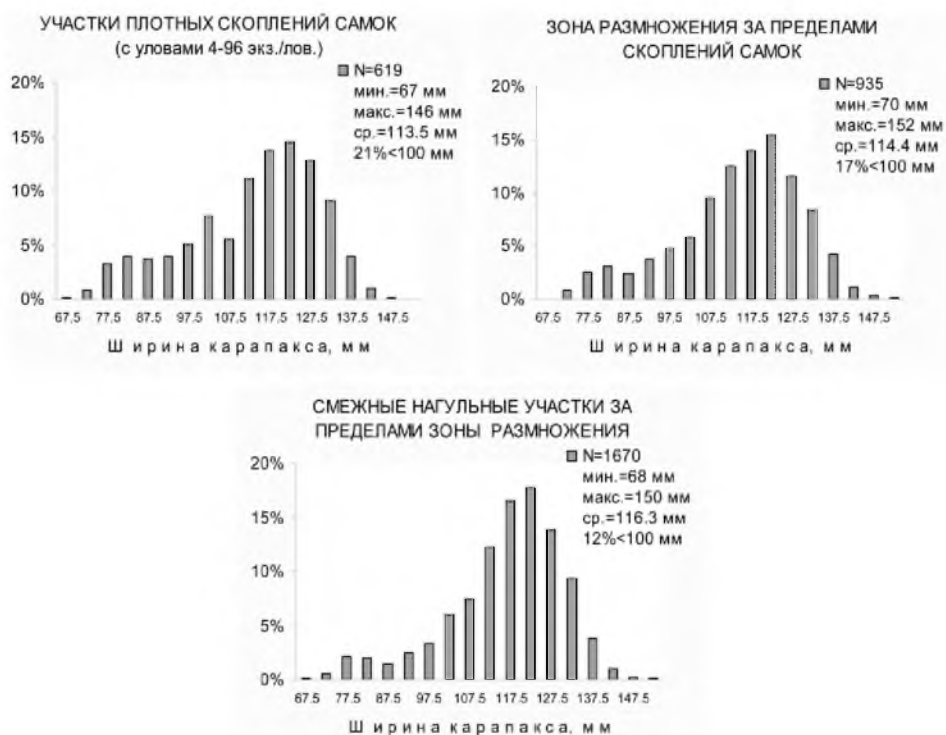


Рис. 31. Размерный состав широкопалых самцов *C. orilio* из уловов ловушек в зоне размножения и на ее периферии

О том, насколько сложны и устойчивы иерархические отношения между крабами, позволяет понять сравнение уловов краба-стригуна, отобранного на шельфе и материковом склоне, а также из трала и ловушек. Ловушечная съемка, проведенная в 2001 г. на глубинах 130–190 м, показала, что на шельфе между 146°00' и 149°15' в.д. так же, как на смежных участках материкового склона между 146°00' и 151°00' в.д. (в промысловых районах), в уловах преобладают широкопалые самцы (91%), но значительно больше среди них было мелкоразмерных крабов (рис. 32). При этом доля широкопалых самцов размером от 53 до 100 мм составила 36%, в то время как в районах промысла она снижалась до 9%.

Судя по траловым уловам, полученным в 2000 г. на той же акватории, преобладание широкопалых крабов в уловах ловушек наблюдалось при доминировании в шельфовой группировке узкопалых самцов (71%) с модой 65–70 мм.

Для наиболее корректного сравнения траловых (2000 г.) и ловушечных (2001 г.) уловов самцов необходимо подобрать выборки широкопалых крабов размером от 70 до 150 мм по ширине карапакса. Траловая и ловушечная съемки на шельфе были выполнены в одних и тех же координатах с разницей во времени в один год, что позволяет ожидать удовлетворительного сходства сравниваемых выборок. Модальные группы самцов в материалах, собранных разными методами, совпадают (рис. 33). Обращает на себя внимание также большое сходство в соотношении частот размерных групп крабов от 90 до 135 мм, если не учитывать некоторых отклонений кривой, вызванных малым объемом выборки из трала (184 экз.). Самцы размером менее 90 мм, очевидно, в большей степени оттесняются крупноразмерными крабами у входа в ловушки. Полученные результаты носят предварительный характер, однако можно утверждать, что нисходящая часть кривой отражает размерный состав широкопалых крабов в уловах ловушек.

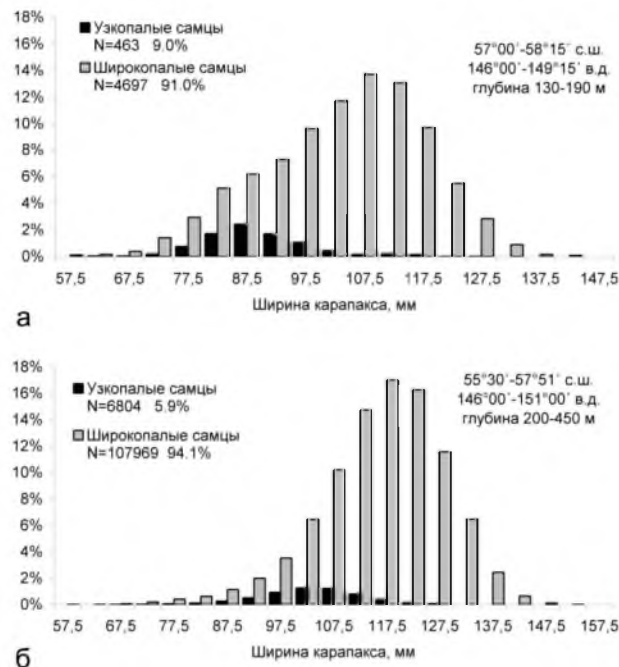


Рис. 32. Размерный состав широкопалых и узкопалых самцов *C. opilio* из уловов ловушек на шельфе (а) и верхней части материкового склона (б) по данным 1999–2007 гг.

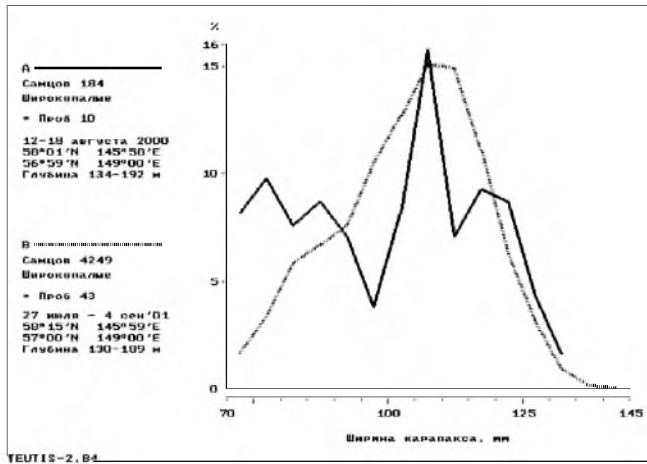


Рис. 33. Размерный состав широкопалых самцов размером 70–145 мм на североохотоморском шельфе в уловах трала в 2000 г. (А) и ловушек в 2001 г. (В)

Самки стригуна обычно плохо облавливаются ловушками. Обладая меньшими размерами по сравнению с самцами, часть их свободно выходит из ловушек через ячейку дели. Наиболее крупные самки остаются в ловушке, их размер, как правило, более 60 мм и практически все они половозрелые (рис. 34).

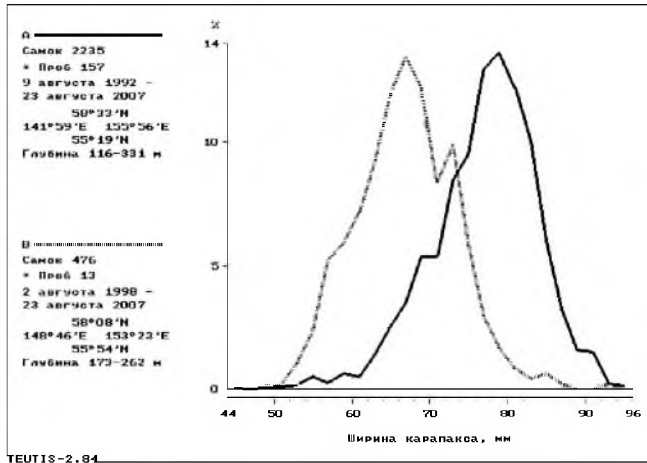


Рис. 34. Размерный состав самок *S. orilio* из уловов промысловых ловушек с крупной (А) и мелкой (В) ячейки дели в северной части Охотского моря в 1992–2007 гг.

Неполовозрелые самки в крабовых ловушках были очень редки, что может быть связано их особыми взаимоотношениями с самцами и локализацией самок за пределами района промысла. Иногда порядки на промысле комплектовались ловушками с ячейкой размером от 40x40 до 50x50 мм. В этом случае прилов самок резко возростал, появлялись особи размером менее 50 мм. Максимальный размер самок стригуна опилио составил 98 мм.

Анализируемая база данных по количественному составу и биологическому состоянию краба-стригуна опилио из уловов промысловых крабовых ловушек состоит из 5 785 проб (571 600 экз.). Объем данных характеризует размерный состав краба в период с 1992 по 2007 г. Использование данных ловушечных

съемок, проведенных на шельфе в 1992 и 2001 гг., позволило составить более целостную картину о состоянии популяции краба опилио. Обобщение этого массива данных проводилось путем анализа формы кривой размерного состава, величин модальных групп и средних размеров самцов из уловов в квадратах со стороной приблизительно 30 морских миль, или 56 км (1 градус по долготе и 30 минут по широте), на которые делили всю исследованную акваторию северной части Охотского моря.

Общее количество анализируемых квадратов составило 79, общая площадь – 244 тыс. км². Объем проб и число экземпляров в учетных квадратах существенно различались. Так, в квадрате 58°00'–58°30' с.ш., 146°00'–147°00' в.д. насчитывалось 4 пробы (484 экз.), а в квадрате 56°00'–56°30' с.ш., 149°00'–150°00' в.д. – 602 пробы (70 227 экз.) (рис. 35).

Разный объем проб оказывал некоторое влияние лишь на форму кривой и не затрагивал средние величины и моды, так как измерения ширины карапакса группировались в достаточно широкие 5-мм классы и общий объем проб в квадрате обычно превышал 100 экз.

Кривая размерного состава чаще всего имела 1, реже – 2, и лишь в отдельных случаях 3–4 вершины (рис. 36). Ясно прослеживалась связь многовершинности с объемом выборки: 2–4 вершины были характерны для выборок объемом менее 900 экз. Однако имелось 9 случаев одновершинности графиков при малой выборке (30–600 экз.). Более одной вершины на графике отмечалось при анализе данных из мест обитания краба с небольшими глубинами – от 70 до 150 м (рис. 36 б, г), примыкающих к охотоморскому побережью, а также из отдельных участков глубоководной периферии района обитания (рис. 36 в, 37). С увеличением глубины и объема выборок многовершинные кривые трансформировались в одновершинные, иногда принимая характерный вид, когда от присутствия в уловах мелкоразмерных крабов остается некий след: вместо вершины – точка перегиба (рис. 38).

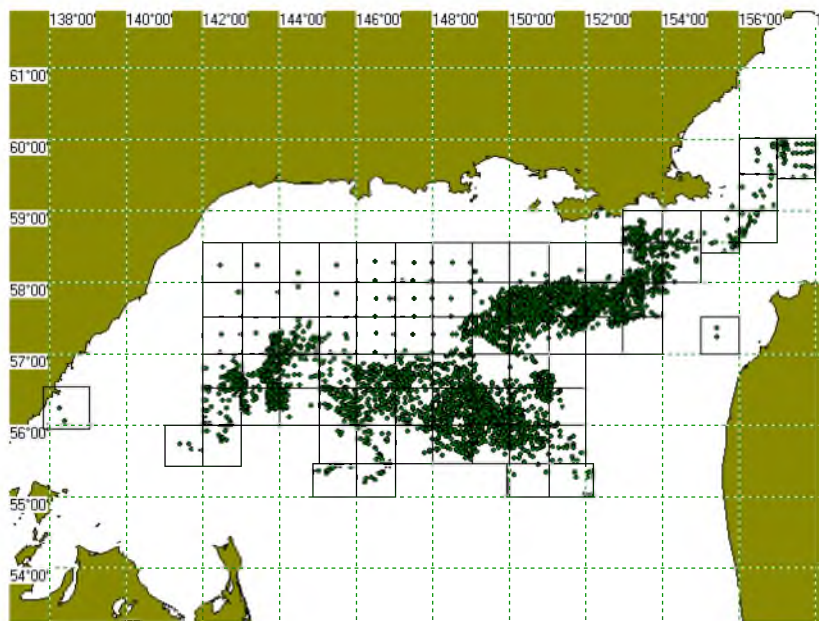


Рис. 35. Распределение проб краба опилио из ловушек по статистическим квадратам со стороной 30 морских миль

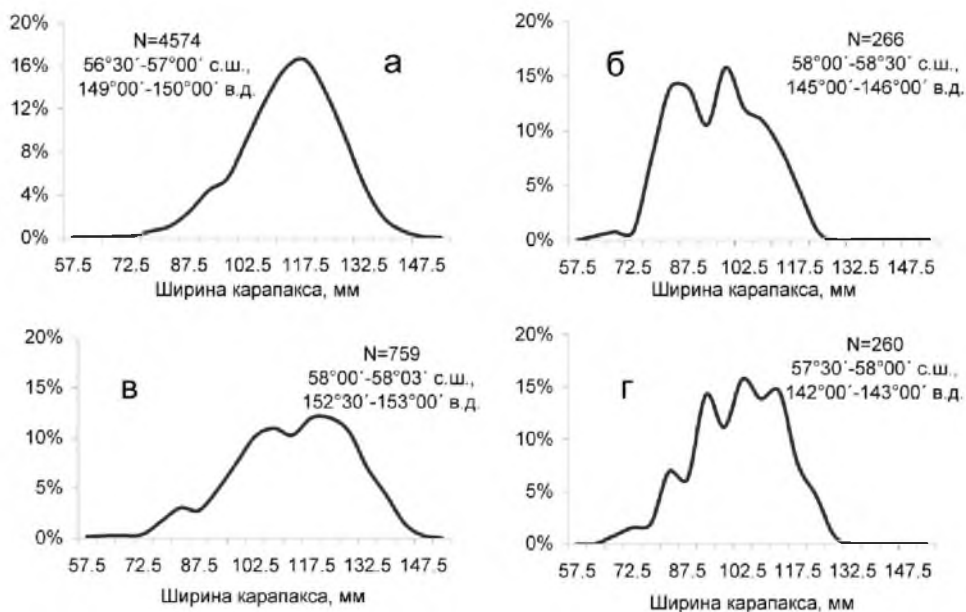


Рис. 36. Графики размерного состава самцов *C. orilio* из уловов ловушек, демонстрирующие наличие одно- (а), двух- (б), трех- (в) и четырехвершинной (г) кривых распределения

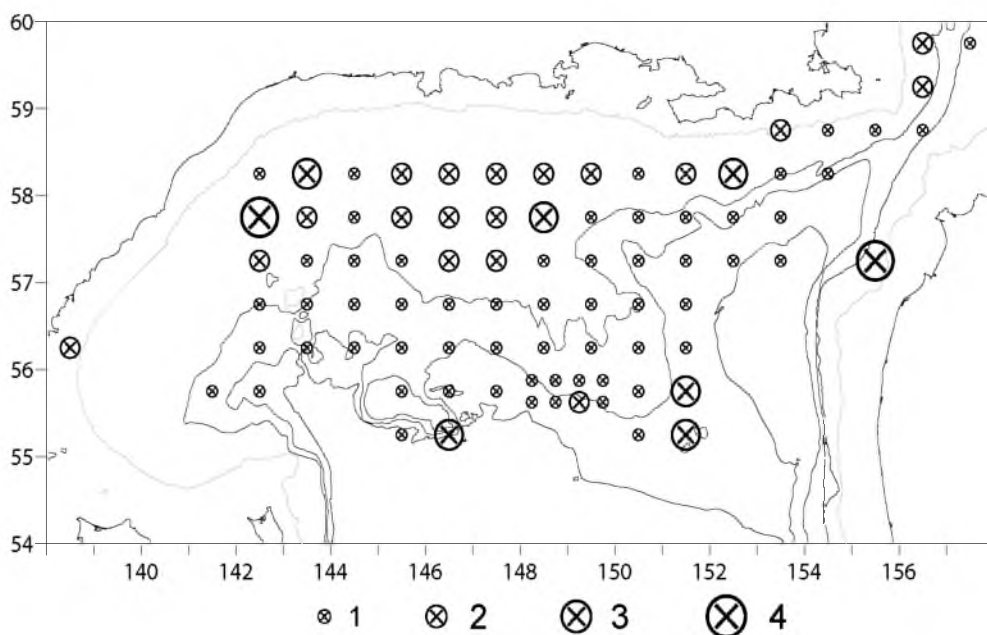


Рис. 37. Число пиков на кривой размерного состава самцов *C. orilio* из уловов ловушек в зависимости от места сбора. Изобаты, как на рис. 22

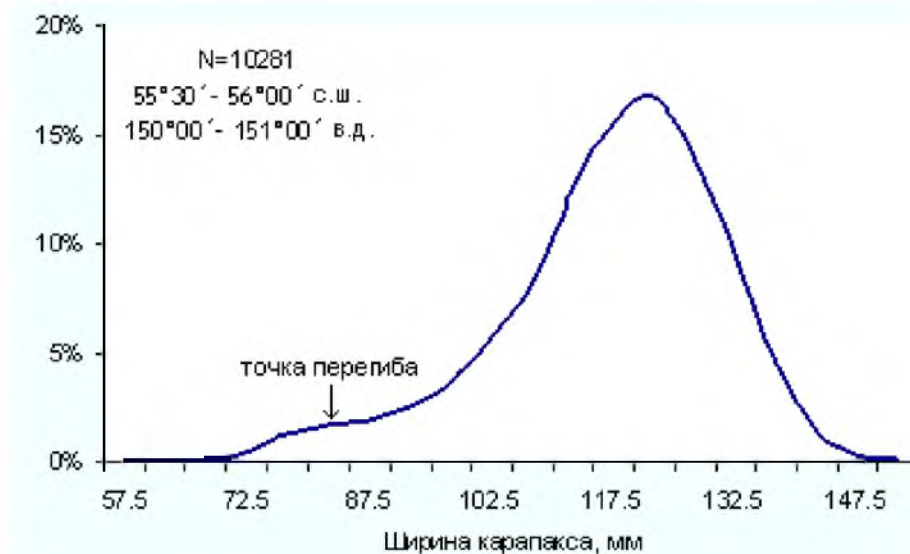


Рис. 38. Размерный состав самцов *C. opilio* на одном из участков материкового склона, демонстрирующий наличие повышенной доли мелкоразмерных крабов (70–90 мм) в ловушечных уловах

Многовершинные кривые были характерны для тех квадратов, которые находились близко к зонам обитания мелкоразмерных широкопалых крабов на шельфе, и, видимо, таким объяснением, как малая выборка, эта ситуация не ограничивается. Вероятно, дополнительные пики на графиках указывают на присутствие вне ловушек значительного количества крабов весьма широкого размерного диапазона, что подтверждают траловые данные (рис. 21). На шельфе размеры широкопалых самцов и доля наиболее крупных из них в среднем меньше, чем на материковом склоне (рис. 32). Конкурентные отношения между крупными и мелкоразмерными широкопалыми самцами по этой причине, видимо, менее острые, и крабам малых размеров становится значительно легче проникнуть в ловушку. Это ведет к сдвигу всей кривой размерного состава влево.

Дополнительные пики в диапазоне 80–90 мм на графиках, соответствующих некоторым глубоководным участкам, также указывают на обитание здесь мелкоразмерного краба. Однако более частое проникновение в ловушку мелких крабов (ослабление конкуренции) происходит, видимо, за счет их более высокой плотности или в результате резкого снижения количества крупных крабов на краю района обитания, что следует из материалов траловой съемки 1997 г. (рис. 15).

Средние размеры самцов, определенные для каждого квадрата, варьировали от 59 до 126 мм, моды — от 70–74 до 125–129 мм. Ошибка величин средних размеров составляла 0,1–1,4 мм (в основном 0,1 мм). Все значения средних размеров высокодостоверны ($p < 0,001$). Наименьшие величины средних размеров и мод отмечены для мелководных участков, наибольшие — для глубоководных (рис. 39).

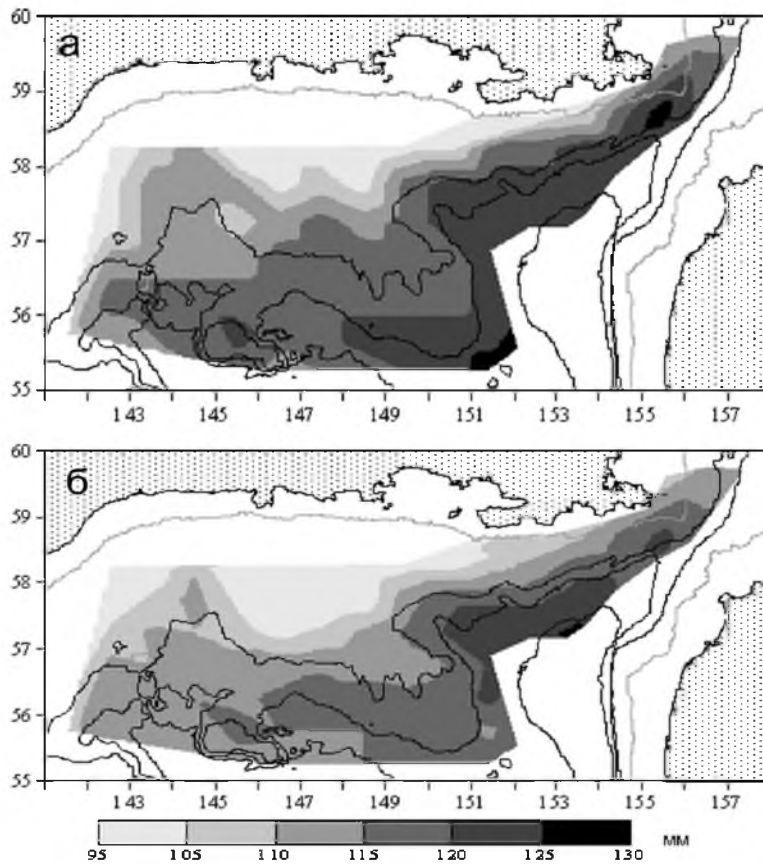


Рис. 39. Распределение величин модальных групп (а, мм) и средних размеров самцов *S. orilio* (б, мм) из уловов ловушек (осреднено для квадратов 30x30 морских миль). Изобаты, как на рис. 22

Анализ пространственного распределения средних размеров самцов указывает на их рост с увеличением глубины (рис. 40). Между средними размерами и глубиной обитания крабов на всех участках района в целом отмечена положительная корреляционная связь средней силы (рис. 41). Для рассмотренных на рисунке 40 примеров коэффициенты корреляции колебались от 0,47 до 0,59. Все коэффициенты высокодостоверны ($t_{\text{факт}} = 15,8-22,4$; $p < 0,001$). Связь ослабевала при увеличении площади выбираемого для анализа участка (в особенности от протяженности в меридиональном направлении) и продолжительности наблюдений.

Причина невысокой достоверности связи состоит в том, что на каждом отдельном участке в пределах выбранной акватории размерный состав краба-стригуна формировался под влиянием различных факторов (рельеф дна, тип донных осадков, расположение зон обитания молоди, ежегодные естественные колебания в соотношении размерных групп). Кроме того, в отдельные годы в ловушках в массовом количестве появлялись узкопалые крабы, которые встречались во всех диапазонах глубин. Их присутствие в ловушках значительно снижало средний размер самцов, приводя к ослаблению связи «размер-глубина».

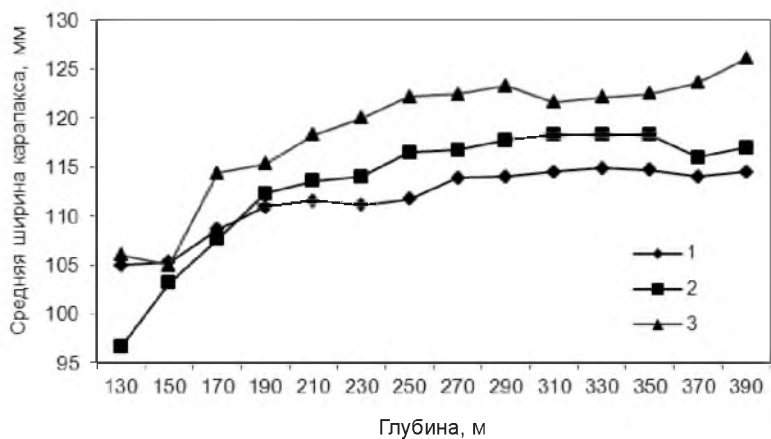


Рис. 40. Кривые зависимости средней ширины карапакса (мм) *S. orilio* в уловах ловушек от глубины обитания (м): 1 – северо-западный, 2 – центральный, 3 – северо-восточный участки

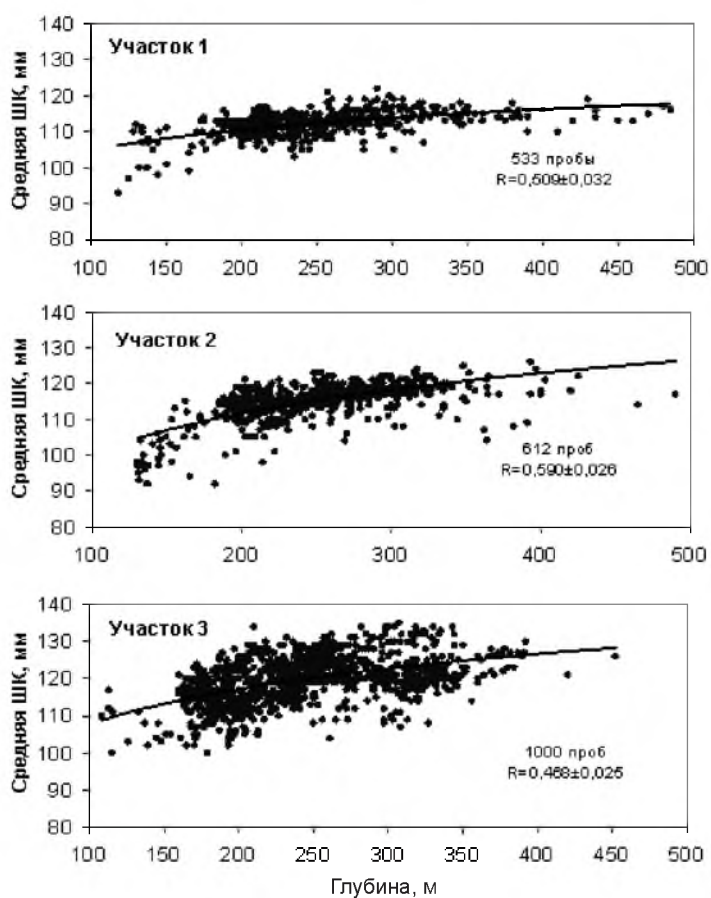


Рис. 41. Зависимость средней ширины карапакса самцов *S. orilio* от глубины обитания (м) на трех участках северной части Охотского моря

Однако если рассматривать средние размеры широкопалых самцов, то связь размеров с глубиной значительно повышается. Так, по данным, собранным на участке с координатами 57°00'–57°52' с.ш., 148°50'–150°15' в.д. в 2007 г., коэффициент корреляции среднего размера широкопалых самцов с глубиной составил $0,759 \pm 0,121$. Данный коэффициент обладает высокой достоверностью ($t_{\text{факт}} = 6,28$; $p < 0,001$).

О наличии мелкогабаритных крабов на материковом склоне свидетельствует спад на кривых для глубин более 300 м (рис. 40). Локализуются эти скопления на северо-восточной периферии банки Кашеварова, к северу от «многоугольника» между 148°20' и 149°40' в.д., на юго-восточной периферии района обитания краба-стригуна (к югу от 56°00' с.ш. и к востоку от 150°40' в.д.) и к северо-востоку от впадины ТИПРО (рис. 42).

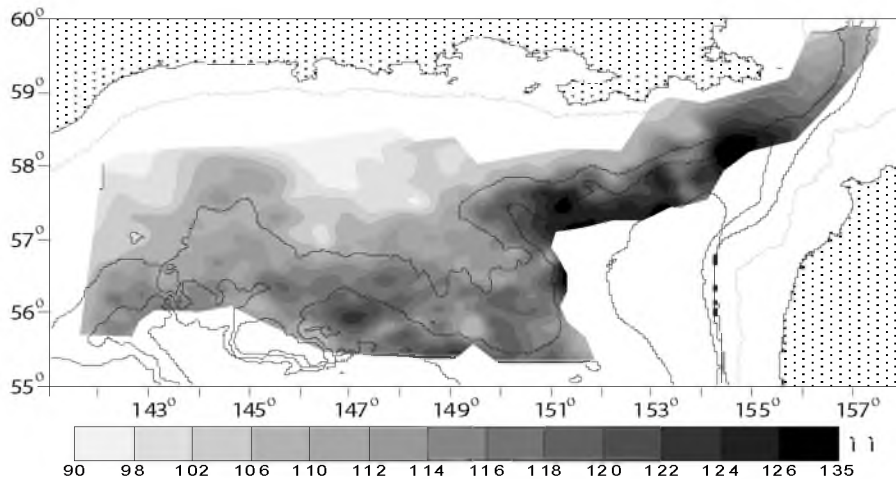


Рис. 42. Распределение средних размеров самцов *C. orilio* (мм) из уловов ловушек по данным 1992–2007 гг. (5 269 проб). Изобаты, как на рис. 22

Зависимость средних размеров крабов от глубины была настолько отчетливой, что изолинии средней ширины карапакса были практически параллельны линиям изобат (рис. 42). Увеличение средних размеров и, соответственно, повышение доли крупных крабов в уловах с увеличением глубины хорошо соотносится с миграциями самцов из шельфовой зоны, где подрастает многочисленная молодежь краба-стригуна (раздел 4.1.1), на периферийные участки обитания популяции, расположенные в верхней части материкового склона. Чем ближе к центрам скоплений молодежи находились промысловые участки, тем меньше в уловах ловушек был средний размер самцов.

Другая закономерность заключается в увеличении средних размеров самцов в уловах в направлении с запада на восток (рис. 39, 42). Среднегодовые значения ширины карапакса на западных участках составляли 113 мм, на центральных – 116 мм, на восточных – 119 мм.

То есть наблюдается устойчивая многолетняя широтная клина в изменчивости средних размеров краба опилию. О причинах такого распределения можно лишь предполагать. Очевидно, что условия обитания крабов в восточной части моря резко отличаются от условий в западной. Тугорослость крабов в западной

части промыслового района, очевидно, определяется более суровыми условиями обитания, а увеличение размеров на востоке обусловлено еще и тем, что туда в процессе онтогенетической миграции добираются наиболее крупные и сильные особи.

Дополнительные пики на кривой размерного состава, ее сдвиг влево, низкие величины средних размеров и модальных групп самцов указывают на высокую численность мелкоразмерных крабов. Эта взаимосвязь была использована для косвенного определения расположения локальных центров обитания молоди. По некоторым из них, не выявленным по материалам траловых съемок, дают дополнительные сведения. В северной части Охотского моря между меридианами $142^{\circ}00'$ и $156^{\circ}00'$ в.д. по распределению мод 95–105 мм выделены два отдельных шельфовых участка наиболее вероятного сосредоточения молоди самцов: между $142^{\circ}00'$ и $144^{\circ}00'$ в.д., $145^{\circ}00'$ и $154^{\circ}00'$ в.д. (рис. 39). Кроме того, имеются локальные скопления молоди на материковом склоне к югу от $56^{\circ}10'$ с.ш.: (1) между $145^{\circ}00'$ и $145^{\circ}30'$ в.д., (2) $146^{\circ}00'$ и $147^{\circ}00'$ в.д., (3) $149^{\circ}00'$ и $150^{\circ}00'$ в.д., (4) $151^{\circ}00'$ и $152^{\circ}00'$ в.д. (рис. 43).

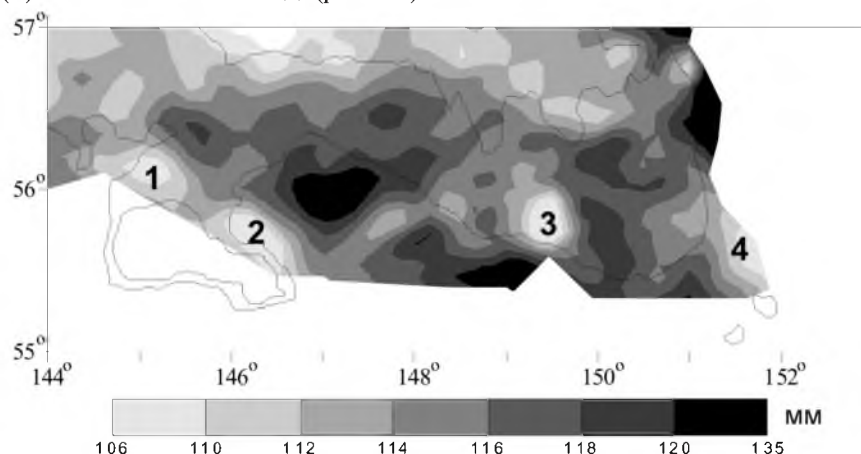


Рис. 43. Распределение средних размеров самцов (мм) из уловов ловушек и места локализации молоди на материковом склоне (обозначены цифрами 1–4). Изобаты 200 и 300 м

4.2. Миграции

В процессе развития крабы-стригуны совершают онтогенетические миграции. Онтогенетическими миграциями называют закономерные перемещения животных между различными по условиям средами обитания, пространственно дифференцированными одна от другой. Данный тип миграций определяется изменением условий существования в местах обитания или изменением требований животных к этим условиям на разных этапах развития (Клаудсли-Томпсон, 1982). У краба-стригуна онтогенетические миграции на бентосной стадии вызываются изменением требований к условиям обитания во время полового созревания. Они обеспечивают расселение вида, пространственную разобщенность скоплений молоди и взрослых крабов, препятствуя массовому выеданию крабов младших возрастов старшими.

Поскольку в уловах ловушек представлены главным образом широкопалые

самцы, то все выявленные выше взаимосвязи (раздел 4.1.2.4) относятся, в первую очередь, к этой категории крабов. Однако широкопалые самцы прекращают рост и, как будет отмечено ниже, с каждым годом утрачивают активность к передвижению. Пережив период терминальной линьки в пределах шельфа, крабы в большинстве своем не выходят на материковый склон. Проследить передвижения мигрирующих и постепенно подрастающих узкопалых самцов по данным ловушечных сборов не удастся: они редки и единичны. Привлечение массового материала и анализ среднего размера узкопалых самцов по квадратам показывает, что общая тенденция увеличения размеров с глубиной для узкопалых самцов сохраняется так же, как и для широкопалых (рис. 44), и это по-настоящему убедительно доказывает наличие направленных онтогенетических миграций крабов с шельфа. Вместе с тем ловушечные сборы фиксируют нахождение лишь остановившихся в росте широкопалых самцов, в которых превратились узкопалые самцы, поэтому закономерные изменения средних размеров соблюдаются и для широкопалых самцов. Анализ размерного состава широкопалых самцов с этой точки зрения дает хорошие результаты по выявлению онтогенетических миграций краба-стригуна. При этом нельзя не учитывать, что в пределах материкового склона дальность перемещений широкопалых самцов в первые год-два после терминальной линьки довольно значительна (раздел 4.3). Чем крупнее самец, тем большее расстояние он способен пройти, перемещаясь с большей скоростью, поэтому на глубоководных перифериях района обитания крабы крупнее.

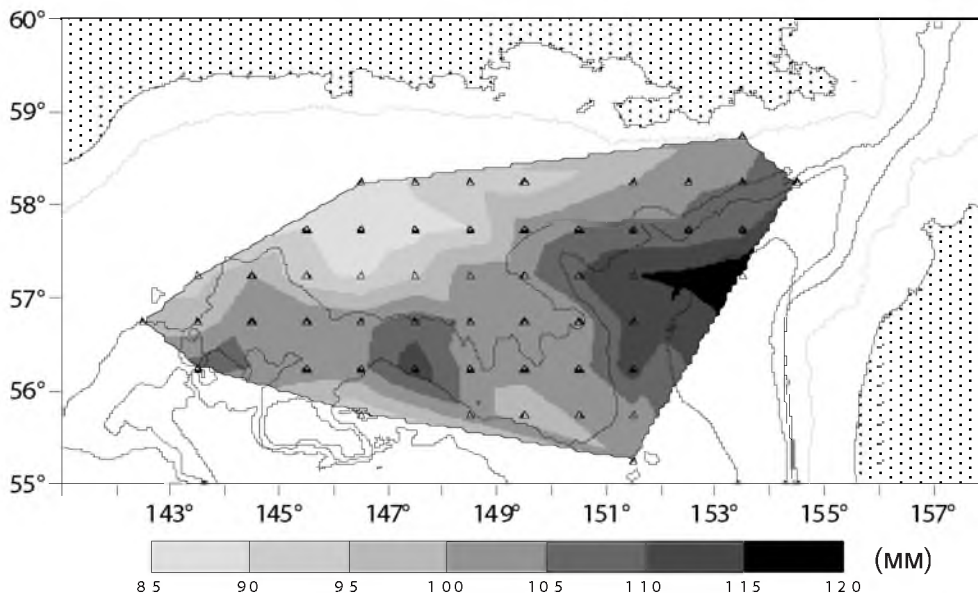


Рис. 44. Распределение узкопалых самцов *C. opilio* средних размеров (мм) из уловов ловушек (осреднено для квадратов 30x30 морских миль, треугольниками отмечены центры квадратов)

Миграции краба-стригуна протяженные: основные места локализации молоди, согласно траловым и ловушечным сборам, расположены на шельфе, а взрослые крабы чаще встречаются и образуют плотные агрегации у внешнего края шельфа и на материковом склоне, где они переходят к оседлому образу

жизни. Именно такое распределение крабов дают ловушечные сборы. Если из центров обитания молоди провести векторы в направлении увеличения средних размеров и модальных групп самцов (рис. 39) и уменьшения количества пиков (рис. 37), то будет получена картина хода онтогенетических миграций (рис. 45). На участке $57^{\circ}00' - 58^{\circ}00'$ с.ш., $144^{\circ}00' - 145^{\circ}00'$ в.д. сходятся пути миграций самцов из двух крупных центров обитания молоди, лежащих к северо-западу и северо-востоку от данного участка. В результате этих направленных перемещений крабов здесь часто образуются их концентрации промыслового значения. Далее эти смешанные скопления направляются в южном направлении, где в период нагула на обширных площадях материкового склона крабы рассредоточиваются.

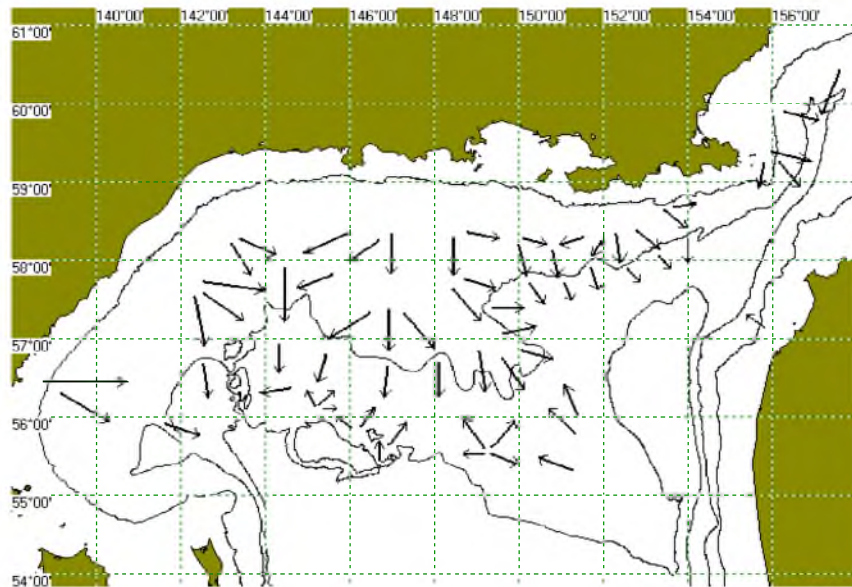


Рис. 45. Представление о направлениях онтогенетических миграций *C. orilio*, составленное по многолетним данным об особенностях размерного состава самцов в ловушках

На участках к югу от $57^{\circ}00'$ с.ш. между $148^{\circ}00'$ и $151^{\circ}00'$ в.д. скопления взрослых крабов на материковом склоне образуются главным образом за счет миграции крабов с северного шельфа и, частично, за счет поколений, обитающих на материковом склоне. В Притауйском районе севернее $57^{\circ}00'$ с.ш., между $149^{\circ}00'$ и $154^{\circ}00'$ в.д. промысловые скопления краба формируются преимущественно за счет их миграций из шельфовой зоны, где, в отличие от других районов, центры сосредоточения молоди расположены на сравнительно небольшом удалении от промысловых скоплений.

Таким образом, и по ловушечным, и по траловым сборам выяснено, что по мере роста и развития крабы-стригуны совершают миграции по направлению от шельфа в зону материкового склона. Значительная часть крабов превращается в широкопалых самцов в пределах шельфа, где они отличаются мелкими размерами. Сопоставление данных из уловов трала и ловушек приводит к за-

ключению, что эта часть группировки занята в воспроизводстве, в том числе в первом осеменении самок. За счет миграций узкопалых самцов из зоны шельфа пополняется их численность на материковом склоне. К этому времени узкопалые самцы достигают крупных размеров. Терминальная линька таких самцов проходит в основном в весенне-летний период у бровки шельфа и отмечается также осенью на глубоководной периферии района обитания краба. Спустя некоторое время крабы в 3-1-й, 3-2-й и 4-й ССП концентрируются в местах обитания половозрелых самок.

4.3. Мечение

При изучении миграций проводилось мечение крабов и сбор информации об их вторичных поимках. Для того чтобы получить больший возврат и оценить продолжительность пребывания краба в различных стадиях состояния панциря, метились только терминальные самцы во 2-й ССП. В отдельные годы (1995–1999) допускались к мечению также крабы в 3-й ССП. В 1993 г. были помечены 1 274 экз. крабов, из которых в том же году было вторично поймано 25 экз., в 1994 г. помечены 5 095 и пойманы, соответственно, 27, в 1995 г. – 10 962 и 598, в 1996 г. – 1 532 и 176, в 1998 г. – 578 и 25, в 1999 г. – 3 797 и 19 соответственно. В 1997, 2000 и 2001 гг. крабов не метили, однако в эти годы были пойманы особи с метками прошлых лет, соответственно, 148, 3 и 1 экз. Всего за 9-летний период было помечено 23 238 экз., из которых вторично поймано 1 022 краба (4,4%).

Узкопалые самцы в ограниченном количестве метились в 1996 (186 экз.), 1998 (72 экз.) и 1999 (1 391 экз.) годах. Однако среди вторично пойманных самцов их не оказалось. Таким образом, изучить миграции крабов этой категории в период до наступления терминальной линьки путем мечения не удалось. Для этого требуется облов крабов активными орудиями лова (тралами). Сравнение нулевого результата возврата узкопалых самцов с возвратом широкопалых (до 4,4%) в течение первого года позволяет примерно оценить, насколько широкопалые самцы подавляют узкопалых.

Основная масса пойманных меченых крабов (92%) имела размер от 105 до 135 мм. За 3–4 месяца крабы преодолевали расстояние главным образом от 0,4 до 50 км, редко до 107 км (рис. 46, 47а). Основная часть меченых крабов на следующий год (спустя 210–530 дней) ловилась, как правило, на расстоянии от 2 до 80 км от мест мечения (рис. 47б, 48а). За 1,5–2,5 года (560–900 дней) одна половина из 144 пойманных крабов переместилась на расстояние от 2 до 60 км, другая – от 60 до 240 км (рис. 47в, 48б). Максимальное удаление крабов от мест мечения составило 251 км.

Средняя и максимальная скорости передвижения краба-стригуна опилио составили, соответственно, 0,27 и 1,6 км/сут (0,14 и 0,88 морской мили соответственно). Эти характеристики зависели от стадии состояния панциря крабов. По материалам исследования короткопериодных летне-осенних миграций скорость передвижения самцов во 2-й ССП сходного размерного диапазона в среднем составила $0,29 \pm 0,02$ км/сут, особей в 3-й ССП достоверно больше – $0,44 \pm 0,01$ км/сут ($t_{\text{факт}} = 4,52$; $p < 0,001$, табл. 5). Соответственно, дальность перемещений за сезон у перелинявших крабов была меньше, чем у крабов с твердым панцирем.

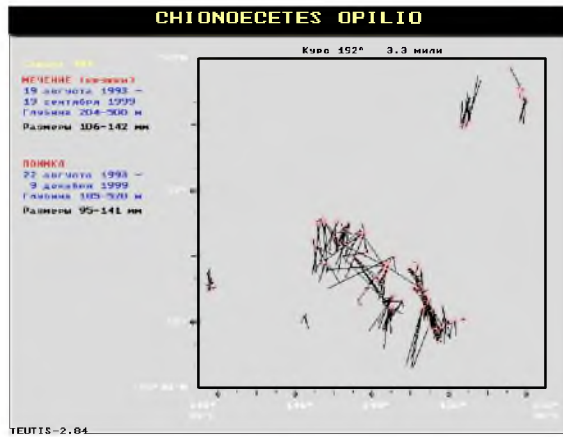


Рис. 46. Протяженность и направление миграций самцов *C. opilio* в течение 4,5 месяца после мечения (кружками обозначены места мечения)

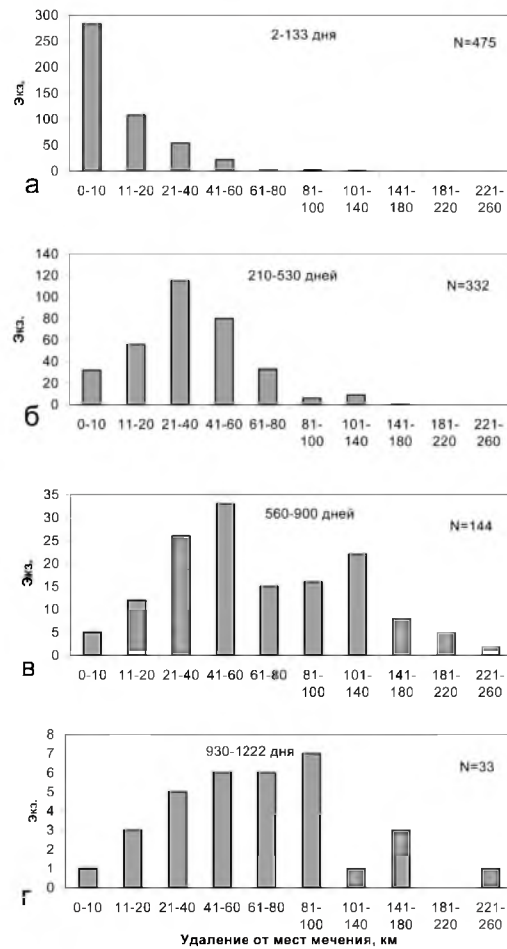


Рис. 47. Распределение вторично пойманных меченых крабов в зависимости от удаленности от мест мечения: а – в год мечения (n-й год), б – n+1-й год, в – n+2-й год, г – n+3-й год

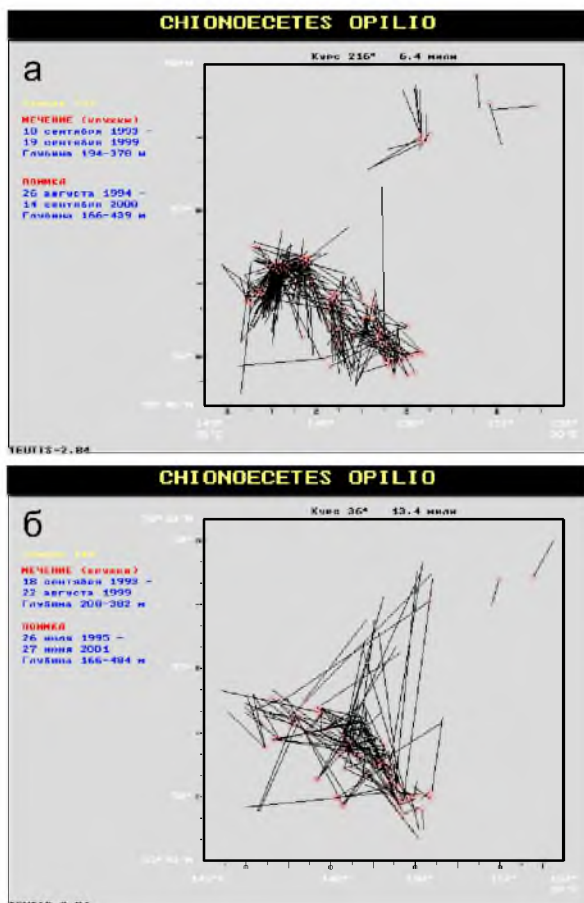


Рис. 48. Миграции самцов *C. opilio* по результатам вторичных поимок: а – на следующий год, б – на второй год после мечения

После линьки крабами во 2-й ССП много энергии затрачивается на наращивание мышечной массы тела. Однако чтобы активно питаться, нужно много двигаться, поэтому снижение энергетических потерь происходит за счет понижения двигательной активности.

Среди крабов в 3-й ССП средняя скорость передвижений в течение летне-осеннего периода была наибольшей у самцов в 3-0-й и 3-1-й ССП (различия недостоверны, $t_{\text{факт}} = 0,39$; $p \gg 0,05$), наименьшая – у крабов в 3-2-й ССП (табл. 5). Последняя была более чем в 2 раза ниже скорости крабов в 3-0-й ССП и достоверно отличалась от нее при уровне значимости 0,01 ($t_{\text{факт}} = 2,76 > t_{\text{табл}} = 2,66$). Таким образом, по мере старения скорость передвижения крабов снижалась.

Для крабов, отловленных на следующий год после мечения, перешедших со 2-й в 3-0-ю ССП, средняя скорость перемещения, несмотря на заметное увеличение дальности, составила небольшую величину $0,11 \pm 0,005$ км/сут, по сравнению со скоростью передвижения крабов во 2-й ССП (табл. 5). В течение последующего года скорость передвижений сохранялась на таком же низком уровне, после чего стала снижаться ($t_{\text{факт}} = 2,83 > t_{\text{табл}} = 2,64$, $p = 0,01$).

**Характеристика миграционной активности краба-стригуна *S. orilio*
в северной части Охотского моря**

Стадии состояния панциря при мечении/поймке	N, экз.	Дальность перемещений, км	Скорость перемещений, км/сут	Средние векторные величины курса (градусы)/перемещения крабов (км)	Время в пути, сут	Ширина карапакса, мм
Поймки в год мечения						
2 / 2	143	$\frac{0,9-57,8}{10,9\pm 0,9}$	$\frac{0,02-1,37}{0,29\pm 0,02}$	155 / 6,3	$\frac{4-110}{39\pm 4}$	$\frac{104-141}{120,5\pm 0,6}$
3 / 3: в том числе	116	$\frac{0,7-107,0}{15,9\pm 1,7}$	$\frac{0,02-1,56}{0,44\pm 0,01}$	205 / 5,0	$\frac{2-133}{39\pm 5}$	$\frac{102-142}{119,2\pm 0,9}$
3-0 / 3-0	50	$\frac{2,1-79,0}{17,3\pm 2,5}$	$\frac{0,05-1,55}{0,46\pm 0,04}$	186 / 8,3	$\frac{6-102}{40\pm 4}$	$\frac{106-141}{119,5\pm 1,1}$
3-1 / 3-1	13	$\frac{0,9-107,0}{22,2\pm 7,6}$	$\frac{0,01-1,28}{0,49\pm 0,09}$	210 / 16,1	$\frac{2-109}{58\pm 10}$	$\frac{102-141}{119,8\pm 2,9}$
3-2 / 3-2	6	$\frac{0,9-22,2}{12,0\pm 4,1}$	$\frac{0,01-0,32}{0,21\pm 0,06}$	193 / 10,0	$\frac{28-87}{60\pm 16}$	$\frac{120-130}{123,0\pm 2,6}$
Мечение во 2-й ССП – поймки на следующий год						
2 / 3-0	236	$\frac{1,5-118,0}{35,2\pm 1,5}$	$\frac{0,00-0,43}{0,11\pm 0,01}$	207 / 15,0	$\frac{209-433}{304\pm 5}$	$\frac{105-147}{122,0\pm 0,3}$
Мечение во 2-й ССП – поймки на второй год						
2 / 3-1	61	$\frac{3,7-227,1}{70,0\pm 6,1}$	$\frac{0,00-0,30}{0,11\pm 0,01}$	76 / 17,2	$\frac{558-896}{681\pm 9}$	$\frac{111-155}{121,9\pm 1,0}$
Мечение во 2-й ССП – поймки на третий год						
2 / 3-2	28	$\frac{5,6-251,0}{67,8\pm 10,3}$	$\frac{0,00-0,24}{0,07\pm 0,01}$	345 / 9,6	$\frac{794-1221}{1023\pm 32}$	$\frac{96-138}{121,0\pm 1,9}$

Примечание. В числителе – пределы, в знаменателе – среднее значение \pm ошибка средней.

Полученные оценки миграционной активности крабов за большой промежуток времени можно охарактеризовать лишь как хаотические, ненаправленные передвижения, связанные, по-видимому, с поиском пищи.

Результаты мечения на разных глубинах и большой акватории показали, что четко выраженной направленности миграций крабов в пределах материкового склона нет, и их перемещения носили, как правило, неупорядоченный характер (рис. 46, 48). Тенденцию к переходу на участки, расположенные глуб-

же (т.е. к югу), удалось выявить главным образом у крабов во 2-й ССП в течение первого года после мечения (табл. 5). Опыт 1994 г., когда в короткие сроки было помечено более 5 тыс. широкопалых самцов во 2-й ССП на локальном участке с глубинами 218–265 м, достаточно убедительно показал, что после линьки крабы в большей степени смещаются вниз по материковому склону, чем вверх по нему (рис. 49).

Суммарный вектор перемещений крабов, помеченных в ноябре 1994 г. и пойманных в июне–декабре 1995 г., составил 202°, что соответствует южному направлению. Глубина обитания в местах вторичных поимок крабов в среднем была значительно больше (270 м), чем при мечении (243 м). Перемещения в сторону увеличения глубины отмечены у 75% крабов. Однако они не имели четкой направленности, а по удаленности от мест мечения были разнообразны: меченые крабы через год одинаково часто встречались на расстоянии 1–20 и 40–60 км. Характерная для терминальных крабов хаотичность передвижений сохранялась.

После периода нагула продолжительностью около 1–1,5 лет широкопалые самцы проявляют тенденцию к смещению в направлении уменьшения глубины. Из 177 меченых самцов, пойманных на 2-й и 3-й годы после мечения, глубже мест мечения были найдены лишь 21% крабов, а 79% встретились на той же или меньшей глубине, чем при мечении (табл. 6): средняя глубина мечения последних – 243 м, поимки – 218 м.

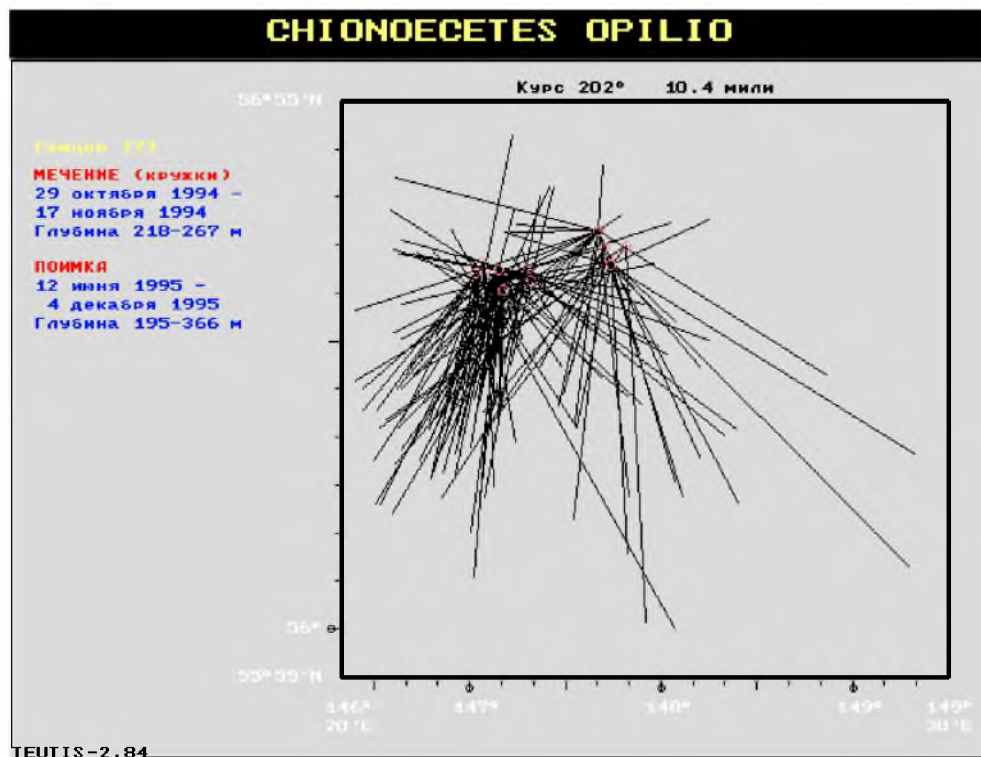


Рис. 49. Миграции самцов *C. opilio*, помеченных в 1994 г. и пойманных в 1995 г.

Распределение самцов краба-стригуна *C. opilio* (экз.) по глубине через 1,5–3,3 года после мечения в северной части Охотского моря (мечение в 1993–1999 гг., поимки в 1995–2001 гг., 177 экз.)

Глубины мечения, м	Глубины поимки, м								
	160–180	181–200	201–220	221–240	241–260	261–280	281–300	301–400	401–500
160 – 180	–	–	–	–	–	–	–	–	–
181 – 200	–	–	–	–	–	–	–	–	–
201 – 220	6	13	13	6	4	2	3	0	0
221 – 240	12	6	8	7	2	1	1	0	0
241 – 260	6	7	12	9	9	2	2	0	2
261 – 280	3	4	7	9	3	0	0	0	0
281 – 300	0	0	5	2	3	1	0	0	0
301 – 400	4	1	0	0	0	0	0	2	0

Примечание. Одинаковые диапазоны глубин мечения и поимок отмечены серым цветом.

При этом средний курс перемещений существенно изменился, став в пределах от 345° до 80°, т.е. преобладало северное направление. За 3 года длина вектора суммарных перемещений уменьшилась с 15–17 до 10 км (табл. 5, рис. 48, б), что количественно указывает на переход к более оседлому образу жизни. Этот вывод подтверждает и снизившаяся более чем в 2 раза скорость передвижений (с 0,46–0,49 до 0,21 км/сут). В конечном итоге самцы локализовались на участках с высокой плотностью половозрелых самок (рис. 50).

Как уже было отмечено, массовых миграций после терминальной линьки у краба-стригуна нет, а существуют хаотичные, ненаправленные перемещения. Значит, основные миграции у крабов происходят до терминальной линьки. В этой связи становится понятным, почему узкопалые самцы образуют плотные скопления на материковом склоне: во время миграций они сохраняют чуткое взаимодействие между собой, что позволяет им выбирать правильный путь и направление миграций. После терминальной линьки необходимость в миграциях и групповом поведении отпадает. Таким образом, до терминальной линьки в процессе развития крабы-стригуны совершают целенаправленные перемещения – онтогенетические миграции, которые после терминальной линьки прекращаются.

После вступления в репродуктивный период перемещения самцов *C. opilio*, в отличие от шельфовых крабов-литодид, теряют общую направленность, хотя она частично и сохраняется у них в первый год после наступления терминальной линьки (рис. 49). В целом в этот период крабы ведут оседлый образ жизни.

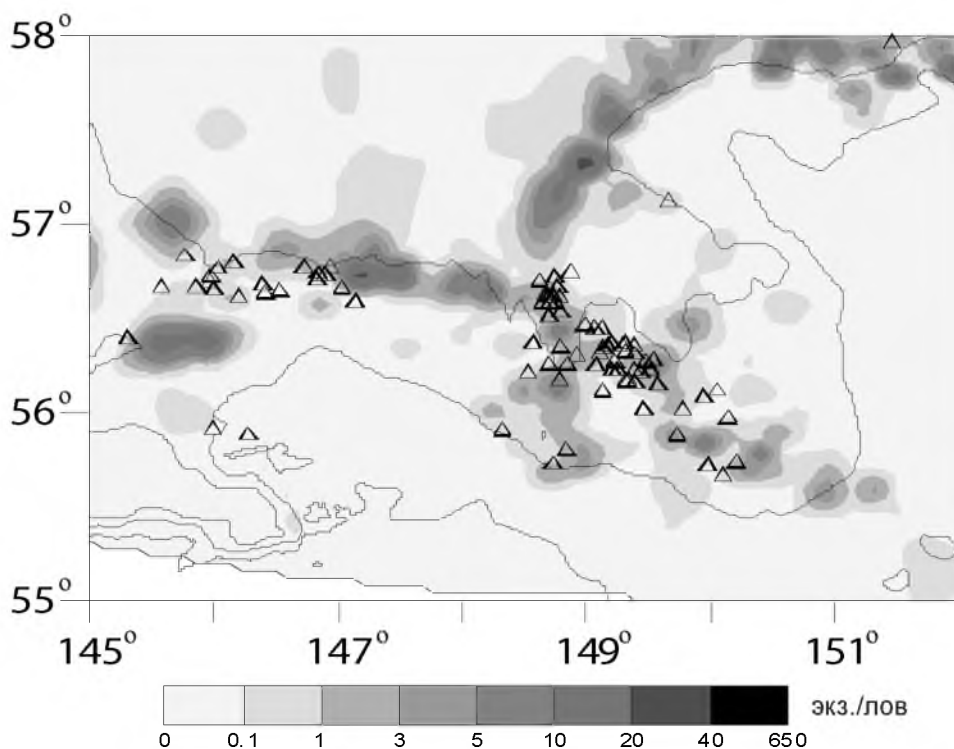


Рис. 50. Распределение половозрелых самок *C. opilio* (экз./лов.) и поимки самцов на втором и третьем годах после мечения (треугольники). Изобаты 200, 300 и 500 м

Миграционная активность самок может быть оценена по данным траловой съемки 2000 г. Линька созревания и первая откладка икры у них проходили на глубинах 125–155 м в средней части шельфа. Особи, ставшие половозрелыми в 1999 г. и предшествующие годы, концентрировались главным образом на глубине около 190 м. С учетом удаленности этих участков один от другого, скорость передвижения самок в течение первого года репродуктивного периода составила около 50–70 км/год, или 0,15–0,20 км/сут. У бровки шельфа интенсивность миграций самок снижается. Последующие кладки они делают в этих же местах, на что указывали стационарность скоплений и присутствие в уловах ловушек особей со «старым» панцирем в 3-2-й и 4-й ССП.

Изучение миграций посредством мечения позволило выяснить некоторые особенности биологии краба-стригуна, в частности, определить, как долго он живет после терминальной линьки. Рекордный по длительности срок, после которого меченый краб вновь был пойман, составляет 3 года 4 месяца. Все крабы, пойманные повторно через 2,5–3 года, находились на 3-2-й ССП и уже были некоммерческими. Неоднократные поимки крабов более чем через 3 года после мечения и их отсутствие в уловах через 4 года свидетельствуют о том, что продолжительность жизни краба-стригуна после терминальной линьки может составлять около 4 лет.

4.4. Внутривидовая дифференциация по морфологическим признакам

Краб-стригун опилио не образует четко дифференцированных группировок в исследованном районе северной части Охотского моря, кроме относительно обособленной группировки в заливе Шелихова. Некоторые черты обособленности проявляют группировки молоди размером до 50 мм, располагающиеся на шельфе в зоне действия Аянского, Охотского и Лисянского круговоротов и Притауйского гидрологического фронта. Однако по мере роста и миграций на глубину последующие генерации краба из смежных зон развивающейся молоди смыкаются и смешиваются. Тем не менее, за счет преимущественных миграций, направленных перпендикулярно изобатам и оседлого образа жизни после терминальной линьки, агрегации на материковом склоне могут образовывать взрослые крабы из одних и тех же районов обитания молоди.

Ввиду непрерывности скоплений взрослых крабов-стригунов, отбор проб для изучения их внутривидовой изменчивости производился на отдельных промысловых участках, по возможности на равном удалении один от другого, в 1998 и 2002–2007 гг. (рис. 51). Кроме того, были привлечены данные, собранные за пределами района исследования на смежной акватории у северо-восточной оконечности о. Сахалин (2006 г.), что существенно расширило поле для анализа и выявления закономерностей в изменчивости морфооблика крабов.

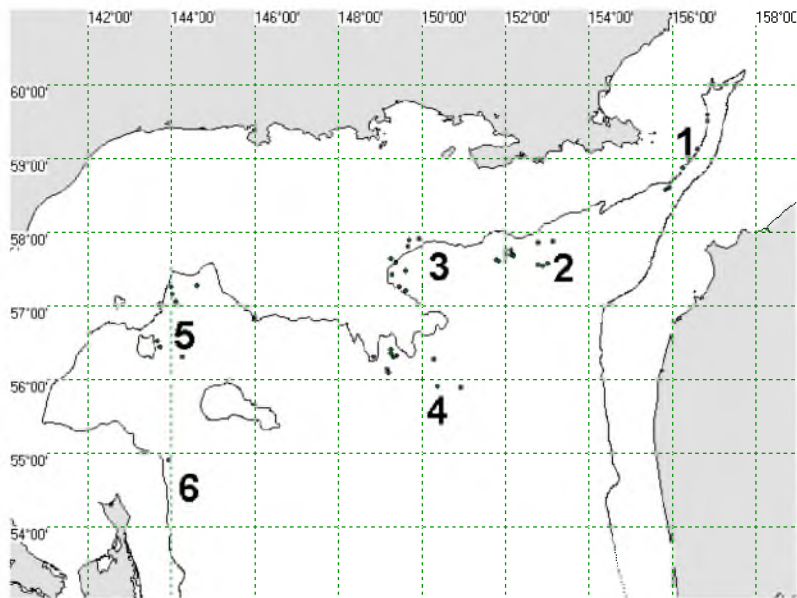


Рис. 51. Районы отбора проб на морфометрический анализ *S. opilio*: 1 – зал. Шелихова, 2 – северо-восточный, 3 – притауйский, 4 – центральный, 5 – северо-западный участки, 6 – акватория у о. Сахалин. Отмечена изобата 200 м

Для исключения влияния аллометрии роста отбирались только широкопалые самцы с шириной карапакса 108–136 мм – диапазона узкого и одинаково объемно представленного на всех участках. Всего было измерено 619 экз. краба опилио. Ввиду неполных измерений крабов из некоторых участков и высокой степени травмированности, которая проявлялась в основном в большом количестве регенерированных конечностей, для выяснения внутривидовой обосо-

бленности группировок краба-стригуна были отобраны данные измерений 185 экз. самцов, из них 46 – из залива Шелихова, 28 – из северо-восточного, 35 – из притауйского, 29 – из центрального, 26 – из северо-западного участков и 21 – из акватории у северо-восточного Сахалина.

Параметрическая характеристика 10 индексов приведена в Приложении 3. Наименьшая изменчивость отмечена у индексов ЗД/ШК и ПД/ШК (коэффициент вариации, соответственно, 1,1% и 1,2%, район зал. Шелихова), наибольшая – у ДМ1/ШК и ДМ2/ШК (5,7 и 5,9%, соответственно, северо-западный участок).

В дискриминантную модель с пошаговым включением переменных вошли 8 из 10 признаков. Взаиморасположение выборок в плоскости двух первых канонических переменных, охватывавших 72,4% межгрупповой дисперсии, представлено на рис. 52. Остальные канонические переменные – третья, четвертая и пятая – не были достоверными и в дальнейших расчетах не использовались.

Как следует из рис. 52 и вторичных матриц дискриминантного анализа (табл. 7), нулевая гипотеза о совпадении центроидов выборок подтверждена для выборок из участков: северо-восточный – центральный, северо-восточный – притауйский и северо-восточный – восточносахалинский. Для остальных выборок нулевая гипотеза была опровергнута.

Наглядное представление о сходстве выборок краба из разных районов Охотского моря по комплексу морфологических признаков дает дендрограмма, приведенная на рис. 53. Расчет критического значения, позволившего разделить дендрограмму на отдельные независимые кластеры, показал, что в выборке присутствовали 4 группировки, различавшиеся экстерьерными признаками: 1 – залива Шелихова, 2 – восточносахалинская, 3 – северо-западная, а также 4 – сборная группировка, которую формировали особи из северо-восточного, притауйского и центрального участков.

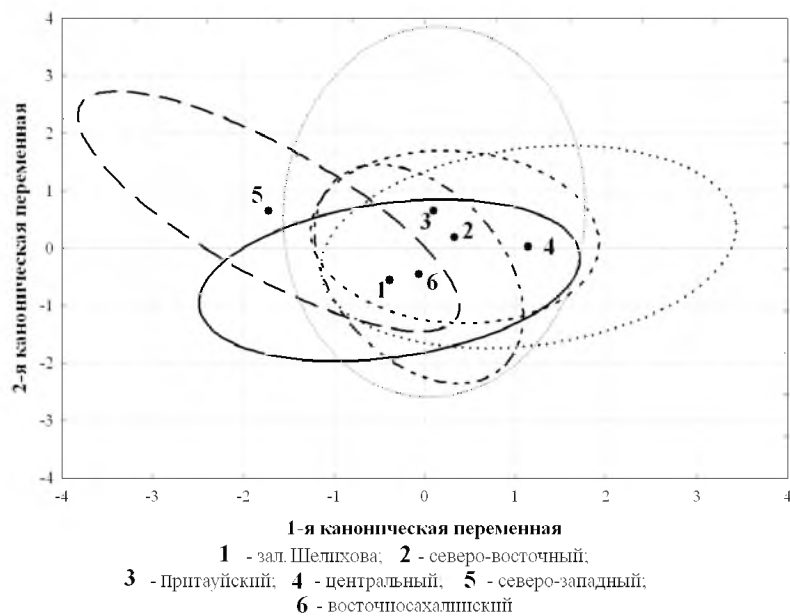


Рис. 52. Распределение выборок *C. orilio* в плоскости первых канонических переменных ● – центроиды выборок

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

Участки	Зал. Шелихова	Северо-восточный	Притауйский	Центральный	Северо-западный	Восточно-сахалинский
зал. Шелихова	-	2,03*	4,41**	6,12**	4,28**	4,52**
северо-восточный	1,69	-	0,68	1,35	3,81**	1,96
притауйский	1,91	0,61	-	3,17**	4,00**	4,23**
центральный	2,97	1,27	1,73	-	9,01**	4,90**
северо-западный	3,79	5,13	3,78	9,00	-	4,80**
восточно-сахалинский	2,95	2,18	3,02	3,75	5,60	-

Примечание: * – различия достоверны при $p < 0,05$; ** – различия достоверны при $p < 0,001$.

На основании разведочного анализа выборки из северо-восточного, притауйского и центрального районов объединили в одну группу и анализ был проведен заново. В новую дискриминантную модель также вошли 8 из 10 морфометрических признаков. Несмотря на то что выборка из центрального участка в плоскости первых главных канонических переменных перекрывала все остальные, гипотеза о совпадении центроидов выборок не подтвердилась (рис. 54).

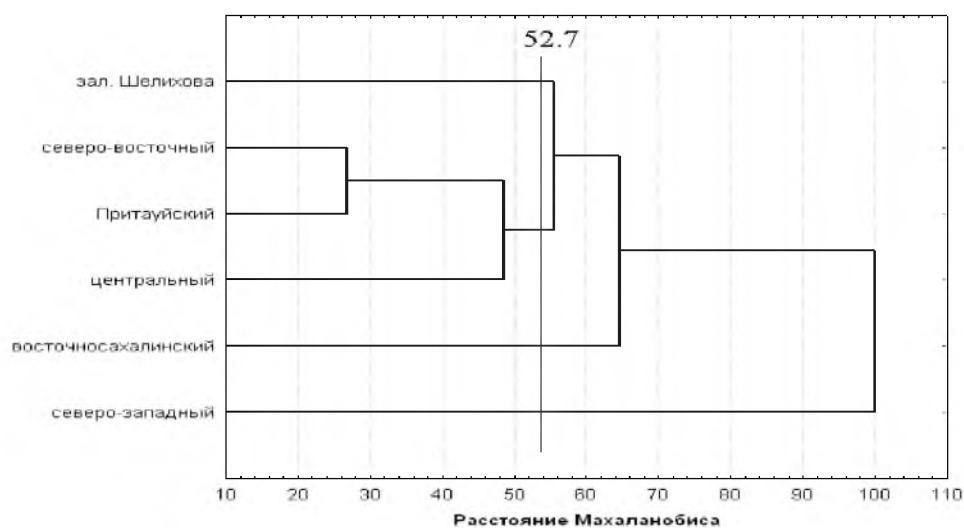
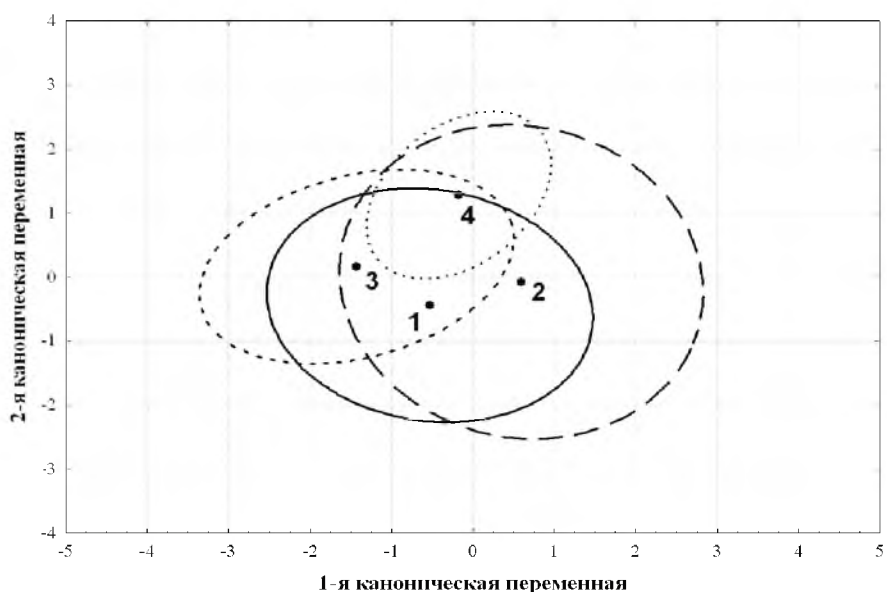


Рис. 53. Дендрограмма сходства выборок *Cr. orilio* из разных районов северной части Охотского моря по морфологическим признакам (метод UPGA в Statistica)



Участки: **1** - зал.Шелихова; **2** - центральный; **3** - северо-западный; **4** - восточно сахалинский

Рис. 54. Распределение выборок *S. orilio* в плоскости первых канонических переменных • – центры выборок

Иными словами, выборки были разнесены в p -мерном пространстве. Первые главные канонические переменные объясняли 79,0% межгрупповой дисперсии: первая каноническая переменная разделяла группировки по индексам ДМ2 и ДМ1, а вторая каноническая переменная – по ЗД, ПД и ДВ. Гипотеза о совпадении центроидов данных выборок не подтвердилась при высоком уровне значимости (табл. 8). Взаиморасположение выборок хорошо видно на рис. 55–56.

Таблица 8

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

Участки	зал. Шелихова	центральный	северо-западный	восточно-сахалинский
Зал. Шелихова	-	6,11**	3,95**	4,85**
Центральный	1,80	-	6,29**	4,93**
Северо-западный	3,50	5,08	-	4,40**
Востоносахалинский	3,17	2,83	5,13	-

Примечание. Обозначения те же, что и в табл.7.

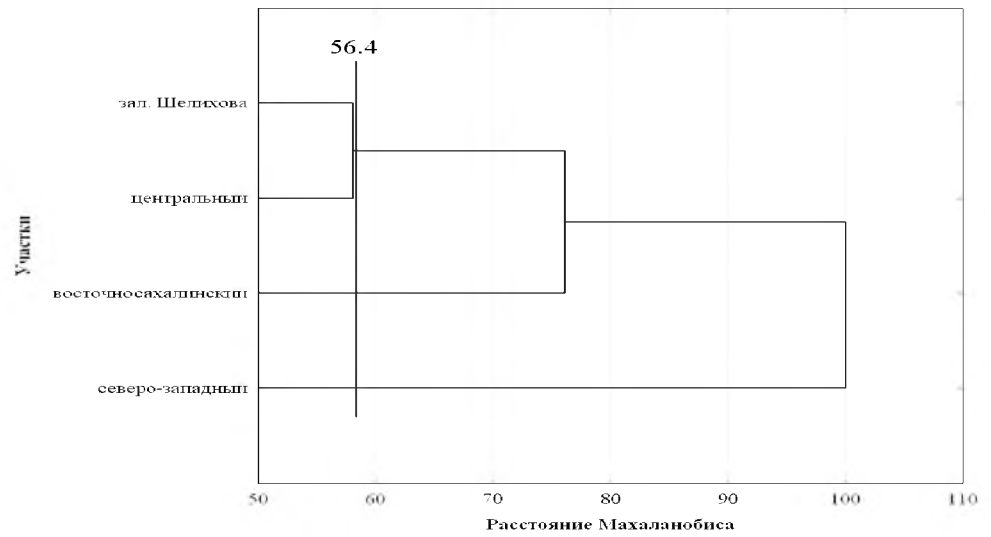


Рис. 55. Дендрограмма морфологического сходства выборок *C. orilio* из четырех районов Охотского моря (метод UPGA)

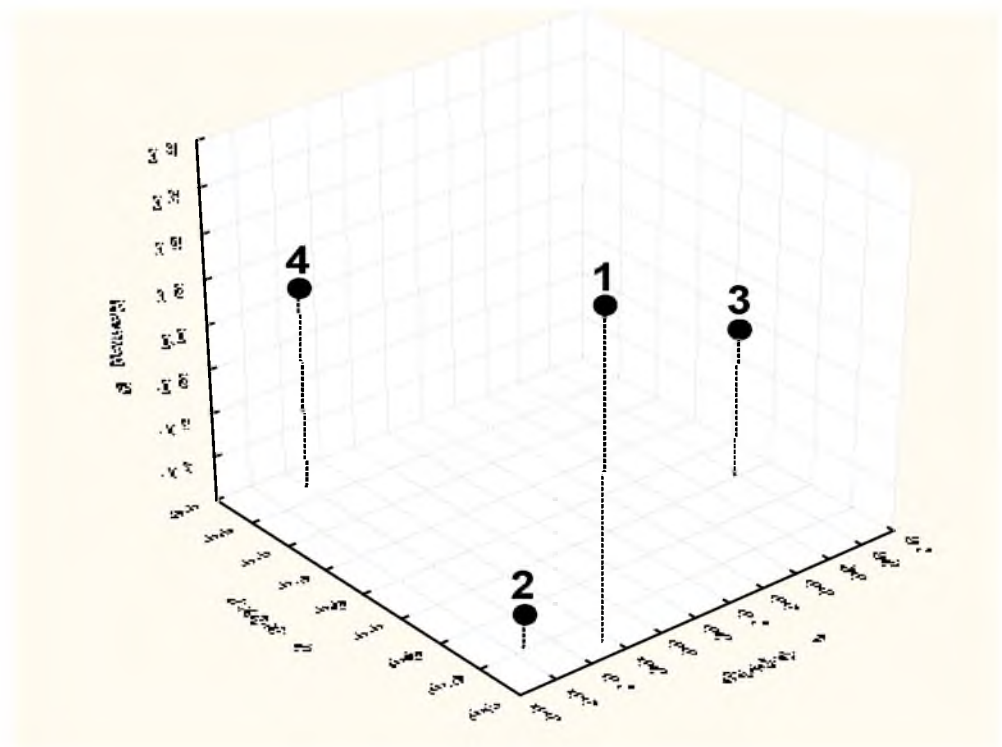


Рис. 56. 3D-график морфологической дифференциации краба-стригуна *C. orilio* северной части Охотского моря. Центроиды выборок из участков: 1 – зал. Шелихова, 2 – центрального, 3 – северо-западного, 4 – восточносахалинского

Таким образом, результаты проведенного исследования указывают на существование морфометрических различий у краба-стригуна опилию в пределах северной части Охотского моря и позволяют с определенной долей уверенности говорить о четырех различных наборах признаков, которые характерны для крабов: (1) из зал. Шелихова, (2) центрального объединенного, (3) северо-западного и (4) восточно-сахалинского участков. Наиболее резко по комплексу признаков выделяется *C. opilio* северо-западного участка (D_M^2 наибольшее – 3,5–5,13). В частности, у самцов из этого участка отмечены более длинные мерусы ходильных конечностей и наименьшая длина карапакса относительно его ширины (Приложение 3).

Достоверно дифференцированные по наборам морфологических признаков группировки краба отмечены для различных географических районов: залива Шелихова, центральной части североохотоморья, северо-западной части моря и района северо-восточного Сахалина, специфические условия обитания в которых могли обусловить его морфологическую изменчивость. При этом в более суровых по термическим характеристикам районах происходит укорочение длины карапакса и удлинение конечностей, а в более теплых районах, наоборот, отмечается сокращение длины ходильных конечностей и удлинение карапакса, что хорошо прослеживается в ряду от северо-западного участка к зал. Шелихова и от северо-западного к восточносахалинскому участку обитания краба (Приложение 3). Эта особенность была установлена и для камчатского краба (Клитин, 2003а). Близкое расположение выборок из центрального, притауйского и северо-восточного участков и связанные с этим обстоятельством сходные условия обитания отразились на результате: по морфологическим признакам они достоверно не различались. С другой стороны, отсутствие достоверных различий между выборками из северо-восточного и восточносахалинского участков (табл. 7) может быть объяснено сходством условий обитания (при очевидной пространственной изоляции), на что также косвенно указывают близкие величины абсолютной плодовитости и характер ее связи с размерами самок (раздел 4.5.4.4). Сходство экологических условий определяет фенотипическое сходство и у других представителей *Decapoda* (Картавцев и др., 1992; Клитин, 2003). Сохранению особенностей внешней морфологии крабов для каждого из четырех районов способствует малая миграционная активность широкопалых особей.

Полученные результаты подтверждают большую обособленность группировки краба в зал. Шелихова от особей, обитающих на северо-восточном участке ($p < 0,05$, табл. 7), и от объединенной выборки из центральной части исследованного района ($p < 0,001$, табл. 8).

4.5. Терминальная линька

В процессе своего роста и развития крабы линяют много раз. Самые крупные самцы краба-стригуна *C. opilio* линяют до 14–15 раз (Ogata, 1973; Sainte-Marie, 1995). Последняя, или терминальная, линька в жизни каждой особи – это закономерный итог развития краба. После терминальной линьки самки

впервые начинают откладывать икру, а поведение самцов резко изменяется: миграции прекращаются, через 1,5–2 года самцы начинают концентрироваться в местах скопления самок (рис. 26, 50), с которыми они спариваются. В этом состоянии крабы обретают функциональную половозрелость.

До терминальной линьки наиболее значимой является линька, после которой самцы становятся физиологически половозрелыми. Это состояние характеризуется наличием развитых половых продуктов, но неспособностью узкопалых особей конкурировать с терминальными самцами при спариваниях с самками, вместе с тем они обладают высокой миграционной активностью. Размер наступления физиологической половозрелости определялся по аллометрии роста клешни.

4.5.1. Аллометрия роста клешни и размер половозрелости

Аллометрией называют непропорциональный рост отдельной части организма по отношению к размеру тела. Поскольку в разделе рассматривается относительный рост, то под этим термином подразумевается онтогенетическая аллометрия, которая прослеживается в ходе онтогенеза или устанавливается в результате анализа ряда разновозрастных особей одного вида (Röhrs, 1959, 1961; Gould, 1966, цит. по: Мина, Клевезаль, 1976). Для ее исследования использовалось уравнение степенной функции $y = bx^a$ (Huxley, 1932; Hartnoll, 1974, 1978). Коэффициент регрессии a представляет собой удобный показатель аллометрии роста. Материалом послужили сборы из ловушек и донного трала. Рассматривалось изменение 16 признаков внешней морфологии по отношению к ширине карапакса (ШК) у самцов размером 11–130 мм в период их роста до момента наступления терминальной линьки (табл. 9).

Таблица 9

Значения коэффициентов уравнения простой аллометрии $y = bx^a$
для узкопалых самцов краба-стригуна *S. orilio*
(x – ширина карапакса, y – признак)

Признаки	Коэффициенты уравнения регрессии		R ²	N
	b	a		
ЗД	1,237 6	0,952 5	0,999	142
ДВ	1,172 2	0,957 0	0,999	127
ПД	0,926 0	0,980 5	0,999	69
ВКл	0,078 7	1,193 3	0,993	1238
ДКл	0,108 1	1,282 2	0,991	165
ШКл	0,050 5	1,262 3	0,986	166

Признаки	Коэффициенты уравнения регрессии		R ²	N
	b	a		
ВКл–ВКл'	0,000 1	2,145 6	0,951	22
(ВКл–ВКл')/ВКл	0,001 0	0,921 8	0,786*	22
ДМ1	0,495 3	1,141 3	0,990	161
ШМ1	0,114 3	1,121 6	0,995	125
ДМ2	0,720 0	1,064 1	0,986	216
ШМ2	0,109 9	1,122 1	0,994	178
ДМ3	0,592 5	1,082 3	0,996	38
ШМ3	0,119 1	1,081 9	0,998	34
ДМ4	0,482 2	1,031 2	0,997	35
ШМ4	0,092 9	1,041 4	0,997	30

Примечание. Обозначения признаков даны в главе 1. *Относительная высота зубцов клешни лучше аппроксимируется логарифмической функцией.

По большинству признаков наблюдалась положительная аллометрия ($\alpha > 1$). Отмечено замедление роста карапакса в длину, причем для промысловой длины этот рост почти пропорциональный ($\alpha \approx 1$). Рост карапакса в ширину в большей степени опережал рост клешни, особенно высоту ее зубцов, которая рассчитывалась как разность ВКл и ВКл'. По этим признакам аллометрический рост краба-стригуна сходен с ростом камчатского краба (Клитин, 2003).

Линька физиологического созревания самцов имеет важное значение в жизни краба опилию (Hartnoll, 1974), и это находит свое отражение у стригунов в изменении роста клешни в высоту относительно ширины карапакса. Это изменение трудно выявляется визуально, так как точка перегиба ясно не видна (рис. 57), но может быть определена способом, описанным Д. Сомертоном (Somerton, 1980).

Поскольку в зал. Святого Лаврентия (восточная Канада) отдельные особи созревали при размере 37 мм и все самцы более 39 мм были половозрелыми (Sainte-Marie et al., 1995), для заведомо неполовозрелых самцов размером 11–37 мм было получено уравнение регрессии, связывающее высоту клешни и ширину карапакса.

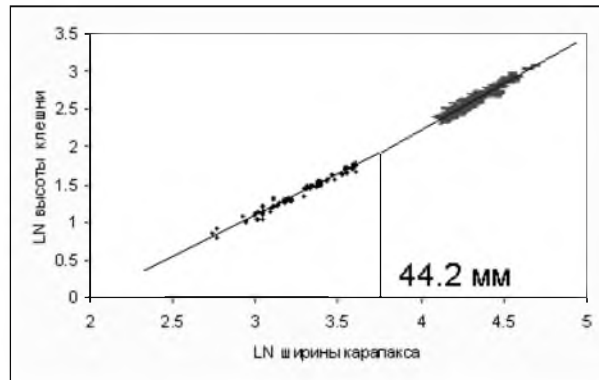


Рис. 57. Определение критической точки при изменении непропорционального роста клешни по отношению к ширине карапакса у узкопалых самцов *C. opilio*

То же самое выполнялось для явно половозрелых крабов размером 60–110 мм. В расчетах использовались материалы траловой съемки, проводившейся на североохотоморском шельфе в 2000 г. Получены следующие уравнения:

1. Для самцов размером 11–37 мм
 $LN(Y) = -2,1813 + 1,0885 LN(X), \quad R^2 = 0,975 \quad (N=57),$
 2. Для самцов размером 60–110 мм
 $LN(Y) = -2,8035 + 1,2527 LN(X), \quad R^2 = 0,944 \quad (N=416),$
- где X – ширина карапакса (мм),
 Y – высота клешни (мм)

После уравнивания правых частей решалось уравнение с одним неизвестным. В результате расчетов был определен размер карапакса в 44,2 мм, который можно рассматривать как размер физиологической половозрелости самцов краба-стригуна. Данная величина хорошо согласуется с результатами исследований размера половозрелости *C. opilio* из района восточной Канады (Sainte-Marie et al., 1995), популяция которого находится в сходных условиях обитания. В то же время полученный размер существенно ниже, чем у крабов из зал. Петра Великого в Японском море (60 мм) (Федосеев, Слизкин, 1988).

Среди ходильных конечностей наибольший рост по отношению к ширине карапакса демонстрировала первая (вторая перейопада), в основном длина ее меруса (далее сравнивается этот размер). У молоди мерус первой ходильной ноги короче меруса второй. По мере роста и приближения к терминальной линьке эта разница сокращается до минимума, и только у широкопалых самцов среднего и крупного размера мерус первой ходильной конечности обычно равен или больше (на 1–4 мм) меруса второй ходильной конечности. Возможно, эти изменения связаны с необходимостью иметь более прочную опору при манипуляциях клешнями, особенно в период спаривания. Самцу, например, требуется долго удерживать и носить самку на весу. Резкое увеличение высоты зубцов на клешне по отношению к размеру карапакса происходит вследствие необходимости большей вооруженности в противостоянии с хищниками. Причем относительный размер зубцов (отношение высоты зубцов к высоте клешни) увеличивается быстрее у крабов размером до 40 мм, чем у более крупных особей, т.е. в период, когда возникает необходимость отражать нападения хищных рыб и более крупных стригунов. Затем рост этой части тела существенно замедляется и прекращается совсем. Поэтому здесь больше подходит логарифмическая функция ($R^2 = 0,837$), чем степенная ($R^2 = 0,786$) (рис. 58). Показатель аллометрического роста α закономерно снижался от первой к последней ходильной конечности в соответствии с постепенным уменьшением их функциональности.

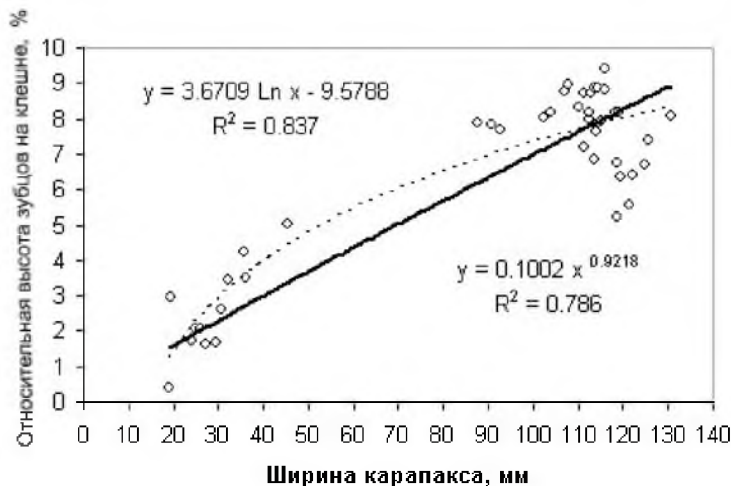


Рис. 58. Зависимость относительной высоты зубцов на клешне (%) от ширины карапакса (мм) у узкопалых самцов *C. orilio*

При терминальной линьке уровень аллометрии резко увеличивается. Высокие темпы опережения роста относительно ширины карапакса проявили конечности. Об этом можно судить по промежутку между кривой аллометрического роста какой-либо части тела узкопалых самцов и кривой зависимости между шириной карапакса и размером этой части у широкопалых самцов (рис. 59–60).

После отбора данных из более узкого размерного диапазона 80–122 мм и приведения их к логарифмическому виду ($\ln y = a + b \times \ln x$) регрессии, особи, относящиеся к узкопалым и широкопалым самцам, проявили достоверные различия по следующим признакам: ДМ1 и ДМ2 – по дисперсии ($p < 0,001$), коэффициентам a ($p < 0,001$) и b ($p < 0,05$), остальные – по дисперсии ($p < 0,001$) и коэффициенту a ($p < 0,001$). Колебания размеров конечностей при одном и том же размере карапакса после терминальной линьки становятся более широкими. Особенно ярко это проявляется на таких признаках, как ДМ1 и ДМ2, что отражается в снижении степени аппроксимации полученных уравнений (рис. 59) с 0,99 у узкопалых самцов до 0,88–0,91 у широкопалых. Наибольшему увеличению, в соответствии с резким повышением функциональности, подвергается клешня (все ее параметры), в результате чего рассеяние точек, относящихся к широкопалым самцам, хорошо отделимо от такового узкопалых (рис. 60). Это свойство используется при разделении самцов на узкопалых и морфометрически зрелых широкопалых самцов.

Коэффициенты линейных уравнений для тех и других самцов, описывающие зависимость высоты клешни от ширины карапакса, взятые в логарифмической форме, приведены в таблице 10. В связи с изменением аллометрического роста клешни после достижения самцами размера карапакса 44 мм (рис. 57), дискриминантная функция, позволяющая разделять самцов на узкопалых и широкопалых с наименьшей долей ошибочных определений, была рассчитана отдельно для двух диапазонов размеров – 40–49 и 50–160 мм:

1. Для самцов размером 40–49 мм:
 $\text{LN}(BK_{\text{л}}) = -2,641\ 89 + 1,238\ 95 \text{ LN}(ШК)$;
2. Для самцов размером 50–160 мм:
 $\text{LN}(BK_{\text{л}}) = -2,773\ 92 + 1,265\ 42 \text{ LN}(ШК)$.

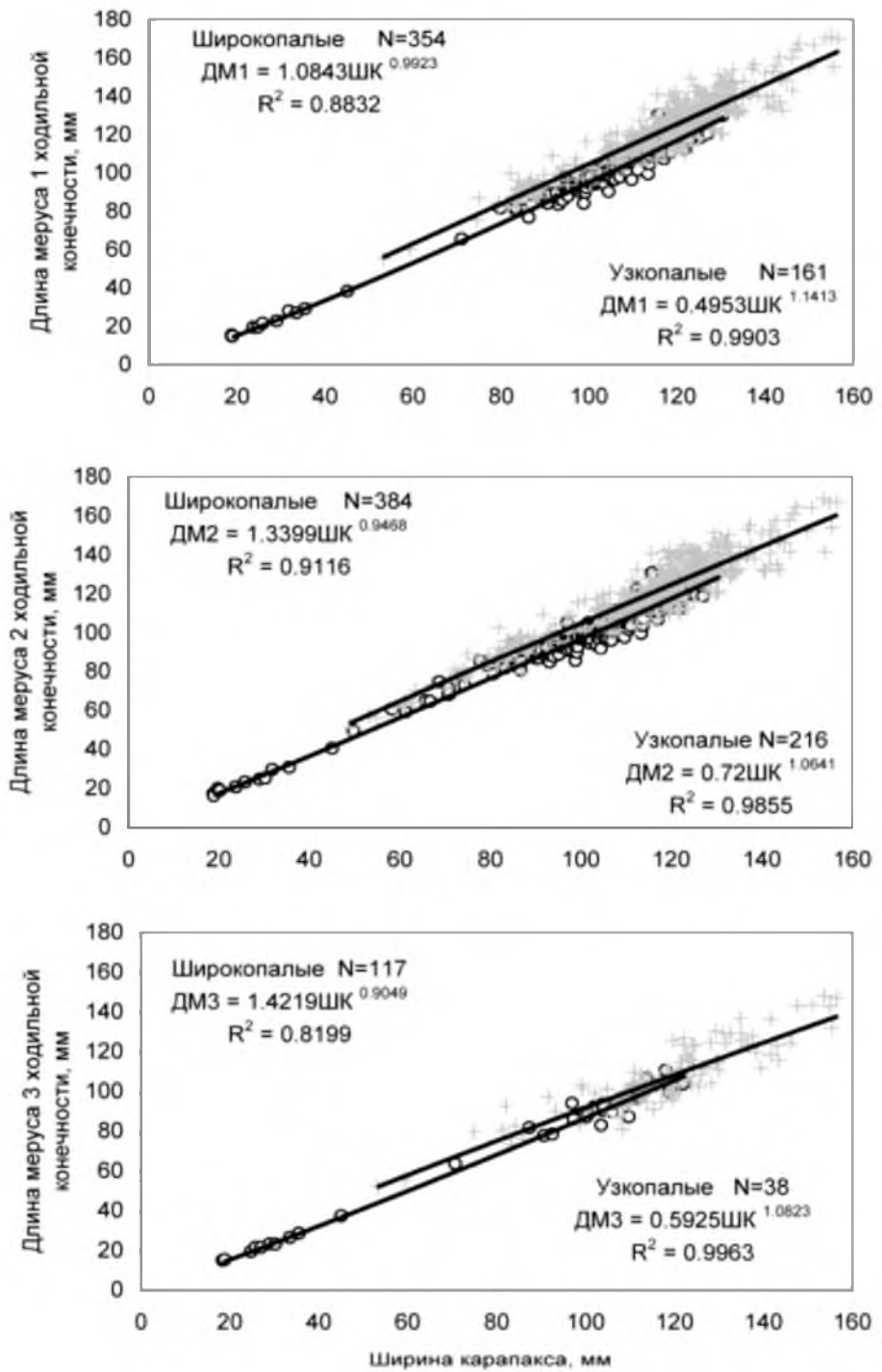


Рис. 59. Изменение соотношения размеров мерусов ходильных конечностей и ширины карапакса при терминальной линьке у самцов *C. opilio*. Кружки относятся к узкопалым, крестики – к широкопалым самцам

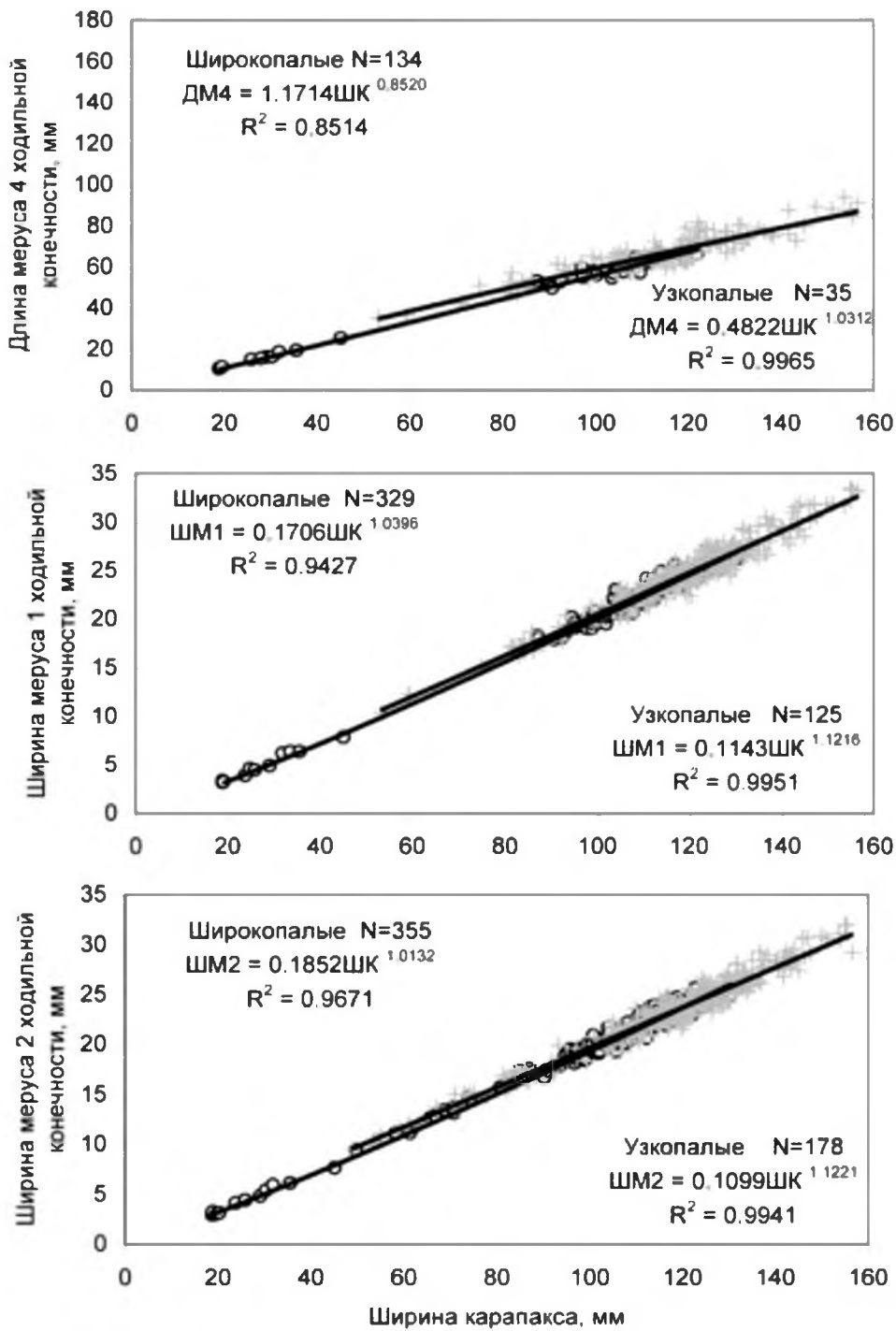


Рис. 59 а. Изменение соотношения размеров мерусов ходильных конечностей и ширины карапакса при терминальной линьке у самцов *C. opilio*. Кружки относятся к узкопалым, крестики – к широкопалым самцам

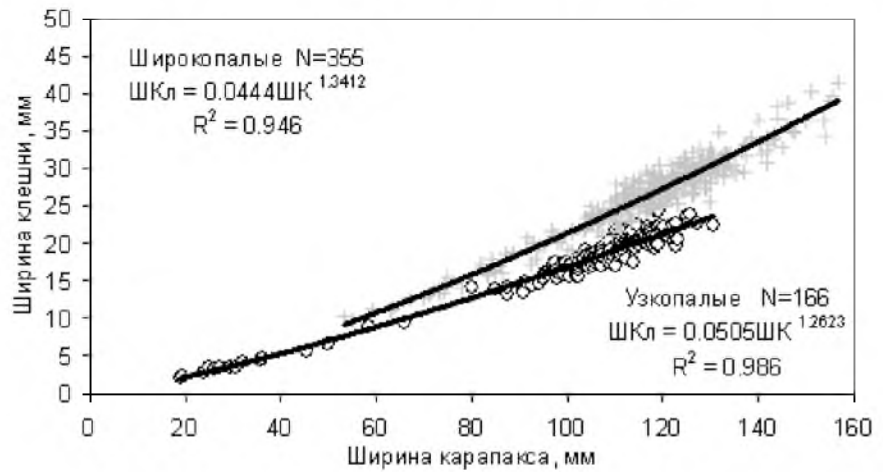
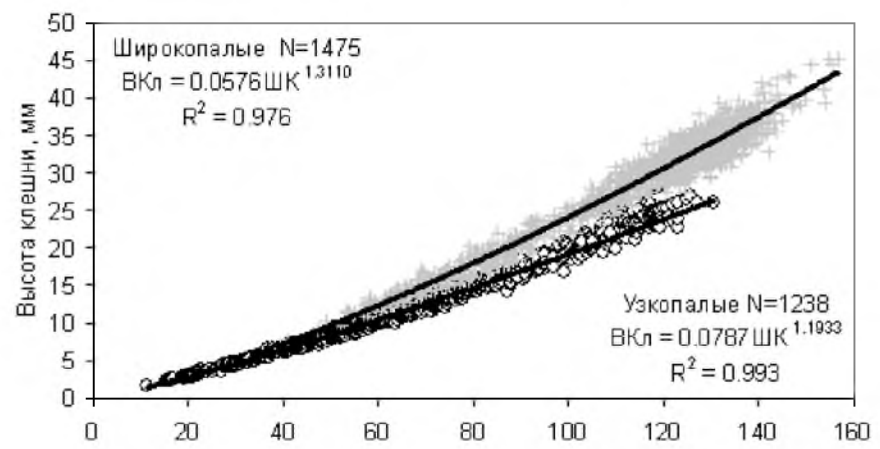
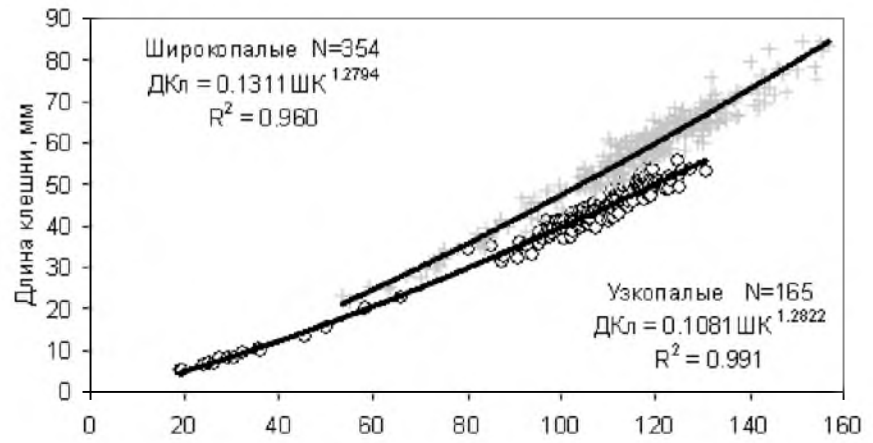


Рис. 60. Изменение соотношения размеров клешни и ширины карапакса при терминальной линьке самцов *C. orilio*. Обозначения, как на рис. 59

Коэффициенты регрессий* уравнений, описывающих зависимости между шириной карапакса (LnШК) и высотой клешни (LnВКл) у самцов *S. orilio*

a	±a	b	±b	r	±r	N, экз.
Узкопалые самцы						
-2,543	0,012	1,193	0,003	0,996	0,043	1238
Широкопалые самцы						
-2,854	0,025	1,311	0,005	0,988	0,048	1475

Примечание: * Линейная регрессия вида $\text{LnВКл} = a + b \times \text{LnШК}$, где ШК – ширина карапакса, ВКл – высота клешни.

Точки со значениями ширины карапакса и высоты клешни, лежащие выше разделительной прямой, соответствуют широкопалым, ниже этой прямой – узкопалым самцам. Доля правильных определений принадлежности самцов к той или иной экологической группе составляет 99,1 %.

Различия в росте карапакса в длину по отношению к его ширине до и при терминальной линьке визуально не выявлялись (рис. 61), однако регрессии (в логарифмическом виде) достоверно различались по дисперсии ($p < 0,001$), а регрессии, описывавшие зависимость между шириной карапакса и его промысловой длиной, – еще и по коэффициенту a ($p < 0,001$).

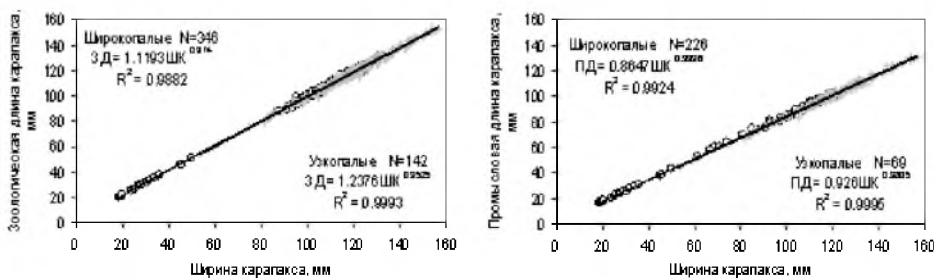


Рис. 61. Изменение соотношения длины и ширины карапакса при терминальной линьке самцов *S. orilio*. Обозначения, как на рис. 59

Таким образом, функциональная зрелость самцов, наступающая после терминальной линьки, совпадает с резким изменением параметров клешни по отношению к карапаксу, поэтому можно говорить о морфометрической зрелости самцов. Поскольку она с размером жестко не связана и может наступать в диапазоне от 40 до 166 мм по ширине карапакса, то для определения размера, при котором она происходит в популяции, использован критерий 50 %-й морфометрической зрелости. Данный критерий должен быть использован только для выборок из траловых уловов, так как при этом методе сбора соблюдается четкое природное соотношение узкопалых и широкопалых самцов в каждом размерном классе, без влияния посторонних факторов. Результаты расчетов показывают, что 50 %-я морфометрическая зрелость у краба опилио наступала при размере карапакса, равном 86,0 мм (рис. 62).

Поскольку в других частях видового ареала физиологическая зрелость наблюдалась у самцов с наименьшим размером 37 мм, а прирост за линьку у

таких крабов составляет около 10–12 мм (Sainte-Marie et al., 1995), то эти факты позволяют полагать, что физиологическая и морфометрическая зрелость у краба северной части Охотского моря при размере 40,8 мм наступили одновременно.

Рост массы тела краба-стригуна по отношению к ширине карапакса также хорошо аппроксимируется степенной функцией вида $y = b x^a$, где y – масса тела, x – ширина карапакса (рис. 63).

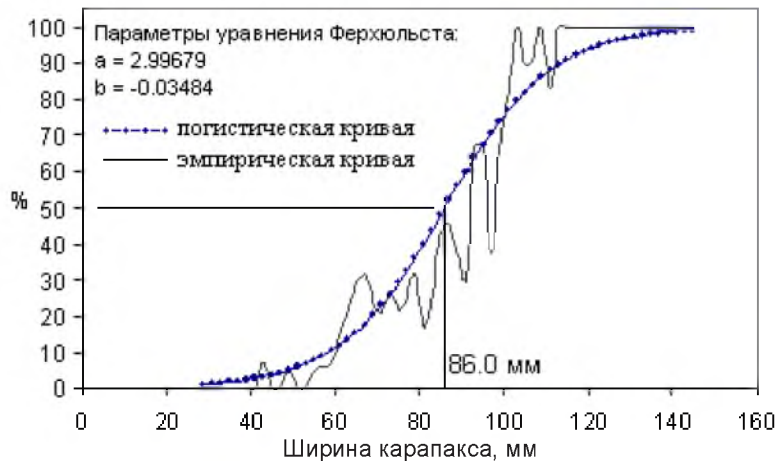


Рис. 62. Доля морфометрически зрелых широкопалых самцов в размерных классах с шагом 2 мм у *S. opilio* из уловов трала (N=810)

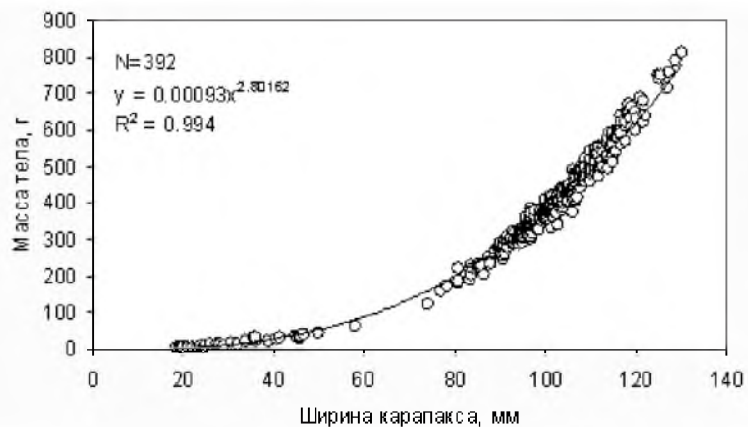


Рис. 63. Зависимость массы тела узкопалых самцов *S. opilio* от ширины карапакса в северной части Охотского моря

Так как масса тела самцов существенно зависит от физиологического состояния, то при определении коэффициентов уравнений использовались биологические данные крабов в 3-й ССП, которые достигли стабилизации массы тела после линьки. Корреляция между размерами и массой тела у самцов имеет сильную связь ($r = 0,92$). Рост массы тела быстрее опережает рост карапакса в ширину у самцов-подростков, достигших физиологического созревания, чем у неполовозрелых особей (табл. 11).

Таблица 11

Параметры уравнений размерно-весовых зависимостей $y = bx^a$ самцов *S. orilio* в северной части Охотского моря

Категория самцов	Диапазон ШК, мм	a	b	R ²	N, экз.
Узкопалые:	18–131	2,801 62	0,000 93	0,994	392
неполовозрелые	18–41	2,783 50	0,001 03	0,941	27
самцы-подростки	74–131	3,064 91	0,000 27	0,971	358
Широкопалые	60–164	3,112 95	0,000 25	0,974	3 205

Примечание: y – масса (г), x – ширина карапакса (мм).

Различия полученных регрессий, приведенных к логарифмическому виду, достоверны: дисперсии и коэффициенты *a* регрессий различаются на 0,1 % уровне значимости (разница коэффициентов *b* недостоверна, $p > 0,05$). У терминальных самцов масса тела увеличивается еще значительней по сравнению с ростом карапакса.

Однако коэффициент *a* в уравнении для широкопалых крабов, составляющий 3,11 (табл. 11), не отражает истинных масштабов увеличения массы тела, так как это уравнение характеризует не зависимость размера и массы в период роста, а лишь соотношение между размером и массой у прекративших расти крабов. Между тем увеличение размера наиболее крупного узкопалого самца при терминальной линьке со 131 до предполагаемой ширины карапакса 159 мм, о чем говорится ниже, означает более чем двукратное увеличение его биомассы в последующем – с 810 до 1680 г. По этой причине набор конечной массы крабом происходит продолжительное время: через 6–7 месяцев отвердевает панцирь, а еще через 3–5 месяцев стабилизируется масса тела. О наличии существенной разницы в опережении роста массы тела по отношению к росту карапакса у крабов при промежуточной и терминальной линьках можно судить только по уровню подъема одной кривой над другой (рис. 64). Максимальная масса тела 2000 г. отмечена у краба размером 162 мм.

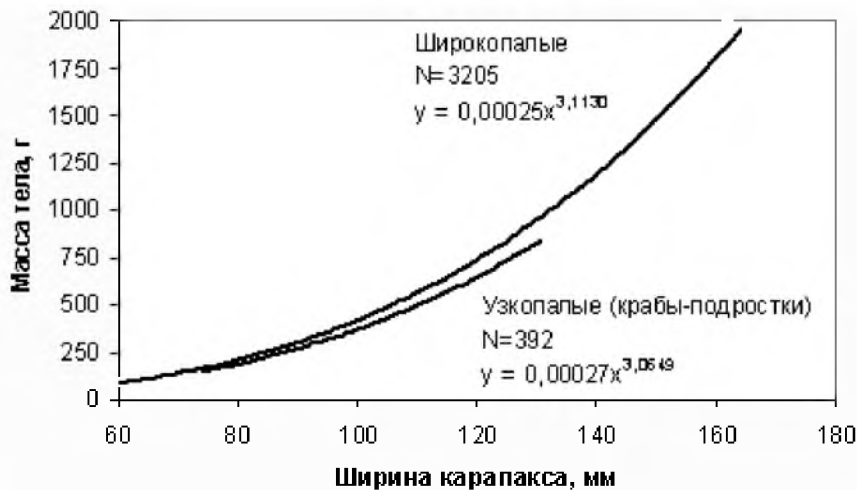


Рис. 64. Кривые зависимости массы тела (г) от ширины карапакса (мм) для узкопалых и широкопалых самцов *S. orilio* в северной части Охотского моря

Самки откладывают икру только после терминальной линьки. В процессе этой линьки («линьки созревания») рост abdomena самок в ширину существенно опережает рост карапакса, что приводит к формированию широкого, чашеобразного, приспособленного для вынашивания икры abdomena из небольшого овального. На графике зависимости ширины abdomena от ширины карапакса, вследствие резкого изменения морфологии abdomena за счет аллометрии роста, между двумя полями точек (половозрелыми и неполовозрелыми самками) образуется разрыв, который указывает на достижение половозрелости особями, принадлежащими к верхней группе точек (рис. 65). Размеры abdomena и карапакса для половозрелых и неполовозрелых самок обнаруживают тесную положительную взаимосвязь.

Определение размера функциональной половой зрелости самок проводилось также, как и для самцов, по данным траловых съемок. В связи с удаленностью района зал. Шелихова от североохотоморского шельфа, расчеты размера половой зрелости самок из этих местообитаний были проведены отдельно. Для самок, обитавших на североохотоморском шельфе и в зал. Шелихова, размер ширины карапакса, при котором более 50 % особей достигали половой зрелости, различался незначительно и составил для первого района – 56,6 мм, для второго – 56,4 мм (рис. 66). Несмотря на значительную удаленность этих районов, размер 50 %-й половозрелости самок имел близкие значения, составив в среднем 56,5 мм.

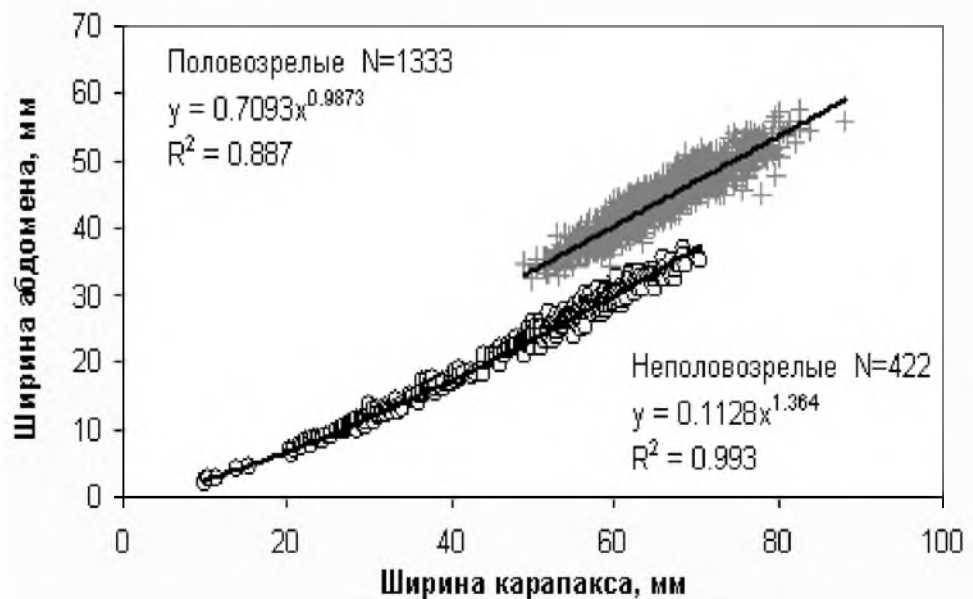


Рис. 65. Зависимость ширины abdomena от ширины карапакса самок *S. opilio* североохотоморского шельфа. Крестиками обозначены половозрелые, кружками – неполовозрелые самки

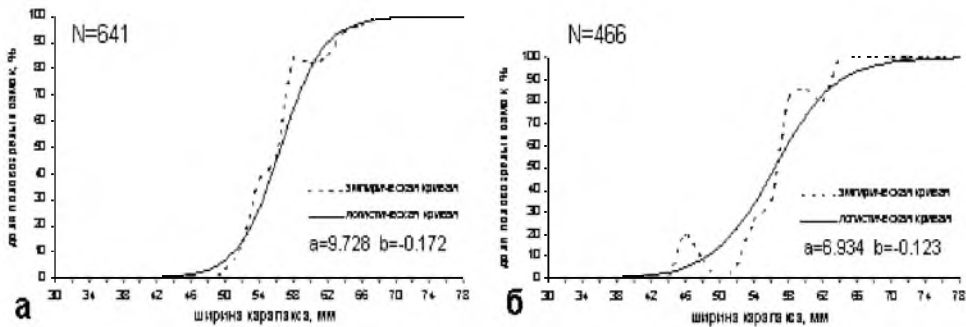


Рис. 66. Динамика встречаемости половозрелых самок *C. orilio* по материалам траловой съемки, проведенной на североохотоморском шельфе между 146°00' и 152°00' в.д. (а) и в заливе Шелихова (б)

Широкая вариабельность минимального размера половозрелых самок *C. orilio* и размера карапакса, при котором наблюдается 50 % созревание, отмечается в пределах всего ареала. В Анадырском заливе Берингова моря в ходе выполнения съемки с применением трубачеловных ловушек было отмечено уменьшение минимального размера икротосных самок с продвижением от центральной части залива на северо-восток, при этом минимальный размер карапакса икротосной самки составил 25 мм (Исупов, 1999). Размеры достижения 50 % половой зрелости самок, обитающих в разных районах присахалинских вод, согласно среднесноголетним данным (1988–2001), имели между собой значительные различия (Первеева, 2002б). К примеру, для самок из Татарского пролива данное значение составило 67,7 мм, для залива Анива – 54,9 мм, для юго-востока Сахалина – 55,1 мм и для северо-востока острова – 49,0 мм. По мнению Е.Р. Первеевой (2002), разница в размерах 50 % половозрелости самок, а также в относительном росте абдомена по отношению к ширине карапакса связаны с неодинаковым темпом роста в местах обитания крабов. В случае североохотоморского шельфа и зал. Шелихова экологические условия обитания самок, видимо, сходные, что отражается на близких величинах размера 50 % половозрелости.

4.5.2. К вопросу о терминальной линьке самцов

Противники концепции терминальной линьки самцов в качестве одного из контраргументов приводили слишком большую разницу между размерами узкопалых и широкопалых самцов, непреодолимую за одну линьку (Dawe et al., 1991). Однако имеющиеся материалы позволяют не согласиться с этой точкой зрения и дополнительно выдвинуть ряд доводов в защиту терминальной линьки.

Самцы становятся морфометрически зрелыми (терминальными), больше не линяя, в широком диапазоне размеров. В северной части Охотского моря выловлен широкопалый самец минимального размера 40,8 мм (высота клешни 7,7 мм), так же как и у восточного побережья Канады (Sainte-Marie, Hazel, 1992).

В то же время максимальный размер узкопалого самца, не прошедшего терминальной линьки, составил в уловах 131 мм (высота клешни 26,0 мм). Это очень редкий экземпляр, который был отловлен крабовыми ловушками в результате целенаправленного поиска в течение многих дней на акватории северо-восточного участка (к востоку от 152°00' в.д.), где встречаются наиболее крупные широкопалые самцы. Чаще всего в ловушках встречаются узкопалые самцы размером менее 120–125 мм. В последние годы и широкопалые самцы не так крупны, как раньше, в основном менее 145 мм. Самый крупный экземпляр размером 166 мм был отловлен на северо-восточном участке в 1995 г., в первый год освоения запасов в Притауйском районе. Крупные крабы идут в ловушки первыми, в соответствии с иерархическими отношениями между крабами, и поэтому быстрее вылавливаются. В последние годы (2000–2007) при широкомасштабном промысле удавалось отловить рекордных особей, размер которых составлял 155–159 мм.

Таким образом, если сравнить максимальные размеры узкопалых и широкопалых самцов в уловах ловушек за последние годы, а также обычно встречающиеся их размеры, то разница между ними по ширине карапакса составит 20–28 мм. Известен случай линьки в условиях лабораторного содержания, когда у самца размером 97 мм прирост составил 34 мм (Taylor, 1982). Проведенная по материалам 2002 г. оценка прироста ширины карапакса при терминальной линьке самцов показывает, что увеличиться в размерах самцу за одну линьку на эту величину вполне реально.

В июне – июле на локальной промысловой акватории в координатах 57°24'–57°39' с.ш., 152°45'–153°30' в.д. на глубине 380–500 м в уловах присутствовало 12,0 % узкопалых самцов размером 88–130 мм, широкопалых самцов во 2-й ССП не было. Они появились на этой акватории в сентябре – октябре одновременно со снижением доли узкопалых самцов до 3,0 %. Перелинявшие крабы во 2-й ССП, имевшие размеры от 110 до 157 мм, составили 16,7 % в общем улове. Средние размеры узкопалых самцов за июнь – июль ($112,6 \pm 0,3$ мм) и широкопалых самцов во 2-й ССП за период с сентября по октябрь ($127,2 \pm 0,4$ мм) различались на 15 мм (рис. 67), однако нисходящие ветви кривых сдвинуты одна относительно другой примерно на 18 мм, что точнее отражает величину прироста за терминальную линьку, так как у узкопалых самцов размером более 118–120 мм вероятность терминальной линьки наибольшая. Самцы в 3-2-й и 4-й ССП не имеют второго слоя под карапаксом, как показали массовые проверки в районах промысла. Крабы этих стадий находятся в активном репродуктивном состоянии, в основном встречаются на участках плотных скоплений самок. Однако в предлиночном состоянии крабы не находились бы в зонах размножения, где происходят схватки между самцами, поэтому можно уверенно считать, что крабы 3-2-й и 4-й ССП не линяют.

Крабы линяют, по-видимому, находясь в 3-1-й ССП для того, чтобы увеличить свой размер. Однако в уловах широко представлены широкопалые самцы с темными, черными и мягкими от старости панцирями в состоянии анекдизиса и размерами от 53 до 100 мм, т.е. менее промысловой меры. Вероятно, терминальная линька связана не столько с размерами, сколько с внутренними перестройками физиологического состояния особей, внешне проявляющимися

в резком увеличении размеров конечностей и изменении поведения. За счет терминальной линьки мелкоразмерных крабов, получивших у американских рыбаков название «пигмеи», на 100 широкопалых самцов более промысловой меры в промысловых районах Охотского моря приходится 15 широкопалых самцов менее проммеры. Вследствие селективности ловушек, по которым производились расчеты, доля «пигмеев», очевидно, должна быть существенно больше.

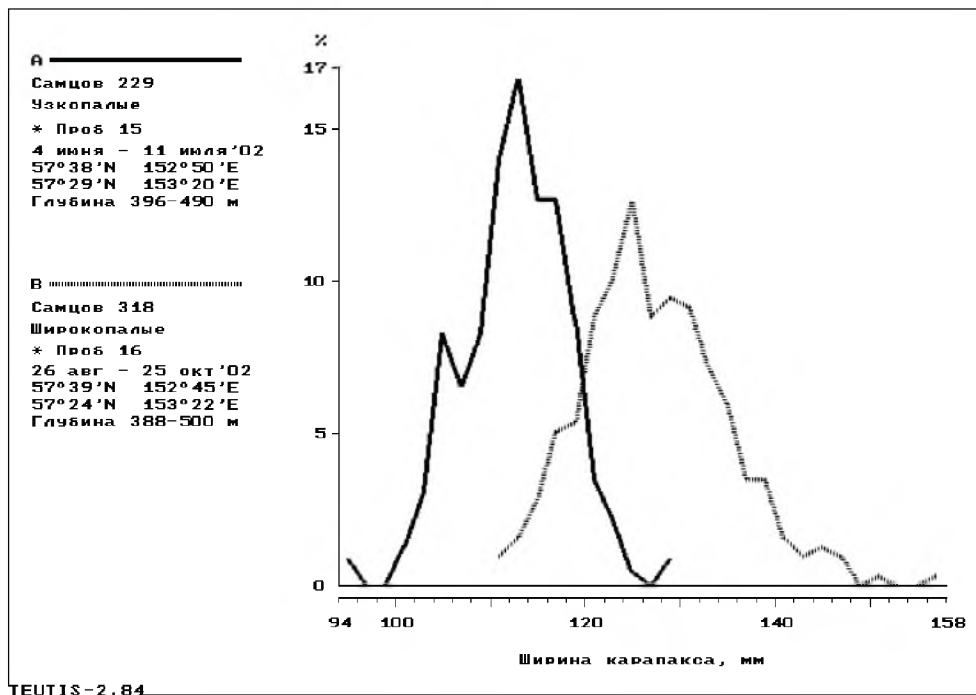


Рис. 67. Размерный состав самцов *C. orilio* до и после терминальной линьки по материалам промыслового лова в 2002 г.

Наряду со многими фактами, появившимися в зарубежной литературе после выдвижения гипотезы терминальной линьки: отсутствие гормона линьки crustaceanecdizona у всех широкопалых самцов (Conan et al., 1988); присутствие на дне в период массовой линьки экзувиив, главным образом узкопалых самцов, и лишь в 1,9 % случаев они принадлежали широкопалым самцам (Sainte-Marie, Hazel, 1992); многочисленные аквариумные наблюдения за линькой крабов, среди которых были только узкопалые крабы; отсутствие второго отделяющегося от панциря слоя в эндоподите II максиллы ротового аппарата у широкопалых самцов (Moriyasu, Mallet, 1986); отсутствие линек после достижения морфометрической зрелости у крабов другого рода семейства Majidae (Hartnoll, 1963), все вышеуказанные наблюдения в северной части Охотского моря могут рассматриваться как дополнительные данные, которые подтверждают преодоление терминальной линьки широкопалыми самцами.

Вместе с тем факты линьки некоторых крабов, идентифицированных как широкопалые, имеют место (Donaldson, Johnson, 1988; Dawe et al., 1991), однако такие случаи единичны. В настоящей работе более $\frac{3}{4}$ из 0,96 % ошибочных определений с помощью дискриминантной функции ($LN(BK_l) = -2,77\ 392 + 1,265\ 42LN(ШК)$) также приходилось на неточную идентификацию узкопалых самцов. Очевидно, приводящиеся в литературе единичные случаи линьки широкопалых крабов – это всего лишь проявление природной морфометрической вариабельности (Иванов, Соколов, 1997), и они не опровергают идею терминальной линьки после наступления морфометрической зрелости.

4.5.3. Изменения биологического состояния самцов после терминальной линьки

Терминальной линькой фактически завершается развитие крабов, но их биологическое состояние, определяемое по стадии состояния панциря, продолжает рассматриваться, тем более что оно имеет определенное значение для промысла. От состояния панциря, указывающего на время, прошедшее после терминальной линьки, зависит пищевая активность, скорость и направление перемещения, степень развития половых продуктов и соответствующее ему репродуктивное поведение крабов, а также оптимальное для промысла технологическое состояние сырца. В данном разделе основное внимание уделено установлению сроков линьки в популяции, выяснению особенностей сезонной динамики в соотношении крабов различного физиологического состояния, продолжительности выделяемых стадий.

Послелиночный период жизни терминальных крабов был изучен благодаря массовым данным ловушечных сборов в течение всего безледного периода года. Поскольку ловушки улавливают практически только терминальных самцов, то собранные данные позволили определить сроки именно терминальной линьки. Для этого весь массив многолетних данных был проанализирован помесячно. В ловушках преобладали самцы 3-й стадии состояния панциря как трофически наиболее активные особи. Самцы 2-й ССП в различном количестве встречались в течение всего периода наблюдений – с апреля по декабрь (рис. 68, табл. 12). Доля в уловах этой категории самцов, определяющая интенсивность линочного процесса, в апреле – июне была наименьшей, особенно в апреле (0,4 %) и сравнительно высокой (более 5 %) – в период с июля по декабрь. Предельно высокая доля самцов во 2-й ССП (8,6–9,2 %) сохранялась в широком временном интервале – с августа по ноябрь (незначительное снижение в сентябре до 7,2 % было связано с менее равномерным отбором проб на акватории). Максимальная ее величина (9,2 %) была характерна для ноября, хотя отчетливо выраженного пика на диаграмме не наблюдалось (рис. 68). В августе в одной из проб было отмечено наивысшее процентное отношение самцов с хрупким панцирем – 93 %. Встречаемость самцов во 2-й ССП (отношение количества проб, где они есть, к общему количеству проб) с апреля по август увеличивалась с 14 до 64 %, а затем оставалась на этом высоком уровне практически до конца года, уменьшаясь в декабре до 60 %.

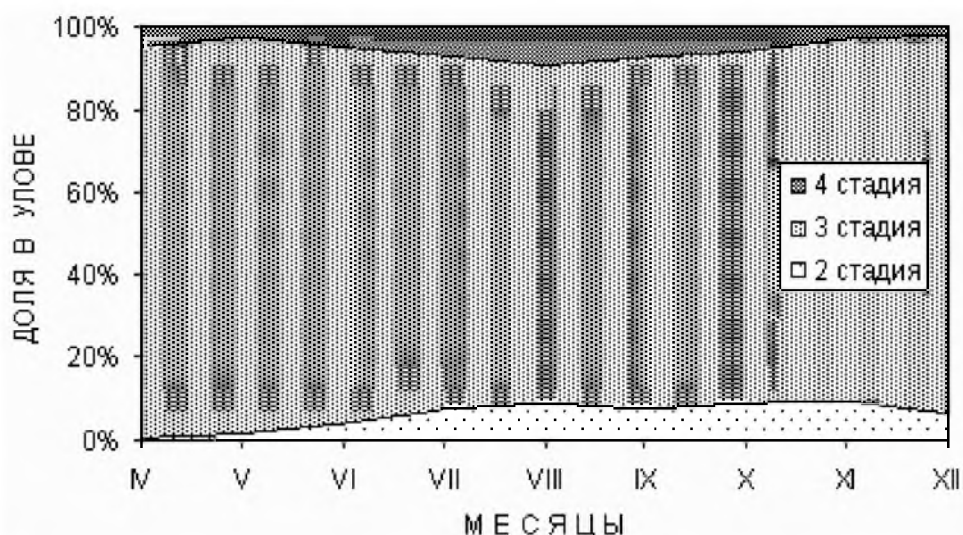


Рис. 68. Сезонная изменчивость распределения самцов из уловов ловушек по стадиям состояния панциря в северной части Охотского моря (по многолетней базе данных)

Таблица 12

Соотношение самцов *S. orilio* разных стадий состояния панциря в уловах ловушек в северной части Охотского моря (1992–2007 гг.)

Месяц	Стадии состояния панциря			Количество экземпляров
	2	3	4	
Апрель	0,4 %	94,8 %	4,8 %	5 314
Май	1,4 %	96,2 %	2,4 %	23 407
Июнь	3,8 %	91,1 %	5,1 %	58 649
Июль	7,4 %	85,9 %	6,7 %	96 379
Август	8,6 %	82,3 %	9,1 %	129 194
Сентябрь	7,2 %	85,5 %	7,3 %	87 221
Октябрь	8,8 %	85,2 %	6,0 %	55 678
Ноябрь	9,2 %	87,7 %	3,1 %	42 051
Декабрь	6,4 %	91,6 %	2,0 %	24 515

В данном исследовании осуществлялось более дробное деление 2-й ССП. В апреле встречались только самцы 2-2-й ССП (рис. 69), т.е. крабы, линявшие приблизительно в октябре – ноябре предыдущего года, а первые недавно перелинявшие крабы в стадии 2-0 появлялись в конце мая. Например, 26 мая 2007 г. на одном из участков они составляли до 14 % от общего количества самцов в улове. В декабре такие особи не отмечены. Существен для оценки растянутости периода линьки факт присутствия трех самцов в 1-й ССП в двух пробах, отобранных 31 октября и 4 ноября 2004 г. Это прямо указывает на линьку самцов в конце октября и высокую степень вероятности ее у самцов в ноябре.

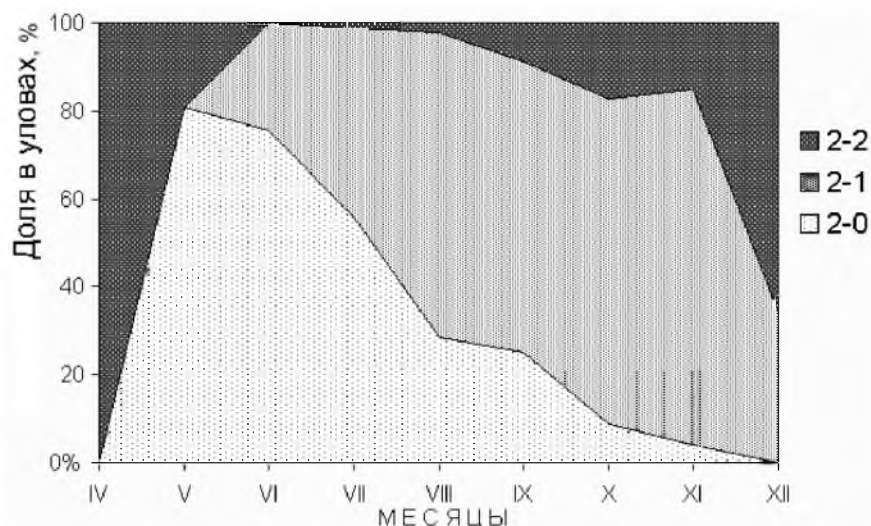


Рис. 69. Соотношение самцов трех подстадий 2-й стадии состояния панциря в уловах ловушек в течение года (описание подстадий в главе 1)

Самцы во 2-0-й ССП начинают заходить в ловушки спустя приблизительно один месяц после сбрасывания старого панциря, так как в лабораторных условиях краб-стригун опилио не питается в течение 3–4 недель после линьки (O'Halloran, O'Dor, 1988). Поскольку крабы во 2-0-й ССП появлялись в уловах в третьей декаде мая (26 мая) и исчезали с середины ноября, можно полагать, что терминальная линька у краба-стригуна в северной части Охотского моря происходит с конца апреля по середину октября. Судя по встречаемости самцов в 1-й ССП в начале ноября, линька в отдельные годы может продолжаться до конца октября.

Пространственное распределение полей недавно перелинявшего краба (в процентах от их количества в улове самцов) в июле – декабре выглядит в виде локальных пятен во всем диапазоне обитания крабов (рис. 70). Узкопалые самцы избегают взрослых терминальных крабов, особенно когда последние образуют скопления в зонах размножения, поэтому пути миграций крабов проходят между этими локальными зонами, и здесь же они линяют. В результате поля перелинявшего краба и зоны размножения располагаются на некотором удалении и не перекрываются.

Было замечено, что на северо-восточном участке (к северу от $57^{\circ}00'$ с.ш., к востоку от $148^{\circ}30'$ в.д.) среднемесячные значения доли самцов во 2-й ССП в летне-осенний период были достаточно высоки (8–20 %) и отмечались ежегодно. На центральном участке (к югу от $57^{\circ}00'$ с.ш., между меридианами $146^{\circ}00'$ и $151^{\circ}30'$ в.д.) за 13 лет с 1995 по 2007 г. они редко превышали 5 % (только в 1995 и 2004–2005 гг.). Наибольших величин этот показатель достигал у бровки шельфа между меридианами $147^{\circ}00'$ и $149^{\circ}00'$ в.д., куда в первую очередь выходит основная масса мигрирующих крабов из зоны шельфа. На акваториях восточнее $149^{\circ}00'$ в.д., которые расположены далеко от основных районов обитания молоди на шельфе, доля самцов во 2-й ССП в среднем была существенно ниже, увеличение ее здесь наблюдалось чаще в октябре – декабре.

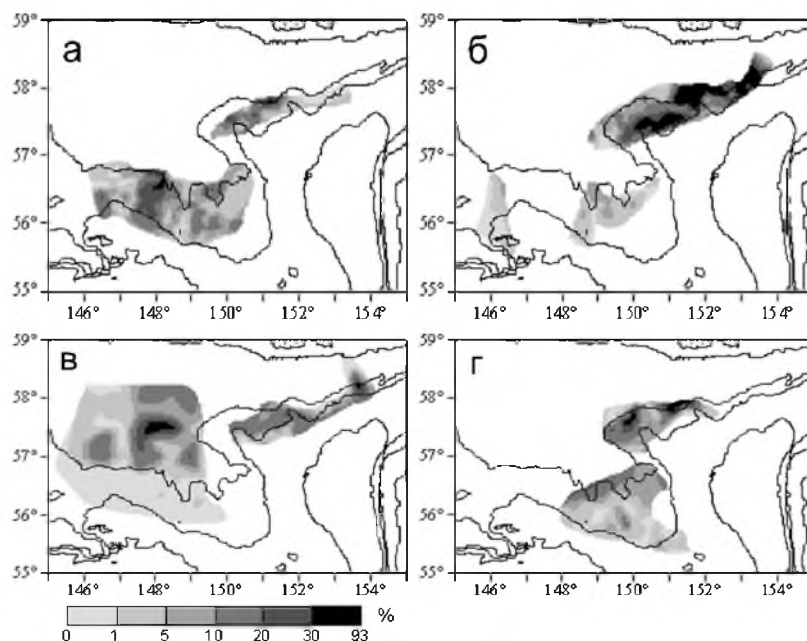


Рис. 70. Распределение доли самцов *C. orilio* во 2-й стадии состояния панциря в уловах ловушек (%) в июле – декабре: а – 1995 г., б – 1997 г., в – 2001 г., г – 2004 г.

Для выяснения возможных межгодовых различий в сроках линьки и количестве линяющих крабов (средней доли в уловах), от чего мог растянуться определенный выше линочный период, был проанализирован состав уловов отдельно по каждому году. Наиболее длинный ряд наблюдений, охватывавший 5–9 месяцев, был выполнен в 1995–1999, 2001–2002 и 2004–2007 гг.

Анализируемый материал оказался разнородным: в одни годы малопредставительным был весенний (апрель – июнь) или осенне-зимний (сентябрь – декабрь) периоды, в другие годы пробы были собраны в очень узком батиметрическом диапазоне, в ряде случаев отсутствовала информация по ряду крупных участков северной части Охотского моря. Такой итог полученного многолетнего материала вполне очевиден, так как места сбора проб определялись в значительной степени эффективностью промысла. Рыбаки избегали участков с высокой долей мягкого краба, поэтому расчеты средней доли крабов во 2-й ССП в дополнение ко всем отмеченным недостаткам материала могли приводить к заниженным оценкам. Однако это относилось главным образом к материалам за период с апреля по июнь, отличавшимся небольшим объемом проб и ограниченной площадью исследованных участков, а также тем, что именно в эти весенние месяцы распределение перелинявшего краба было высококонтрастно (см. рис. 25, а).

По вышеуказанной причине имеющийся материал не позволил определить время первого появления в уловах перелинявших крабов в каждом рассматриваемом году: для составления достоверной картины требовался более объемный массив данных за апрель – июнь. Тем не менее, установлено, что крабы во 2-й ССП присутствовали в уловах действительно продолжительное время – в течение 7–8 месяцев с мая – июня по декабрь (рис. 71).

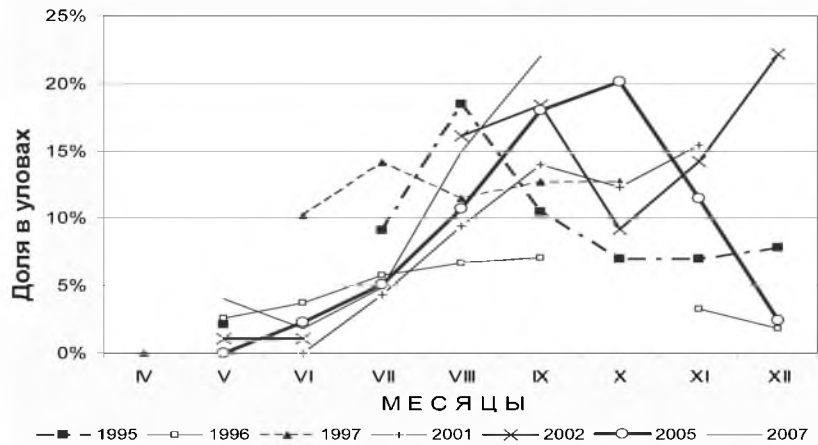


Рис. 71. Сезонная и межгодовая изменчивость средней доли перелинявших самцов краба опилию в уловах на северо-восточном участке Охотского моря

Во-первых, это связано с растянутостью линочного периода. Причем существует значительное смещение сроков линьки для различных акваторий. Так, в 1995 г. на участке между $148^{\circ}00'$ и $150^{\circ}30'$ в.д. на глубинах от 180 до 240 м доля самцов во 2-0-й ССП в ловушках постепенно снижалась с начала июля по середину августа с 4,0 до 0,3 % и во второй половине августа достигла 0 %. Самцы во 2-0-й ССП вновь были обнаружены во второй половине октября на глубинах 260–275 м между $146^{\circ}00'$ и $147^{\circ}00'$ в.д., где они составляли в среднем 2,8 % от общего количества самцов. Во-вторых, процесс отвердения панциря у самцов после терминальной линьки более продолжительный, в результате чего краб переходит из 2-й в 3-ю ССП спустя приблизительно 5–6 месяцев, когда с момента линьки проходит 6–7 месяцев. На это указывает оценка продолжительности 2-0-й ССП в 1,5 месяца по полевым наблюдениям (рис. 72) и пребывание во 2-1-й ССП меченого самца в течение 3 месяцев.

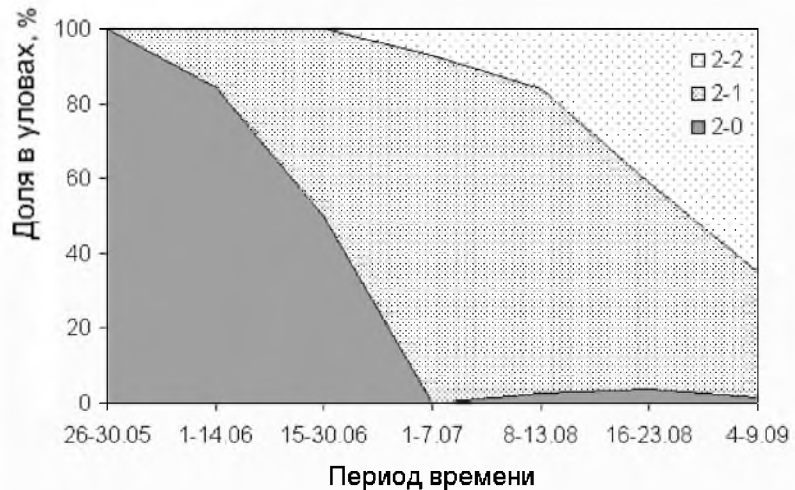


Рис. 72. Соотношение самцов во 2-й стадии состояния панциря в уловах ловушек на локальном участке в период с 26 мая по 9 сентября 2007 г.

Таким образом, осредненная за 16 лет (1992–2007) сезонная динамика состояния панциря крабов в уловах (рис. 68, табл. 12) реально отражает конкретную обстановку в течение любого года из рассмотренных. Вместе с тем обнаружены региональные особенности интенсивности линочного процесса и ее межгодовой изменчивости.

Температура окружающей среды существенно влияет на метаболизм крабов-стригунов, являясь основополагающим фактором при их распространении (Foyle et al., 1989). В качестве индикатора термических условий придонного слоя может быть использована ледовитость Охотского моря (Фигуркин, 2006). С целью оценки влияния термического режима на линочные процессы проверялась связь среднегодовой доли самцов во 2-й ССП с ледовитостью. На эту тесную связь указывают также результаты проведенной И.А. Жигаловым (2005) типизации лет за период с 1998 по 2004 г. по придонной температуре североохотоморского шельфа в сентябре – октябре: годы высокой ледовитости (1998–2001) оценены как «холодные» и «нормальные», малоледовитый 2004 г. – как «аномально теплый». Таким образом, малоледовитые годы – 1994–1997 и 2005–2007 – по термическому режиму придонного слоя должны быть «теплыми», на что косвенно указано в ряде работ (Самко, Петрук, 2002; Мороз, 2003). Данные по ледовитости Охотского моря любезно предоставлены С.А. Шершенковой.

Результаты проверки наличия связи среднегодовой доли самцов во 2-й ССП в уловах с ледовитостью Охотского моря показали, что для северо-восточного участка эта связь отсутствовала ($R = -0,03$, $p > 0,22$) и коэффициент корреляции недостоверен (рис. 73), для центрального участка корреляционная связь была отрицательной и имела среднюю силу ($R = -0,574$, $p = 0,05$). Это означает, что в ледовитые, или «холодные», годы доля перелинявшего краба в уловах достоверно снижалась, а в «теплые» – увеличивалась. Проявлению этой связи, по-видимому, способствовало увеличение миграционной активности узкопалых крабов, быстрее выходявших на материковый склон перед терминальной линькой в «теплые» годы (1994–1995, 2005), и в этом случае прямая связь ледовитости с интенсивностью линьки отсутствует.

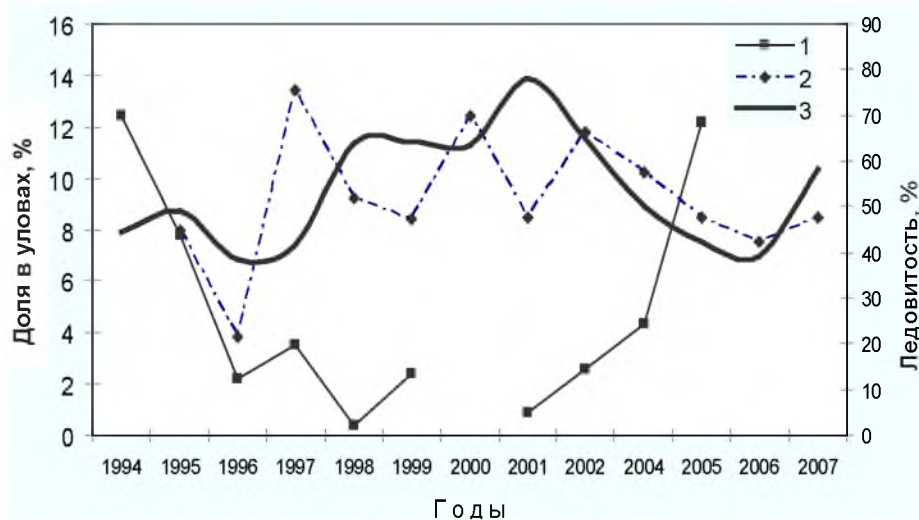


Рис. 73. Соотношение средней доли перелинявших самцов в уловах на центральном (1) и северо-восточном (2) участках и ледовитости (3) Охотского моря в период с 1994 по 2007 гг.

В «аномально теплые» годы средняя доля самцов во 2-й ССП в весенние месяцы может быть в 2–3 раза выше, чем в «теплые» и «холодные». Так, в 1997 и 2004 г. она составляла 10–11 % в июне и 13–14 % в июле, в то время как в «холодные» и «теплые» годы не превышала 4 и 6 %, соответственно, в эти месяцы.

В «холодные» годы (1998–1999, 2002) самцы во 2-0-й ССП встречались до 1 октября, в «теплые» (1994–1995, 2004–2005) – до 15 ноября (рис. 74). Учитывая, что такие особи заходят в ловушки спустя примерно месяц после линьки, полученные данные позволяют утверждать, что в «холодные» годы линька самцов заканчивалась до начала сентября, а в «теплые» – в середине октября. Следует отметить, что именно в «теплый» 2004 г. с 31 октября по 4 ноября были пойманы редкие особи в 1-й ССП. Таким образом, в «теплые» годы линька у краба-стригуна происходит в течение более продолжительного периода, чем в «холодные».

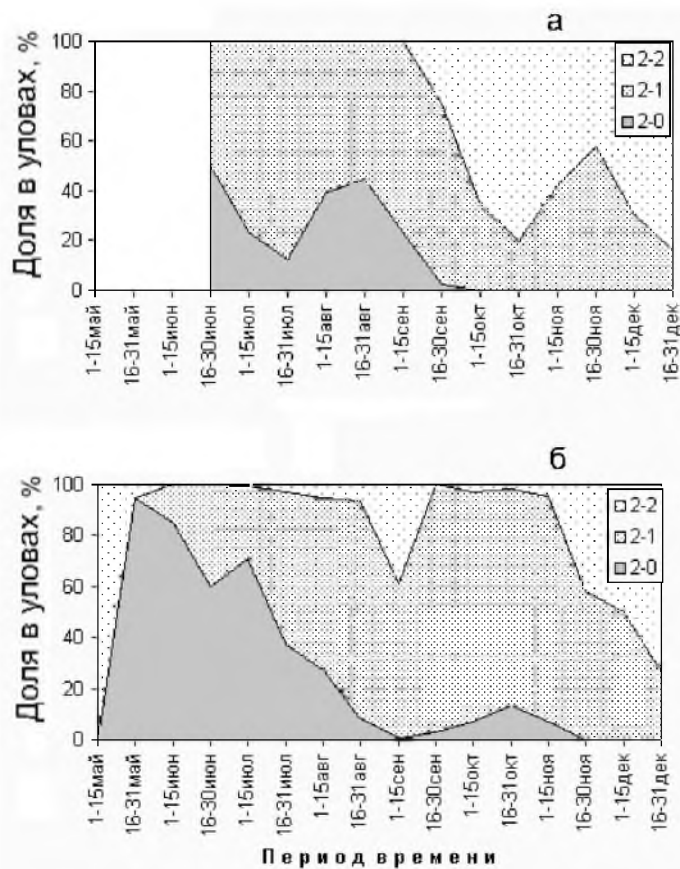


Рис. 74. Изменение соотношения самцов различных подстадий 2-й стадии состояния панциря в уловах ловушек в «холодные» (а) и «теплые» (б) годы

Как видно на рис. 74, и в теплые, и в холодные годы соотношение самцов во 2-0-й, 2-1-й и 2-2-й ССП в летне-осенний период подвержено некоторым

колебаниям, что свидетельствует о сдвигах сроков линьки на различных акваториях. Это явление наблюдалось в 1995, 1998 и 2002 гг. и его следует считать нормой.

Когда панцирь полностью отвердевает, крабы переходят в 3-ю ССП, которая характеризуется наибольшей двигательной и пищевой активностью особей, поэтому крабы этой стадии составляют в среднем 82–95 % улова (табл. 12). К июлю – августу в уловах увеличивается доля крабов во 2-й ССП, и часть промысловых судов смещается ближе к зонам размножения, где при высоких уловах нет перелинявших самцов, но вместе с тем чаще встречаются «старые» особи в 4-й ССП. В результате доли самцов во 2-й и 4-й ССП в августе максимальны. Осенью суда переходят на более глубокие участки, где в уловах доминируют крабы во 2-й и 3-й ССП, а значимость крабов в 4-й ССП снижается. Кроме того, в начале зимнего периода (ноябрь – декабрь) некоторая часть перелинявших весной стригунов переходит в 3-ю ССП, находясь в которой, они превосходят по пищевой активности особей во 2-й и 4-й ССП. Это вызывает снижение доли последних.

Основную информацию по продолжительности стадий состояния панциря дали результаты мечения. В жизни краба после терминальной линьки собственно личиночного цикла уже не происходит. У узкопалых самцов после 2-й стадии наступают последовательно 3-0-я и 3-1-я ССП, затем предлиночная, мало отличающаяся от 3-1-й ССП, после чего крабы линяют. Терминальные самцы после 3-1-й ССП вступают в период постепенного длительного старения, который в итоге приводит к гибели, и поэтому у них дополнительно выделяются 3-2-я и 4-я ССП. На примере стригунов, преодолевших терминальную линьку, была определена длительность всех стадий и затем использована для предварительной оценки продолжительности личиночного цикла у узкопалых крабов (размером > 80 мм).

Все особи, прошедшие терминальную линьку, помеченные на 2-й стадии и носившие метки от нескольких дней до 3 месяцев, еще сохраняли хрупкий панцирь и по-прежнему оставались на этой же стадии. Крабы, пойманные через 7–14 месяцев после выпуска, т.е. на следующий год, имели 3-0-ю ССП. Затем скорость старения имела индивидуальный характер. Тем не менее, спустя 1,5 года большинство крабов имело 3-1-ю, а еще через год – 3-2-ю ССП (табл. 13).

Таблица 13

Распределение по стадиям состояния панциря вторично пойманных меченых крабов, выпускавшихся во 2-й стадии состояния панциря

Время в пути	Стадии состояния панциря				N, экз.
	2	3-0	3-1	3-2	
До 3 месяцев	100 %	0 %	0 %	0 %	143
7–14 месяцев	0 %	100 %	0 %	0 %	236
18–27 месяцев	0 %	0 %	80 %	20 %	105
29–38 месяцев	0 %	0 %	22 %	78 %	32

Согласно приведенным выше оценкам, продолжительность 2-й личиночной стадии может составлять 6–7 месяцев. Продолжительность каждой из трех подстадий 3-й ССП составляет приблизительно один год, а на 3-й стадии в целом

краб пребывает 3 года. 4-я ССП, по-видимому, короче, чем 3-2-я ССП, и может длиться около полугода.

У узкопалых крабов размером 80–130 мм 2-я ССП, скорее всего, короче, чем у терминальных, и продолжительность личиночного цикла определяется в основном длительностью 3-0-й и 3-1-й ССП, т.е. ограничивается двумя годами.

4.5.4. Репродуктивный цикл самок и плодовитость

После терминальной линьки самки вступают в репродуктивный период жизненного цикла и в первый раз откладывают икру. По мере развития наружной икры происходит рост и развитие гонад для следующего икрометания. Основными задачами при изучении биологического цикла и репродуктивной биологии краба-стригуна были установление момента массового выклева личинок и сроков откладки новой икры, определение продолжительности цикла ее развития (эмбриогенеза), количества икры в кладке и числа икрометаний за период жизни особи. Основу материала составили ловушечные сборы, лишь в особых случаях применялись траловые сборы.

4.5.4.1. Сезонная динамика репродуктивного состояния самок

Наблюдения за ходом размножения проводились сразу после распаления ледового покрова. Доля самок с икрой на стадии «икра бурая» (ИБ) постепенно снижалась с 26 % в апреле до 4 % в июне–июле, а в августе составила 2 % (рис. 75). По данным траловых съемок в начале августа содержание в уловах самок этой стадии было низким – менее 0,5 % от числа половозрелых особей. Это позволяет полагать, что к концу июля практически у всех самок выклев личинок заканчивался. Соответственно, с апреля по июль снижалась доля самок в состоянии «личинки выклюнулись» (ЛВ) – с 15 до 3 %, так как самки сразу после выклева личинок откладывали новую икру. В последующие месяцы самки на стадии ЛВ встречались единично, часть из них представляла собой старых особей, в гонадах которых развитие ооцитов прекращалось. Таким образом, установлено, что выклев личинок и откладка икры у самок происходит весной: с апреля по июль с максимумом в мае.

Растянность периода выклева личинок и откладки икры у самок более чем на месяц отмечена в пределах небольшого участка. Моментом выклева считали, когда икра в кладке становилась серо-черной и мягкой. При диагностировании новых свежесложенных кладок определяющим признаком было наличие во внутренней полости самок неразвитых (пустых) гонад, в том числе с остатками ооцитов оранжевого цвета. Так, в радиусе 50 км в центральной части материкового склона в конце апреля (28.04.2007 г.) в одних скоплениях самки имели полные кладки с темно-коричневой икрой – в стадии, предшествующей выклеву (27 % от общего количества половозрелых самок), причем 11 % самок к этому моменту уже выметали новую икру. В других скоплениях в середине мая откладка икры не отмечалась, 33 % самок имели твердую темно-коричневую и 17 % – мягкую серо-черную икру. В конце мая (27.05.2007 г.) в нерестовых концентрациях на третьем участке у всех самок в стадии ИБ икра была мягкой, личинки в них были готовы выклюнуться (29 % от общего

количества самок), в уловах присутствовало 13 % особей со свежееотложенной «оранжевой икрой» (ИО), текучей у некоторых экземпляров. При растянутости выклева, его максимум в центральной части исследуемого района приходился на конец мая.

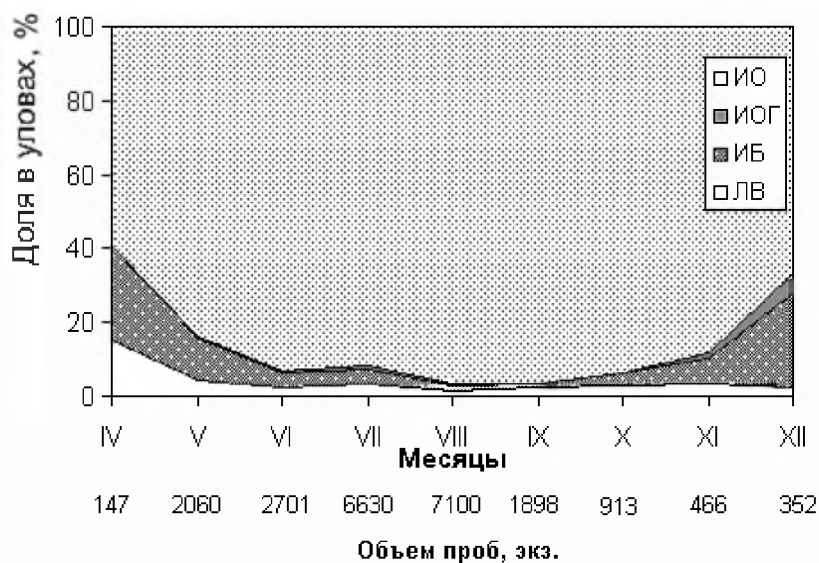


Рис. 75. Динамика развития наружной икры у *C. orilio* в северной части Охотского моря

Икра на стадии ИО встречалась в течение всего периода наблюдений с апреля по декабрь и доминировала над всеми остальными. Весной в процессе выклева личинок и откладки икры доля особей в стадии ИО в пробах повышалась с апреля по июнь с 59 до 93 % от общего количества половозрелых самок и к ноябрю снижалась до 91 % (рис. 75). В ноябре в икринках появлялись ясно различимые крупные глазки и оранжевый цвет пигмента превращался в коричневый. Поэтому доля особей в стадии ИО понижалась с октября по декабрь с 93 до 67 %, а повышалась доля особей в стадиях ИОГ и ИБ, которые достигали в декабре суммарной величины 31 %. Зимой выклева не происходит, икра с глазком продолжает развитие до весны, но значительно более медленными темпами, как у эмбрионов синего краба в зимний период (Jensen et al., 1985). По-видимому, в период с января по март, когда море покрыто льдом, доля самок этих стадий также составляет в среднем около 30 %. Так как переход из стадии ИОГ в стадию ИБ в основном происходит в ноябре, а массовый выклев – в мае, то самки в стадии ИБ пребывают около 7 месяцев.

Срок первого икрометания, в отличие от последующих, приходится на летний период. При выполнении донной траловой съемки терминальную линьку самок наблюдали в начале августа. Около 18 % половозрелых особей с икрой имели мягкий карапакс и были на 1-й и 2-й ССП. В ловушечных уловах взрослые самки во 2-й ССП также встречались в летний период – с середины июля до середины августа (всего было поймано 10 экз.).

Как было установлено, выклев личинок у стригуна в северной части Охотского моря происходит с апреля по июль с максимумом в мае. Такие же сроки

приведены для краба-стригуна, обитающего в водах у восточного побережья Сахалина (Первеева, 2005).

4.5.4.2. Продолжительность репродуктивного цикла

В июне–октябре самки представляли однородную группу, 91–96 % которой составляли самки в стадии ИО. Однако в ноябре – декабре они начинали ясно разделяться на две группы. С одной стороны, в уловах были особи в стадии ИО, без глазков, с различной степенью развития гонад (слабой, средней и высокой), о чем судили по их объему. С другой – у части особей в икринках просматривались глазки, цвет икры был оранжевым или коричневым, степень развития гонад была высокой, а их цвет – ярко-оранжевым. Соотношение выше-указанных групп самок в уловах составляло, соответственно, 66:34.

Анализ состава уловов в апреле – начале мая показал, что весной, перед массовым выклевом личинок, в уловах также присутствуют две различные категории самок. Одна часть имела на плеоподах оранжевую икру без глазков и продолжала с предшествующего года наращивать массу гонады (степень ее развития – средняя), а другая часть освобождалась от личинок и откладывала новую икру (во второй и третий раз). Их соотношение в уловах составляло, соответственно, 80:20. Так как гонады у первых были среднего объема и бледно-оранжевого цвета, а наружная икра – без глазков, это предполагало завершение развития гонад и эмбрионов в икре, скорее всего, к следующей весне.

Проведенные наблюдения позволили прийти к заключению, что репродуктивный цикл у самок краба-стригуна *C. opilio* не равен одному году, как можно полагать, исходя из данных рис. 75, и может составлять 2 года. В районах и условиях, близких к обстановке севера Охотского моря, у северо-восточного побережья о. Хоккайдо и в северо-западной части залива Святого Лаврентия в Северной Атлантике, инкубационный период икры также превышает один год, составляя срок от полутора до двух лет (Kanno, 1987; Sainte-Marie, 1993).

Значительное доминирование в ловушках самок в стадии ИО над самками ИБ в ноябре – декабре и перед выклевом личинок в апреле – мае (что менее ожидаемо, чем равное соотношение), связано со слабой трофической активностью самок в стадии ИБ. Так, самки *C. bairdi* перед выклевом питаются очень слабо (Carls, O'Clair, 1995). Это в полной мере относится и к *C. opilio*, у которого потребности в активном питании, по-видимому, снижаются задолго до выклева, в ноябре, так как у всех особей в стадии ИБ отмечались практически полностью сформированные гонады и затрат энергии на рост яйцеклеток не требовалось.

4.5.4.3. Оценка количества икротетаний в репродуктивный период

Определение у каждой половозрелой самки стадии состояния панциря позволяет распределить их в порядке увеличения возраста панциря. Классификация стадий у самок была разработана на основе многолетних наблюдений за вторично пойманными мечеными самцами, согласно которым следовало, что продолжительность стадий 3-0-й, 3-1-й и 3-2-й составляет примерно по одному году (раздел 4.5.3). Однако результаты исследований наружных покровов самок с отложенной икрой, которые проводились в течение ряда лет в летне-осенний период, потребовали внести некоторые коррективы.

Согласно литературным данным, глазки появляются спустя 16–19 месяцев после откладки икры (Sainte-Marie, 1993), далее следует достаточно быстрое изменение цвета икры с оранжевого на коричневый (Conan, Comeau, 1986). По-

имки в конце ноября нескольких самок на стадии «икра оранжевая с глазком» (ИОГ), имевших новый панцирь 3-0-й ССП, а также самок с темно-коричневой икрой в апреле – мае на той же 3-0-й ССП позволили считать, что всю или, по крайней мере, большую часть первого репродуктивного цикла самка находится в 3-0-й ССП.

Сравнивая степень старения панциря самок, благодаря каталогизации материалов, по внешнему виду, состоянию и полноте гонад (с привлечением цифровых фото), а также изучая встречаемость их в уловах в течение года, удалось найти признаки, по которым самки хорошо разделялись на принимавших участие в размножении первый, второй и третий разы. Им соответствуют самки в 3-0-й, 3-1-й и 3-2-й ССП (табл. 2 гл. 1). Согласно этой таблице, самок в 3-0-й ССП следует считать нерестующими в первый, в 3-1-й – во второй, в 3-2-й – в третий, в 4-й – в четвертый раз. Остается неизвестным, удастся ли самкам выносить четвертую кладку. В апреле и начале мая 2007 г. поимки самок в 4-й ССП с оранжевой икрой были не единичными, но особи выглядели очень слабыми. Объем кладки составлял около 20 % от объема выводковой камеры. Если этих особей считать нежизнестойкими, то можно полагать, что большинство самок мечет икру 3 раза и общая продолжительность жизни после наступления половозрелости, таким образом, может достигать 6 лет – по 2 года пребывания на каждой из трех подстадий 3-й ССП.

4.5.4.4. Плодовитость

Абсолютная реализованная плодовитость (АРП) краба-стригуна колебалась в широком диапазоне – от 5,84 до 132,68 тыс. икринок. Средние величины АРП по собранным из разных участков пробам составили: в северо-западном районе – 37,16, центральном – 60,53, северо-восточном – 66,97 тыс. икринок (рис. 76, табл. 14).

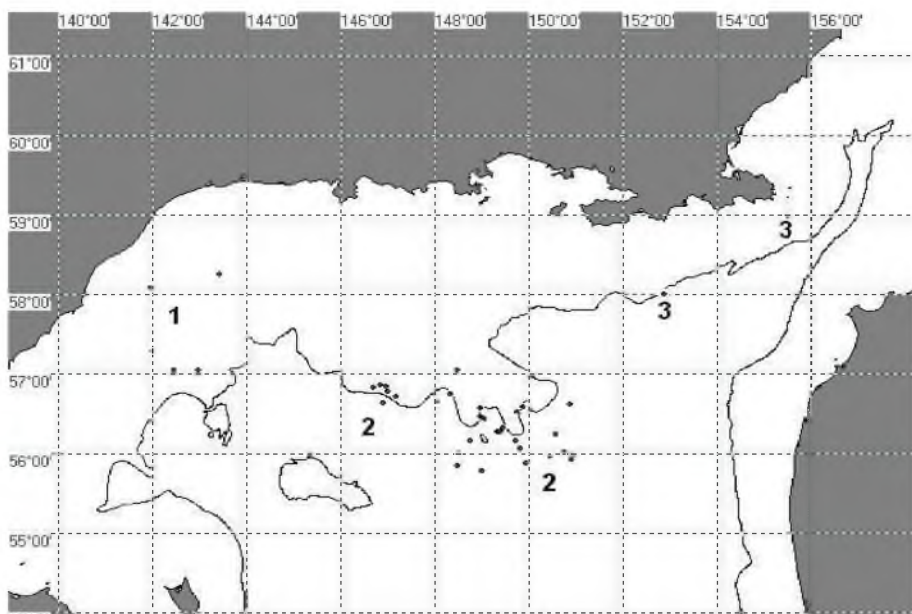


Рис. 76. Места отбора проб на плодовитость краба-стригуна *C. orilio*: 1 – северо-западный, 2 – центральный, 3 – северо-восточный участки

Масса яйцекладки и абсолютная плодовитость *S. opilio* согласно пробам, собранным на трех участках северной части Охотского моря

Участок	N, экз.	Ширина карапакса, мм		Средняя масса тела, г	Масса икры, г		АРП по собранным пробам, тыс. икринок	
		колебания	средняя ± ошибка		колебания	средняя ± ошибка	колебания	средняя ± ошибка
Северо-западный	68	47–79	61,9±0,9	88	-	-	5,84–90,82	37,16±1,98
Центральный	546	52–87	72,0±0,3	128	1,8–24,3	9,7±0,2	10,54–132,68	60,53±0,89
Северо-восточный	74	59–83	72,8±0,6	130	6,9–20,7	14,1±0,4	35,00–96,79	66,97±1,58

Наибольшая АРП (132,68 тыс. икринок) была отмечена у самки размером 82 мм, пойманной в центральной части исследованного района, наименьшие величины – 5,84 и 6,34 тыс. икринок – у самок из северо-западного участка размером 59 и 49 мм соответственно.

Выявлены достоверные различия между средними значениями АРП краба-стригуна в пробах трех исследованных участков для всех сравниваемых пар ($t_{\text{факт}} = 3,56-11,77$, $t_{\text{табл}} = 3,03$ при $p = 0,001$). Сравнение дисперсий с помощью критерия Фишера и эмпирических частот распределения АРП с помощью критерия Пирсона также подтвердило наличие достоверных различий между этими выборками ($F_{\text{факт}} = 1,45-2,34$, $F_{\text{табл}} = 1,35-1,38$, $p = 0,05$; $\chi^2_{\text{факт}} = 141,9-310,2$; $\chi^2_{\text{табл}} = 29,59-31,26$ при $p = 0,001$).

Анализ полученных результатов показывает, что размах вариации абсолютной реализованной плодовитости у *S. opilio* очень велик. Ее минимальная и максимальная величины различаются, в зависимости от района обитания краба, в 3–16 раз.

Относительная популяционная плодовитость (ОПП) была рассчитана, исходя из полученных средних значений плодовитости для каждой размерной группы и соотношения этих групп среди икрыных самок. Использовались данные, собранные из уловов ловушек, оборудованных делью с мелкой ячейкой, так как в этих ловушках задерживаются самки всех размерных групп, в отличие от промысловых крабовых ловушек. ОПП краба-стригуна, обитающего в пределах исследованных трех участков, составила: северо-западного – 29,2, центрального – 53,0, северо-восточного участка – 56,5 тыс. икринок. ОПП оказалась существенно ниже, чем АРП, рассчитанная по пробам, однако порядок соотношения ОПП между участками остался тем же, что и для показателей абсолютной плодовитости. ОПП увеличивалась при переходе от холодноводного северо-западного участка к тепловодному северо-восточному, причем главным образом вследствие увеличения размеров модальной группы (северо-западный – 55–59, центральный – 60–64, северо-восточный участок – 65–69 мм) самок.

С увеличением размеров самок в выборках АРП возрастала, а у наиболее крупных самок размером более 85 мм снижалась (рис. 77). Средние величины АРП в размерных классах 80,0–84,9 и 85,0–89,9 мм, где проявлялось снижение плодовитости, высокодостоверны, а их разница достоверна с вероятностью 0,95 ($t_{\text{факт}} = 2,49$, $t_{\text{табл}} = 1,99$, $p = 0,05$).

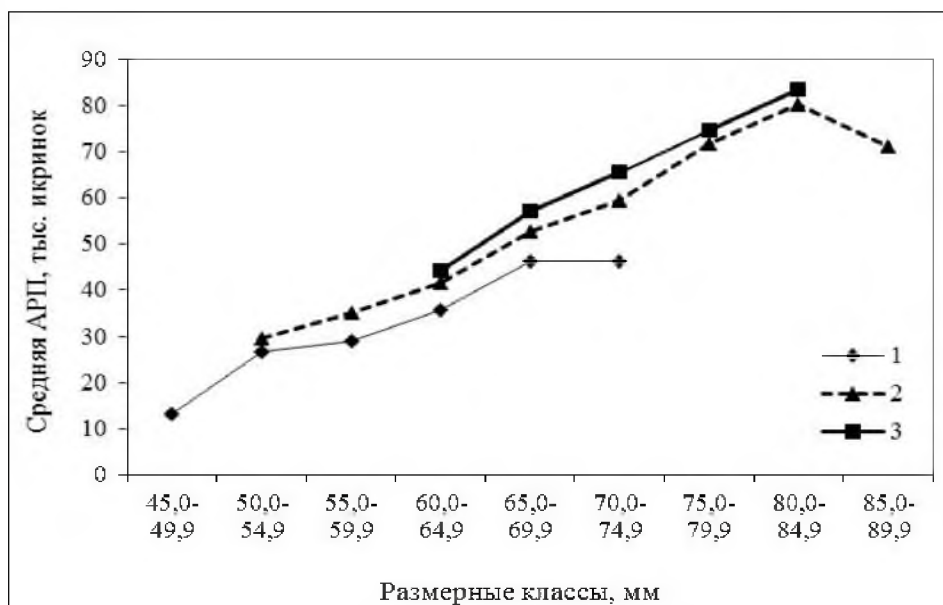


Рис. 77. Кривые зависимости абсолютной реализованной плодовитости *S. orilio* северной части Охотского моря от ширины карапакса (мм): 1 – северо-западный, 2 – центральный, 3 – северо-восточный участки

При одних и тех же размерах средняя АРП была выше у самок из северо-восточного участка, самая низкая плодовитость отмечена у самок, обитавших в северо-западной части Охотского моря. Указанные различия были признаны статистически достоверными во всех размерных классах между 55 и 75 мм по ширине карапакса ($t_{\text{факт}} = 2,29-5,72$, $t_{\text{табл}} = 1,99-2,06$ при $p = 0,05$).

Подчиненное одной и той же региональной закономерности распределение плодовитости самок в размерных группах и распределение средних размеров (модальных групп) в уловах в конечном итоге привело к устойчивому увеличению средней АРП самок в ряду участков: северо-западный – центральный – северо-восточный. Рассчитанная по уравнению линейной регрессии плодовитость самок северо-западного участка при размере 60 мм составила 80 %, центрального – 91 % от плодовитости самок северо-восточного участка. В более суровых условиях обитания АРП краба-стригуна была достоверно ниже, чем в менее суровых, где продолжительность воздействия низких придонных температур на популяцию короче и/или выше величины предельно низких температур.

Коэффициенты корреляции абсолютной плодовитости с шириной карапакса по разным участкам составили 0,70–0,75, для обобщенных данных – 0,74. Все коэффициенты достоверны ($t_{\text{факт}} = 11,7-31,8$, $t_{\text{табл}} < 3,46$ при $p = 0,001$). Зависимость АРП (F, тыс. икринок) от ширины карапакса (CW, мм) и массы тела (W, г) одинаково хорошо описывается как уравнением линейной, так и степенной регрессии (рис. 78): в обоих видах регрессии достоверность аппроксимации первой зависимости (F–CW) составляла 0,541–0,547, второй (F–W) – 0,541.

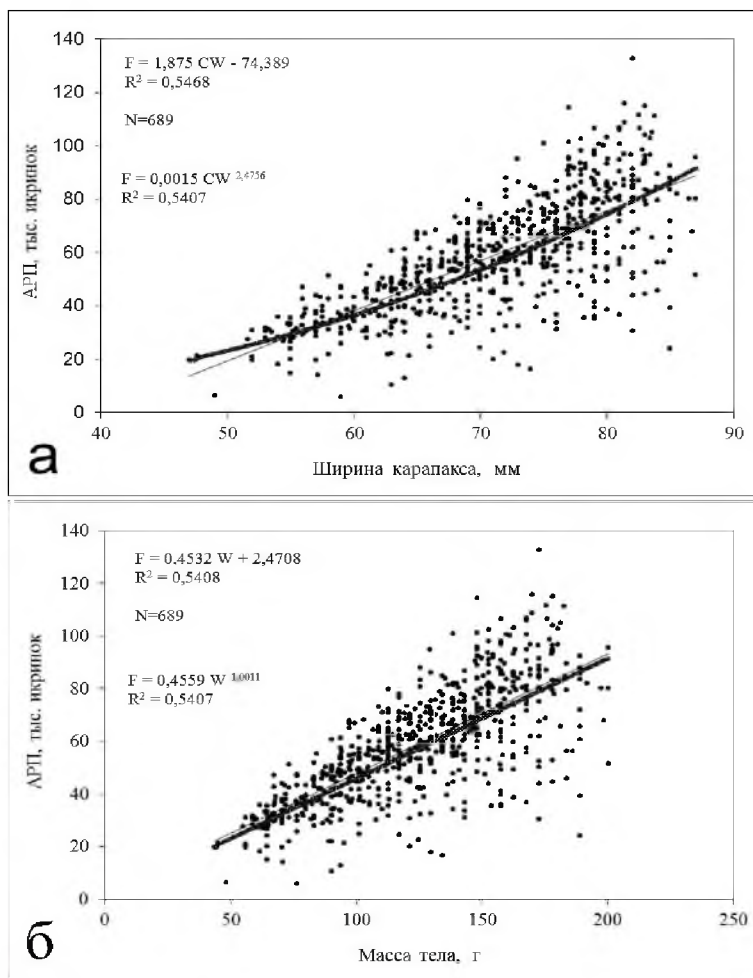


Рис. 78. Зависимость абсолютной реализованной плодовитости *C. opilio* (тыс. икринок) северной части Охотского моря от ширины карапакса (а, мм) и массы тела самок (б, г). Тонкая линия соответствует линейной, толстая – степенной функциям

Одной из причин большой вариации плодовитости *C. opilio* является прекращение роста размеров тела после полового созревания и существенные колебания плодовитости по мере старения особей, в результате чего в одной размерной группе могут присутствовать особи нескольких возрастных категорий с различным репродуктивным потенциалом.

Анализ изменчивости средней АРП, в зависимости от стадии состояния панциря, указывающей на возраст особи после терминальной линьки, показал, что во всех размерных классах наибольшая средняя плодовитость принадлежит самкам в 3-1-й ССП (рис. 79). Все полученные величины средних АРП для каждого размерного класса и стадии панциря высоко достоверны. О плодовитости самок в 4-й ССП сделать достоверное заключение невозможно, так как имелась всего одна проба. АРП этой особи размером 57,2 мм составила 38,9 % от АРП самок размерного класса 55,0-59,9 мм в 3-1-й ССП.

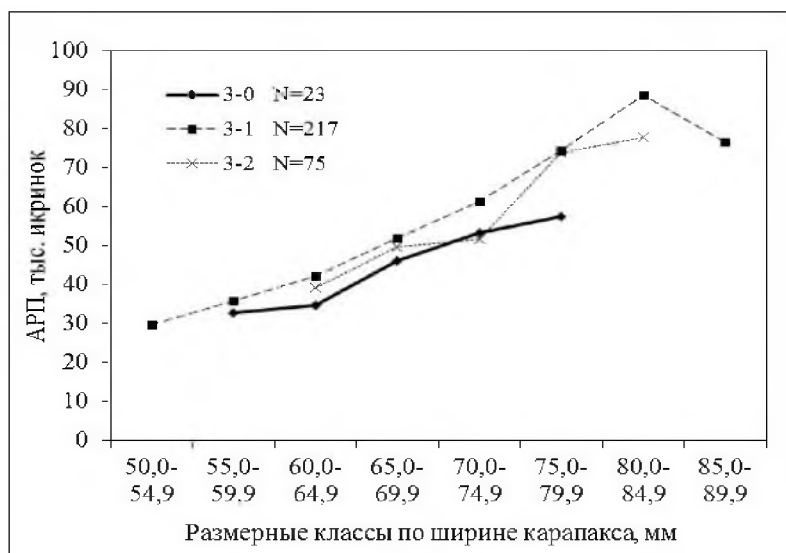


Рис. 79. Кривые зависимости АРП *opilio* от ширины карапакса для самок с оранжевой икрой на разных стадиях состояния панциря, отловленных на центральном участке северной части Охотского моря

Поскольку самок в 3-0-й ССП следует считать нерестующими в первый, в 3-1-й – во второй, в 3-2-й – в третий раз, было установлено, что плодовитость самок, откладывавших икру в первый раз, в среднем была на 14,8 % ниже, чем плодовитость вторично участвовавших в размножении самок. Более низкая плодовитость при первом размножении, чем при последующем, связана с дополнительными энергетическими затратами на линьку «созревания», то есть самкам, готовящимся стать половозрелыми, энергии требуется не только на гонадный, но и на соматический рост (Somerton, Meyers, 1983). Кроме того, рост гонад у них ограничивается малым размером тела, которым обладали самки до линьки, а потому и малым объемом внутренней полости (Somerton, Meyers, 1983). Количество икры в третьей кладке было меньше на 8,0 %, чем во второй, но больше, чем в первой. Откладка икры самками в четвертый раз, видимо, происходит лишь у малой части и плодовитость при этом очень низкая.

Сравнение абсолютной плодовитости в одноразмерных классах *C. opilio* по уравнению регрессии с данными Первеевой (2002) показало, что наибольшее сходство по величине АРП имеют самки северо-восточного участка Охотского моря и особи акватории, прилегающей с северо-востока к о. Сахалин. Если рассматривать весь видовой ареал *C. opilio*, то близкие величины АРП будут иметь самки исследованного северо-восточного участка и района у юго-восточных берегов о. Ньюфаундленд в Северо-Западной Атлантике (Davidson et al., 1985), у которых количество яиц в яйцекладке лишь на 2–6 тыс. яиц больше, чем у охотоморских.

Плодовитость самок из других исследованных участков была значительно ниже плодовитости самок из вод о. Сахалин. Аналогами самок центрального и северо-западного участков по плодовитости могут быть самки из юго-восточной части Берингова моря (Haynes et al., 1976), причем АРП особей из северо-западного участка, по сравнению с данным аналогом, на 2–9 тыс. яиц меньше (в зависимости от размерного класса), а АРП самок из центрального участка,

наоборот, равна или превышает плодовитость аналога на 4,5 тыс. яиц. Кривая по уравнению зависимости АРП от размеров для северо-западного участка в диапазоне 45–65 мм практически совпадает с аналогичной кривой для района Анадырского залива (Исупов, 2001), а согласно данным С. Джеветта (Jewett, 1981), располагается даже ниже кривой плодовитости самок Чукотского моря. Однако в Анадырском заливе и Чукотском море самки достигают существенно меньших размеров, чем в северо-западной части Охотского моря – до 65 мм (Исупов, 2001), поэтому их относительная популяционная плодовитость самая низкая из всех известных популяций вида.

Средний диаметр икринки в стадии ИО составил 0,62 мм, длина – 0,64 мм (N=138). Икра в стадии ИБ в среднем имела диаметр 0,72 и длину 0,75 мм (средний размер 0,733±0,018 мм) при предельных размерах обоих показателей 0,66–0,89 мм. Форма яйца – большей частью шаровидная – практически не изменяется в процессе развития. В стадии ИО средняя масса яйца составила 0,167±0,002 мг (пределы 0,115–0,270 мг), в стадии глазка – 0,195±0,014 мг (пределы 0,166–0,234 мг).

Коэффициент К-г стратегии воспроизводства, который используют для сравнительной оценки количества потомков и их энергообеспеченности, колебался в очень широких пределах – от 61 678 до 898 165, составив в среднем 384 789 для центрального и 320 215 для северо-восточного участка. Полученные величины К-г коэффициента находятся на уровне средних величин, установленных для *S. opilio* акваторий о. Сахалин (Первеева, 2002).

Репродуктивное усилие, определявшееся как отношение массы яйцекладки к массе самки после удаления наружной икры, варьировало у особей от 2,0 до 15,1 % на центральном и от 6,9 до 17,3 % на северо-восточном участке. Его средняя величина для указанных участков составила 8,3 % и 12,3 % соответственно. На северо-восточных акваториях в популяции, видимо, более напряженное состояние, чем на центральных, и репродуктивные возможности здесь раскрыты более полно. На плодовитость большое влияние может оказывать высокая обеспеченность кормовыми организмами и более высокая температура придонной воды в Притауйском районе. Возможно, популяция отвечает увеличением плодовитости на интенсивный промысел краба, который здесь ведется более десяти лет. Так, наибольшее репродуктивное усилие отмечено у опилио на северо-востоке о. Сахалин (14,1 %), где в результате чрезмерного промысла были подорваны его запасы (Первеева, 2002 б).

Таким образом, плодовитость *S. opilio* высока и по этому признаку этот вид относится к г-стратегам, хотя по большинству остальных характеристик (крупные размеры тела, продолжительный жизненный цикл, устойчивость к воздействию внешних факторов и т.д.) это типичный К-стратег. Срок первого икрометания, в отличие от последующих, приходится на август. В последующем выклев личинок и откладка икры у самок происходит весной – с апреля по июль с максимумом в мае. В пределах локальных участков период выклева продолжается более месяца. Период инкубации наружной икры у самок в северной части Охотского моря составляет полтора года для первого репродуктивного цикла и 2 года – для последующих. Большинство самок за репродуктивный период, который наступает после терминальной линьки и продолжается около 6 лет, мечет икру 3 раза.

4.6. Травмированность и влияние промысла на ее уровень

В период роста молодые крабы подвергаются нападениям со стороны

хищных рыб (Токранов, 1985а,б, 1986, 1992; Токранов, Винников, 1991; Орлов, 1999; Jewett, Powell, 1979; Livingston, 1989; Lilly, 1991; Robichaud et al., 1991; Orlov, 1998) и более крупных крабов (Jewett, 1982; Dutil et al., 1997; Lovrich, Sainte-Marie, 1997), в результате чего часть из них погибает или травмируется. Среди травм больше всего распространены потери конечностей. Будучи взрослыми, крабы получают повреждения от себе подобных при столкновениях. Б.Г. Иванов (2001а) считал, что, несмотря на значительную роль естественных факторов, хэндлинг (*handling* – различные ручные операции, связанные с выборкой улова из ловушек, сортировкой крабов и т.п.) вносит свой вклад в увеличение поврежденности крабов, и данные об изменении ее уровня можно использовать для оценки интенсивности промысла. Однако очевидно, что последствия хэндлинга в разной степени отражаются на крабах, преодолевших терминальную линию 1, 2 или 3 года назад. Например, терминальные крабы в 3-й ССП не успевают в полной мере испытать воздействие хэндлинга, так как впервые в массе начинают заходить в ловушки только в последние несколько месяцев. Крабы в 3-й ССП переживают не менее трех промысловых сезонов и должны иметь большую вероятность пострадать от промысла. Сравнение поврежденности в разных категориях самцов, таким образом, может позволить точнее оценить вклад естественных факторов и хэндлинга. В настоящей работе идеи и методика исследований травмированности крабов, предложенная Б.Г. Ивановым (Ivanov, 1994), получили дальнейшее развитие и за счет этого по-новому раскрылась роль промысла.

Материалом послужили сборы самцов краба-стригуна из промысловых ловушек, выставившихся на северо-западном, центральном и северо-восточном участках северной половины Охотского моря в 2002, 2003 и 2005 гг. (рис. 80).

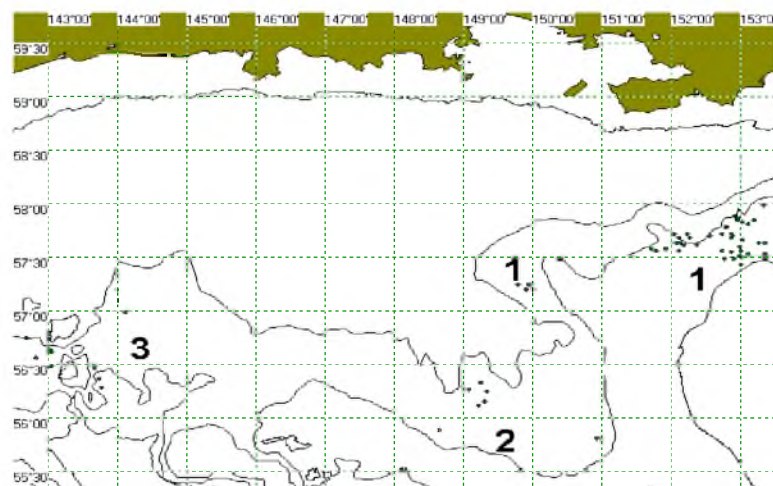


Рис. 80. Участки отбора проб для анализа травмированности самцов *S. orilio*:
1 – северо-восточный, 2 – центральный, 3 – северо-западный

В пробах (N=6 930 экз.) у 1 820 широкопалых самцов (26,3 %) отсутствовала одна или несколько конечностей. Под травмами подразумевался только этот вид повреждений (повреждения карапакса, отдельных члеников ног не учитывались). Регенерированные конечности отмечались, но эти данные в работе не использовались. Как дополнение к методике Б.Г. Иванова (Ivanov, 1994) при отсутствии ног различались случаи, когда: 1) повреждение было на-

несено приблизительно от нескольких дней до месяца; 2) травма произошла от нескольких месяцев до 3–4 лет назад при отсутствии линьки в этот период; 3) травма случилась в предшествующий межлиночный период, после которого краб перелинял и место травмы надежно покрыто твердым хитиновым слоем без регенерации конечности. Отмеченные случаи представляли собой травмы первого, второго и третьего вида соответственно.

Рассчитывались доли крабов с травмами 1-го вида, суммарно 1 и 2-го и отдельно 3-го вида. Чтобы проследить изменение поврежденности со временем, определялся процент травмированных особей для крабов различных стадий состояния панциря.

Учитывая, что при ловушечном промысле травмируются главным образом терминальные самцы и можно дифференцировать травмы по времени их получения, при оценке уровня травмированности, имеющего отношение к хэндлингу, принимались во внимание травмы 1 и 2-го вида. При этом травмы 3-го вида, нанесенные крабу в период, когда он в ловушки не идет, считались соответствующими природному фону.

Травмированность крабов существенно различалась на трех исследованных участках Охотского моря. Наименьшая доля травмированных особей в уловах была на северо-западном участке (22,0 %), наибольшая – на центральном (41,4 %), на северо-восточном участке поврежденные крабы составили в среднем 29,8 %. Ввиду региональных особенностей получения травм, более детальный анализ поврежденности был проведен для краба-стригуна из северо-восточного участка, по которому имелся наибольший объем данных. Среди 1 271 экз. широкопалых самцов, имевших потери ног, 554 экз. (13,0 %) были с травмами 1 и 2-го вида и 809 экз. (19,0 %) – 3-го вида.

Очевидно, что травмированность крабов растет со временем, поэтому в исследованных пробах доля самцов, утративших конечности после терминальной линьки, по мере старения панциря увеличивалась с 8,3 до 40,6 % (табл. 15). За 2-летний период до терминальной линьки потери ног произошли в среднем у 19,0 % особей. За 2 года после терминальной линьки повреждается 14,7 % (для самцов в 3-й ССП). Снижение повреждаемости крабов после терминальной линьки, по сравнению с предшествующим периодом той же продолжительности, скорее всего, связано с понижением частоты столкновений с крабами и хищными рыбами вследствие увеличения размеров. Таким образом, в процессе роста и развития крабов до начала репродуктивного периода темпы роста поврежденности естественным образом снижаются. Влияние хэндлинга на крабов в 3-0-й ССП, фактически только что вступивших в промысел, сводится к нулю, и их травмированность соответствует природному фону.

Таблица 15

Доля самцов *S. orilio* с повреждениями, полученными до и после терминальной линьки, и в зависимости от стадии состояния панциря (северо-восточный участок)

Стадии состояния панциря	Травмированность 1 и 2-го вида (после линьки)		Травмированность 3-го вида (до линьки)		Объем проб, экз.
	экз.	%	экз.	%	
2	69	8,3	150	18,1	830
3-0	341	13,1	502	19,3	2 600
3-1	78	14,7	101	19,1	529
3-2	60	20,3	56	21,1	295

Стадии состояния панциря	Травмированность 1 и 2-го вида (после линьки)		Травмированность 3-го вида (до линьки)		Объем проб, экз.
	экз.	%	экз.	%	
4	6	60,0	0	0,0	10
4*	39	40,6	15	15,6	96
Все стадии	554	13,0	809	19,0	4 264

Примечание. * С привлечением данных, собранных на центральном и северо-западном участках.

Крабы стадий 3-0-й и 3-1-й – самого лучшего товарного качества, на них в первую очередь обращают внимание при сортировке уловов на промысловых судах. Если предположить, что накопление травмированности за год от стадии 3-0 к стадии 3-1 (с 13,1 до 14,7 %) полностью происходит за счет хэндлинга, то его воздействие может распространиться не более чем на 1,6 % крабов. На самом деле во время промысла повреждается меньше крабов. Величина 1,6 % завышена, так как: 1) крабы в 3-1-й ССП, в отличие от стригунов 3-0-й ССП, уже начинают концентрироваться в местах массового размножения (рис. 26, 29) и поэтому чаще травмируются по естественным причинам, 2) повышение доли травмированных особей среди крабов в 3-1-й ССП может быть вызвано промысловым изъятием нетравмированных особей в 3-0-й ССП в предшествующий год. Следует считать более обоснованной оценку доли хэндлинга в общей травмированности краба-стригуна в размере менее 1 %.

Резкое увеличение травмированности отмечено у крабов сразу после терминальной линьки, а также у особей с постаревшим панцирем в 3-2-й и 4-й ССП (рис. 81). Травмы часто приобретаются в период, когда панцирь еще не окреп: за 6–7 месяцев после линьки повреждения получают около 8 % крабов (табл. 15). Травмы 1-го вида чаще всего отмечались именно у крабов во 2-й ССП (рис. 82).

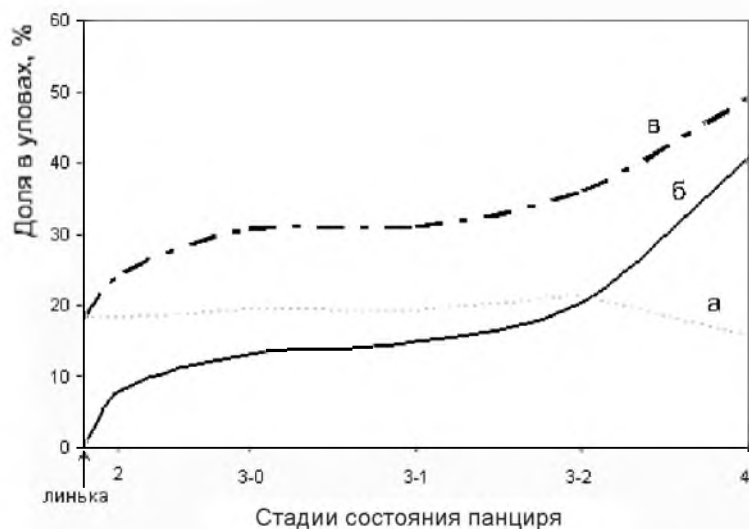


Рис. 81. Зависимость доли травмированных самцов *S. orilio* от стадии состояния панциря с учетом травм, полученных: а – до терминальной линьки, б – после терминальной линьки, в – за весь период

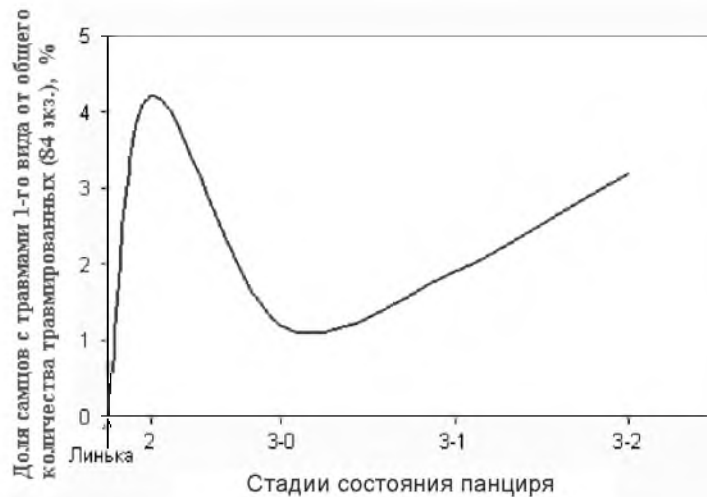


Рис. 82. Доля самцов *C. orilio* с травмами 1-го вида в зависимости от стадии состояния панциря

Спустя несколько лет после линьки, когда крабы концентрируются в зонах размножения с высокой плотностью самцов и самок, потери ног связаны с конкурентной борьбой за самку. Доля самцов со всеми видами повреждений в этих местах достигала максимального значения 82 %. Распределение ее величины в исследуемом районе строго закономерно: в центрах зон размножения, наименее привлекательных для промысла участках, поврежденность максимальна, на участках нагула краба, где часто сосредоточен основной промысел – минимальна (рис. 83). Зоны размножения и нагула обуславливают расположение высокоградиентных областей повреждаемости. Это необходимо учитывать при сравнении уровня травмированности крабов в разные годы.

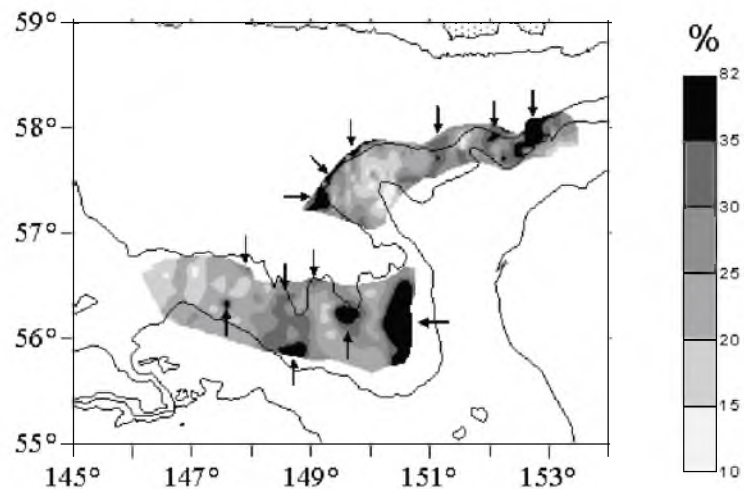


Рис. 83. Распределение доли травмированных самцов *C. orilio* (%) на северо-восточном и центральном участках в 1995–1997 гг. Стрелками указаны зоны размножения. Изобаты 100, 200, 300 и 500 м

Резкое увеличение поврежденности у крабов с 20,3 до 40,6 % (табл. 15) происходит, когда они уже не представляют коммерческой ценности и часто создают скопления высокой концентрации агрессивно настроенных друг к другу самцов, располагающихся на локальных участках. Это позволяет считать естественные факторы травмированности краба (столкновения с крабами и хищными рыбами во время и после линьки, агрессивное поведение самцов в период спариваний в зонах размножения) самыми главными, а влияние промысла при этом несущественным. Значительное увеличение поврежденности крабов спустя 2 года после терминальной линьки и появление в ловушечных уловах многочисленного нового пополнения крабов в 3-0-й ССП могут быть причинами резких межгодовых колебаний уровня травмированности стригуна. Анализ большого статистического материала по травмированности краба в исследованном районе за период с 1993 по 2007 г. показал, что ее уровень колебался от 21,7 до 31,2 % без тенденции увеличения в последние годы.

Сравнение распределения частоты встречаемости повреждений на теле крабов показывает, что характер травм, полученных до и после терминальной линьки, различается (рис. 84). Для того чтобы проследить, как изменяется со временем травмированность различных конечностей после терминальной линьки, были составлены диаграммы поврежденности для крабов каждой стадии состояния панциря. Наибольшая частота встречаемости повреждений во все рассматриваемые периоды жизни наблюдалась у 2-й конечности как наиболее длинной и дальше всех из невооруженных ног отстоящей от тела. Именно за нее в первую очередь схватывают клешнями терминальные крабы по аналогии с захватом половозрелых самок при спаривании. Таким образом, ее травмируемость объясняется исключительно биологическими причинами.

Первая конечность (клешня) по наблюдениям, проведенным на судах-краболовах, чаще других уязвима при промысле. Во время извлечения улова с ее помощью крабы стараются удержаться внутри ловушки, цепляясь за дель, хватают сортировщиков за пальцы или сцепляются с другими крабами, усложняя разбор улова. В итоге отрывается чаще клешня. Тем не менее, эта конечность в пробах имеет наименьшую повреждаемость. Доля потерь клешни после терминальной линьки, по сравнению с предшествующим межлиночным периодом, значительно увеличивается – с 1,4 до 2,4–5,3 % (с учетом обеих сторон), что, очевидно, связано с повышением функциональности клешни, а не с хэндингом, причем ее поврежденность особенно отчетливо повышалась у крабов в 3-2-й и 4-й ССП, выполнявших или уже выполнивших свою ведущую роль в репродуктивном процессе (рис. 84, е).

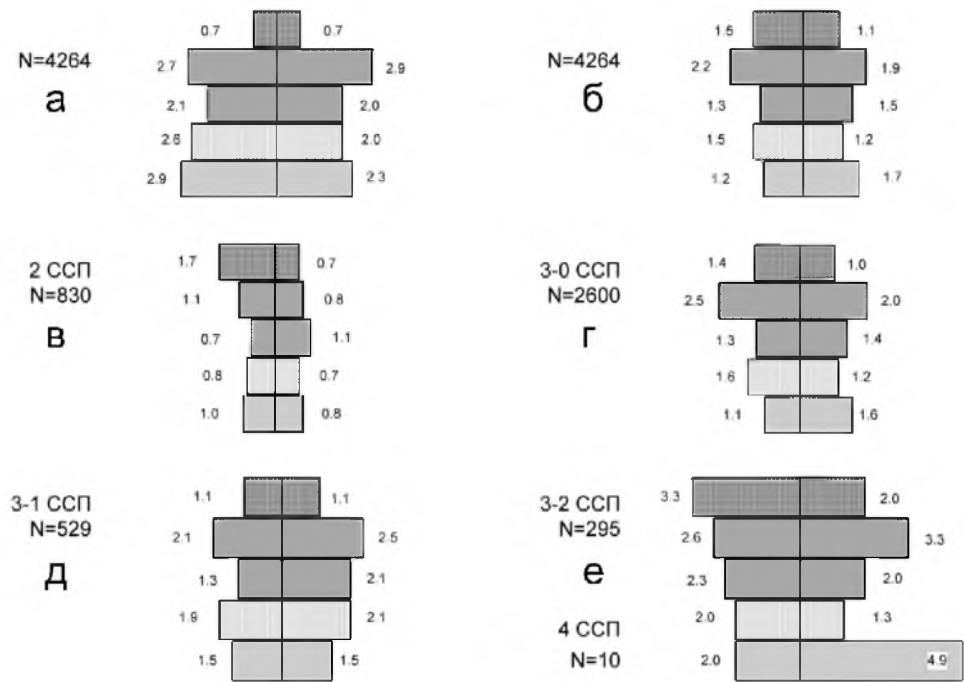


Рис. 84. Частота встречаемости (%) утраченных ног вдоль тела у широкопалых самцов *C. orilio* на северо-восточном участке: а – потери ног до терминальной линьки, б-е – потери ног после терминальной линьки. Счет конечностей сверху вниз. Левые и правые стороны рисунков соответствуют левым и правым ногам

Период размножения для них неминуемо связан с частыми столкновениями и схватками с другими самцами, прежде чем они спарятся с самками. Кроме того, у крабов в 3-2-й и 4-й ССП в схватках за самку часто травмируется 5-я конечность как менее защищенная и тонкая. В период до терминальной линьки эта нога у крабов также более уязвима (рис. 84, а). Это позволяет предположить, что такие травмы узкопалым самцам наносятся широкопалыми крабами во время миграций первых из зоны шельфа на материковый склон.

Обобщенная картина для посттерминального периода (рис. 84, б) имеет наибольшее сходство с диаграммой для той стадии, которая в пробах представлена в большинстве, т.е. 3-0-й ССП (рис. 84, г). При этом выявленные особенности травмирования, характерные для периода размножения (значительное повышение травмированности 1-й и 5-й конечностей), остаются скрытыми. Поэтому, оценивая интенсивность промысла по травмированности, необходимо сравнивать поврежденность среди широкопалых крабов одинаковой стадии состояния панциря.

Полученные результаты позволяют считать, что в северной части Охотского моря воздействие промысла на травмированность краба-стригуна невелико и оценивается в пределах 1%. Проведенный анализ состояния утраченных конечностей, тем не менее, не подтвердил и не опроверг гипотезу, высказан-

ную Б.Г. Ивановым (2001a) о возможности оценки интенсивности промысла по уровню травмированности. Однако для ее корректной оценки требуются дифференцирование травм, учет пространственно-функциональной структуры популяции и сравнение поврежденности в группах крабов, сходных по биологическому состоянию.

ГЛАВА 5. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА АРЕАЛА КРАБА-СТРИГУНА ОПИЛИО В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

Обобщение собранного достаточно разнородного материала, приведенного в главе 4, представляет определенную сложность, поскольку некоторые детали в этом исследовании отсутствуют. Этот недостаток пришлось восполнить данными наблюдений, взятыми из литературных источников, либо проведенных непосредственно в Охотском море или в других частях ареала. Совокупность данных позволила построить схему функциональной структуры популяции краба-стригуна в северной части Охотского моря, что при наложении на реальную карту дало возможность построения функционального ареала вида.

Относительно раннего планктонного периода жизни краба-стригуна в северной части Охотского моря в нашем распоряжении имеются лишь данные из отчета о гидробиологической съемке на НИС «ТИНРО» в 1998 г. В третьей декаде мая концентрации зоэа I в районе к северу от впадины ТИНРО достигали 630 экз./м², у кромки североохотоморского шельфа (к западу от 150°00' в. д.) – 32 экз./м², в зал. Шелихова в первую декаду июня – 190 экз./м² (рис. 85) (Отчет о рейсе на НИС «ТИНРО» ..., 1998). Различия в концентрации личинок на этих участках указывают на их более ранний выклев в северо-восточной части Охотского моря, чем на западных акваториях. Это связано с тем, что очищение ото льда происходит сначала на акватории к северу от впадины ТИНРО, затем в зал. Шелихова и в последнюю очередь – в северной и северо-западной частях моря. Интенсивное разрушение ледового массива в северо-восточной части моря и солнечная радиация вызывают быстрое развитие фитопланктона, который, в свою очередь, посредством метаболитов дает сигнал к выклевыву личинок у самок (Starr et al., 1994). Выклев личинок в северной части Охотского моря происходит с апреля по июль с максимумом в мае.

Локализация ранних личинок (зоэа I) строго соответствует расположению основных крупных концентраций икроносных самок, что свидетельствует о подъеме личинок в пределах мест своего рождения: у бровки шельфа и в верхней части материкового склона. В зал. Шелихова наибольшие концентрации зоэа отмечались в его юго-западной части. Единично личинки встречались в конце мая и в прибрежье у п-ова Кони.

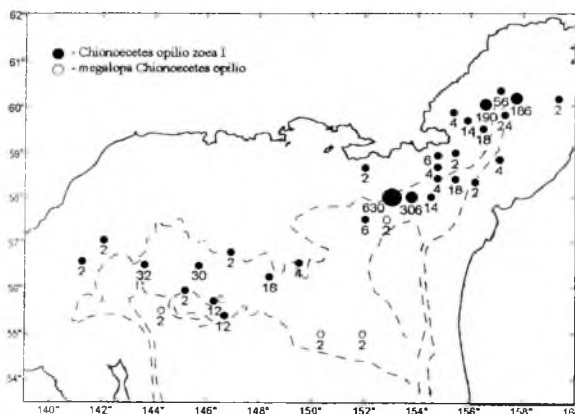


Рис. 85. Распределение личинок краба-стригуна *C. opilio* (экз./м²) в северной части Охотского моря в мае–июне 1998 г. (Отчет о рейсе на НИС «ТИНРО» ..., 1998)

После поднятия в верхние слои личинки краба до конца своего развития остаются в водах над шельфом благодаря крупномасштабной циркуляции, которую создают Северо-Охотское течение и одноименное противотечение, антициклоническим круговоротам, образующимся по правую сторону от стрежня сильных вдольбереговых течений, а также круговоротам и вихрям более мелкого масштаба, часто возникающим в районе Притауйского гидрологического фронта. Циркуляция вод приводит к удержанию личинок в своих границах, не давая им выйти далеко к югу, за пределы района обитания краба-стригуна. Этот эффект особенно усиливается благодаря трем циклоническим мезоциркуляциям, действующим внутри крупномасштабной циркуляции: круговоротам – Аянскому, Охотскому и Лисянскому, среди которых наибольшее значение имеет последний. В центральной части моря (между 55°00' и 56°30' с.ш.) личинки хаотично перемещаются слабыми разнонаправленными потоками. В зал. Шелихова основную роль в удержании личинок выполняет мезоциркуляция в его северо-западной части.

Во второй декаде августа зоа II превращается в мегалопу: 20–22 августа они в массовом количестве ловились икорной сетью ИКС-80 на траверзе м. Вилигинского и в глубине Гижигинской губы (наблюдения автора в 1988 г., СРТМ-К «Современник»). О сроках появления мегалоп в водах североохотоморского района данных нет. Массовый выклев личинок происходит здесь ориентировочно на 2–3 недели позже, чем в северо-восточной части моря. Однако за счет более высокой температуры воды на поверхности метаморфоз зоа должен проходить раньше середины сентября.

Молодые крабы размером 10–20 мм в трал попадают редко, в основном в случаях, когда кутовая часть забивается другими бентосными организмами или илом. В целом сведений по этой группе мало. На места оседания мегалоп и локализации первых возрастных стадий может достаточно точно указывать распределение самцов размером до 50 мм. Молодь самцов размером 25–49 мм, обильно представленная в уловах трала, позволяет полагать, что личинки оседают в большей степени на североохотоморском шельфе, а также в прибрежье северной, северо-западной частей моря и зал. Шелихова, в меньшей степени – на участках материкового склона.

В северном, северо-западном прибрежье и в зал. Шелихова молодь обитает на глубинах от 32 до 105 м. Летом температура воды на дне здесь варьирует от –1,5 до +5,4°C. Неровности дна, грубообломочный грунт и фауна неподвижных сестонофагов создают для молоди в той части прибрежной зоны, которая ближе всего расположена к берегу, надежные убежища от хищных рыб, таких как треска, бычки и взрослых самцов краба-стригуна. Кроме того, хищники не проникают глубоко в прибрежье, где вследствие приливо-отливных явлений и заглупления у берега теплых поверхностных вод создается отепленная зона, которую они избегают.

Достигнув физиологической зрелости (при 44 мм), самцы начинают мигрировать из прибрежья в верхнюю зону шельфа. Однако половое созревание с появлением развитых половых продуктов не заканчивается. Конечное половое развитие достигается у морфометрически зрелых широкопалых самцов. Их минимальный размер в северной части Охотского моря составляет 40,8 мм. Очевидно, что физиологическая и морфометрическая зрелость у краба при та-

ком размере наступает одновременно. Однако чаще всего после физиологической половозрелости до достижения морфометрической проходит несколько линек. При каждой последующей линьке одна часть самцов остается узкопалыми, другая часть превращается в широкопалых особей. С увеличением размеров доля превращений в широкопалых самцов увеличивается, и при размере более 86 мм доля последних в процессе линек становится больше, чем доля узкопалых. Раннее функциональное созревание самцов необходимо для спаривания с самками, которые также рано созревают.

Частичное превращение узкопалых особей в широкопалых при линьке происходит в начале миграций из прибрежья, что обуславливает образование здесь агрегаций репродуктивно активных самцов и самок. По мере смещения в верхнюю и среднюю части шельфа узкопалые самцы линяют несколько раз. За счет раннего функционального полового созревания и прохождения терминальной линьки некоторыми из них, эти акватории пополняются репродуктивно активными особями, плотность которых достигает максимума в средней части шельфа. Главная роль мелкокоразмерных широкопалых самцов, ширина карапакса которых в средней части шельфа редко превышает 110 мм, – спаривание и оплодотворение впервые созревающих самок, что происходит в августе. За счет слабой миграционной активности и привязанности к скоплениям самок, они образуют достаточно плотные концентрации (до 2 200 экз./км²). Во время промысла на глубинах 155–180 м они обычны в уловах ловушек, имеют в основном размер 70–110 мм и вид сильно постаревших крабов с многочисленными темными царапинами и пятнами, большим количеством эпибионтов на панцире.

Осуществляя онтогенетические миграции, узкопалые самцы стремятся добраться до средней и нижней частей шельфа, в то время как широкопалые крабы становятся репродуктивно активной частью популяции, перемещаются хаотично, на короткие расстояния, локализуясь главным образом в пределах шельфа. В средней части шельфа на глубинах 120–140 м узкопалые крабы-подростки смешиваются с молодью и особями того же возраста (размера), развитие которых с первой бентосной стадии проходило на этих же участках. При достижении размера 75 мм начинаются их совместные миграции. Грунт здесь представлен преимущественно мелкоалевритовыми илами, в которые молодь легко зарывается, прячась от хищников, и где высокой численности достигают объекты питания крабов – мелкие двустворчатые моллюски *Nuculana pernula* и офиуры *Ophiura sarsi*. Температура воды на дне находится в пределах от –1,8 до –0,6°C, так как большая часть выровненного и широкого шельфа занята охотоморской водной массой.

На глубинах 150–190 м также располагаются зоны обитания немигрирующей молодежи. Придонные воды здесь более подвижны. Чередующиеся тонкозернистые и твердые осадки, на которых развиваются крупные формы донной фауны, предоставляют убежища от хищников и возможность укрыться от них путем закапывания в грунт. Кроме того, умеренная, по сравнению с прибрежной зоной и горлом зал. Шелихова подвижность вод и различные типы осадков, способствуют развитию высокой биомассы и разнообразия кормовых организмов, особенно в Притауйском районе. Температура воды на дне чуть выше, чем в средней части шельфа – от –1,8 до +0,5°C.

Кроме того, за счет оседания личинок на материковом склоне к югу от 57°00' с.ш. образуется периферийная зона обитания молоди на глубинах 240–300 м. Однако эти скопления встречаются значительно реже и имеют меньшую плотность, чем на шельфе. Причина этого – каннибализм более крупных самцов и хищничество рыб (Livingston et al., 1993; Lovrich, Sainte-Marie, 1997). Тем не менее, благодаря развитию в этой периферийной зоне многочисленных укрытий (особенно за счет губок), крабам удается избегать хищников и вырастать до взрослого состояния. Другая часть молоди выживает за пределами основного района обитания крупных самцов, на большей глубине.

На глубинах 180–220 м среди множества естественных укрытий, образованных губками, гидроидными полипами, мягкими кораллами и на удалении от скоплений половозрелых самцов и самок, большинство узкопалых самцов находят безопасные места для своей последней линьки. Перелинявшие крабы составляли до 93 % ловушечного улова самцов. На глубинах 250–350 м локализуются наиболее крупные и выносливые узкопалые самцы (в Притауйском районе размером 100–120 мм), плотность которых в летне-осенний период бывает особенно высока (до 5 110 экз./км², или 17 экз./лов.). Их линька происходит в конце лета и осенью.

В период нагула после терминальной линьки крабы перемещаются хаотически, их миграции теряют общую направленность. Однако частично направленность перемещений сохраняется, и за полгода – год более половины крабов смещаются на участки с большей глубиной. Распространению стригуна глубже 450–500 м препятствует проникновение более теплой тихоокеанской водной массы, поэтому при температуре выше +2,2°C крабы не встречались.

После 1–2 лет нагула самцы, двигаясь разнонаправленно, проявляют тенденцию к смещению обратно на вышележащие участки материкового склона и концентрируются в местах скопления самок, расположенных преимущественно у бровки шельфа. Образующиеся крупные скопления самцов обеспечивают успех процесса размножения, половая система крабов начинает функционировать в полном объеме. В таких зонах размножения доля самцов со старым темным панцирем (в 3-2-й и 4-й стадиях состояния панциря) достигает 40 %, в то время как на смежных акваториях – 16 %. Миграционная активность самцов в этот период резко снижается, и они остаются здесь до конца жизни. Перемещения терминальных самцов происходят в различных направлениях, но в конечном итоге приводят к уменьшению глубины обитания, обеспечивают постоянный приток самцов-производителей в зоны размножения и поэтому могут считаться репродуктивными. Активизация этих перемещений происходит, по-видимому, в ранне-весенний период, когда море еще покрыто льдом. К маю – июню они приводят к существенному увеличению концентрации самцов в районах скопления самок, в том числе у бровки шельфа, поэтому в весенне-летний период на глубинах 180–230 м промысел краба проходит более эффективно, чем на материковом склоне. Весенние перемещения репродуктивно активных самцов короткие, поскольку плотные скопления самок локальны, но многочисленны и встречаются в широком диапазоне глубин. Большая часть самцов имеет размеры более 100 мм и спаривается с самками, ранее участвовавшими в размножении. Мелкоразмерные широкопалые самцы (менее 100 мм) также относятся к репродуктивной части популяции, как и крупные крабы.

Таким образом, в процессе развития в поведении самцов происходят следующие изменения: они целенаправленно мигрируют с шельфа на материковый склон; линяют в последний раз; затем перемещаются хаотично, сначала медленно, затем по мере отвердения панциря быстрее, постепенно сдвигаясь на большие глубины. Через 1–2 года они начинают смещаться в зоны размножения, сосредоточенные вдоль бровки шельфа, в отдельных случаях на материковом склоне.

После терминальной линьки самцы живут около 4 лет. Последние 1–2 года они строго привязаны к районам размножения. Промысловое значение крабы имеют в течение 2,5 лет после терминальной линьки, исключая первые 9–10 месяцев. Продолжительность бентосной стадии самцов с учетом результатов данного исследования колеблется от 8 до 20 лет.

В пространственном распределении самцов на акватории шельфа и материкового склона онтогенетические миграции и скорость передвижения играют большую роль. Мобильность крупных самцов существенно выше по сравнению с мелкоразмерными, вследствие наличия у них более длинных и мощных ходильных конечностей. Крупные крабы быстрее достигают глубоководных участков в процессе онтогенетических миграций, что отражается, в свою очередь, на сильной зависимости среднего размера крабов в уловах ловушек от глубины обитания. В глубоководных зонах процессы осадконакопления взвесей преобладают над их переносом, поэтому грунты представлены в основном илами. Крупные самцы предпочитают мягкие грунты, в которых обитают наиболее востребованные ими кормовые объекты – полихеты и детритсобирающие двусторчатые моллюски, поэтому в глубоководных долинах, желобах, впадинах концентрируются наиболее крупные особи краба опилио.

Более крупные размеры крабов в северо-восточной части Охотского моря (Притауйский район), по сравнению с северо-западной, наиболее вероятно, связаны с различием экологических условий обитания. Повышенное тепловое содержание придонных вод, оптимальное для метаболических процессов, и лучшая кормовая обеспеченность в северо-восточной части моря (разнообразие видов и высокая численность гидробионтов разных трофических группировок), по сравнению с северо-западной, способствуют повышению темпов роста краба-стригуна опилио. Благоприятные условия обитания краба в северо-восточной части моря способствуют также увеличению абсолютной плодовитости.

Молодые самки до половозрелости обитают вместе с самцами своего возраста, мигрируя вместе с ними. При размере карапакса чуть меньше 50 мм большая часть самок уже имеет развитые гонады. Линьку созревания они претерпевают в августе. Половозрелыми самки становятся в среднем при размере 57 мм. Отдельные особи начинают откладывать икру при размере карапакса 44 мм. Последующие массовые спаривания у крабов происходят каждую весну (апрель–май), в результате чего сперматеки самок пополняются свежей спермой.

Самки из прибрежной группировки молоди линьку созревания претерпевают во время коротких миграций к берегу (Lovrich et al., 1995). Далее они возвращаются на глубины 100–110 м и до конца жизни остаются связанными с этими прибрежными участками, так как в этой зоне проходит граница вер-

тикального перемешивания водной толщи до дна, которая благоприятствует выходу личинок в планктон. Фауна неподвижных сестонофагов предоставляет надежные укрытия для самцов и самок во время продолжительных спариваний.

Первое спаривание, линька созревания и откладка икры у самок более многочисленных шельфовых группировок, начальное бентосное развитие которых проходило на широкой акватории шельфа, отмечались непосредственно на участках высокой концентрации немигрирующей молодежи. Здесь также сосредоточены наибольшие концентрации широкопалых самцов размером от 70 до 100–110 мм, принимающих основное участие в спариваниях. После откладки икры самки устремляются к бровке шельфа. За 1,5 года они выходят к зоне повышенной гидродинамики, находящейся на удалении 30–60 миль от берега и на глубинах 160–190 м для того, чтобы выпустить личинки. Там их миграционная активность резко снижается. Усиливающееся под влиянием подводных долин и выступов движение вод на глубинах 200–220 м в одних районах и до 270–300 м в других приостанавливает миграции самок. Таким образом, как и самцы, самки в течение жизни целенаправленно перемещаются из шельфовой зоны в направлении материкового склона. У бровки шельфа самки образуют очень плотные концентрации. Весной у них происходит выклев личинок, которые, благодаря циркуляционной системе течений, не уносятся слишком далеко. Затем начинаются спаривания с самцами. Вторую партию яиц самки откладывают через 1,5 года после первой, в апреле–мае, сразу после выклева личинок, а третью – ровно через 2 года. Самки за репродуктивный период, оцениваемый в 5,5 лет, дают потомство три раза. Наибольший вклад в общую численность личинок вносит вторая кладка. Продолжительность жизни самок после терминальной линьки составляет около 6 лет.

Поскольку на материковом склоне имеются отдельные зоны развития молодежи, расположенные главным образом в юго-восточной части района обитания краба-стригуна, то здесь также образуются зоны размножения. Однако скопления половозрелых самок встречаются здесь значительно реже и имеют меньшую плотность, чем у бровки шельфа.

Самки со второй и третьей кладкой образуют многочисленные локальные агрегации, иногда вытянутые полосой вдоль изобат на десятки километров. В целом половозрелые самки, выпускающие личинок, локализируются в зоне действия сильного прибрежного течения на глубинах 79–106 м и в зоне повышенной гидродинамики от бровки шельфа до глубины 300 м. Продолжительность жизни бентосной стадии самок колеблется от 12 до 17 лет.

Схема функциональной структуры ареала в наиболее общем виде представлена на рис. 86. На основании проведенного анализа были выделены: 1) зона обитания немигрирующей молодежи; 2) зона нагула крупных (размером более 100 мм) широкопалых самцов после терминальной линьки; 3) зона размножения.

Зоны обитания молодежи размещены отдельными протяженными участками в прибрежье (на глубинах 32–100 м), на шельфе (120–190 м) и материковом склоне (240–300 м). Плотность поселений молодежи обоего пола размером до 50 мм здесь составляла более 500 экз./км². Миграции растущих крабов показаны стрелками. Агрегации мелкоразмерных широкопалых крабов, основная роль которых заключается в спаривании с впервые созревающими самками,

располагаются в зонах обитания немигрирующей молодежи и в нижней части шельфа, однако в целях упрощения схемы они не приводятся.

Основная часть самцов-подростков выходит за пределы шельфа, линяет и образует в верхней части материкового склона сплошную зону нагула крупных терминальных самцов. Данная зона хорошо выделяется по одновышинной кривой размерного состава, доминированию самцов размером 110–130 мм в уловах ловушек, а также по присутствию в уловах главным образом крабов в 3-0-й и 3-1-й стадиях состояния панциря и относительно низкой травмированности. В период линьки в этой зоне высока доля крабов во 2-й ССП (июль–ноябрь), часто присутствуют узкопалые самцы. Самки встречаются редко. Нижняя граница зоны, проходящая по глубоководной части склона, соответствует границе распространения краба-стригуна.

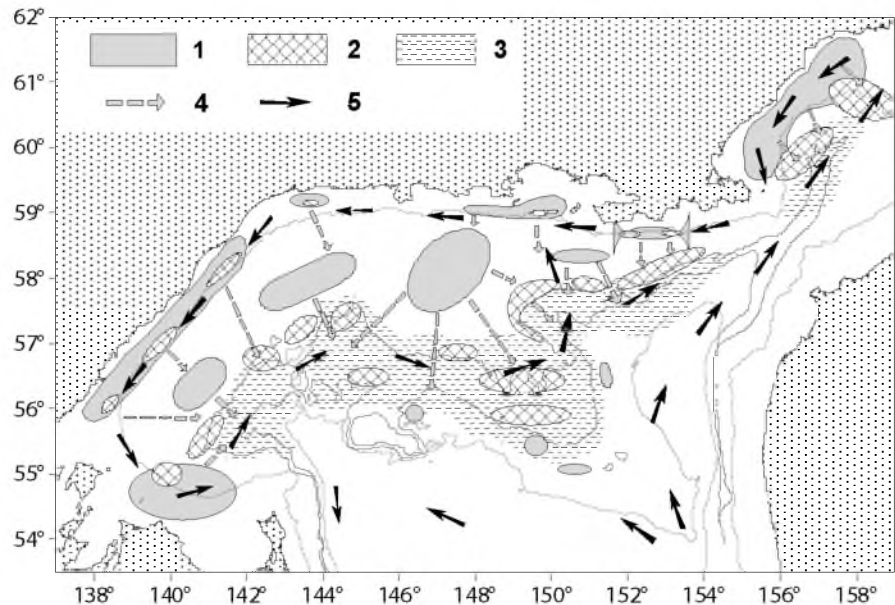


Рис. 86. Пространственно-функциональная структура ареала краба-стригуна *S. opilio* в северной части Охотского моря: 1 – зона обитания молодежи, 2 – зона размножения, 3 – зона нагула терминальных самцов, 4 – онтогенетические миграции молодежи, 5 – основные поверхностные течения (по Чернявскому и др., 1993).
Изобаты 100, 200, 300 и 500 м

Зоны размножения характеризуются пятнистым распределением и прилегают к зоне нагула самцов в области бровки шельфа (180–230 м). Они размещаются также в прибрежье (100–110 м) и на материковом склоне (270–300 м), но занимаемые ими площади значительно меньше, чем у бровки шельфа. Зоны размножения определялись плотными скоплениями самок, прекративших онтогенетические миграции (которые, судя по уловам до 650 экз./лов., в десятки раз превышали численность самцов) на стадиях выклева личинок и инкубации второй и третьей кладок. В связи с проскальзыванием самок сквозь ячейку ловушек, к зоне размножения относились станции с устойчивыми уловами самок в среднем более 1 экз./лов. Характерный признак зоны размножения – при-

сутствие широкопалых самцов со старым потемневшим экзоскелетом в 3-2-й и 4-й стадиях состояния панциря, составлявших 20–40 % от улова самцов. Часть самцов, как правило, имеет относительно небольшие размеры 80–100 мм, но основная часть самцов значительно крупнее. Кроме того, самцы в зоне размножения отличаются высокой поврежденностью конечностей (до 80 %). Узкопалые самцы в уловах ловушек редки и составляют до 1 % от общего количества самцов. В прибрежных зонах размножения терминальные самцы более мелкие, чем в зонах, расположенных у бровки шельфа (75 против 98 мм в среднем из уловов трала).

У краба-стригуна опилио г-стратегия проявляется в репродуктивных функциях, тогда как сам краб, согласно крупным размерам, принадлежности к длинноцикловым видам, высокой устойчивости к нарушениям репродуктивного процесса – типичный К-стратег. Тем не менее, высокие величины плодовитости (57 тыс. яиц) и К-г коэффициента (320–380 тыс.), что связано с мелкими размерами и массой яиц, позволяют отнести краба-стригуна в середину или даже в начало г-К континуума.

Краб-стригун *S. opilio* образует на севере Охотского моря популяцию, которая непрерывно населяет акватории зал. Шелихова, Притауйского района, североохотоморского и северо-западного шельфа и прилежащие участки склона. Непрерывность популяции осуществляется дрейфом личинок и хорошо видна по распределению самцов размером до 75 мм. За счет онтогенетических миграций крабы из соседних зон развития молоди при размере 75–100 мм интегрируются в пределах одной популяции. Они сплошным фронтом продолжают смещаться к материковому склону. Там они, в зависимости от орографии, расположения концентраций половозрелых самок и с учетом благоприятных условий среды (в том числе температурного фактора) формируют зоны высокой плотности. И только в горле зал. Шелихова сильные течения препятствуют полному смыканию группировок терминальных самцов, приводя к значительной пространственной обособленности зон размножения.

Наличие отдельного круговорота мезомасштабного порядка в заливе Шелихова, существование в его пределах зон размножения, позволяет говорить об относительной самостоятельности группировки краба-стригуна в зал. Шелихова. Обмен особями между группировками зал. Шелихова и северной части Охотского моря осуществляется посредством переноса личинок. Тем не менее, все же имеется некоторая обособленность группировки краба зал. Шелихова от остальных по морфологическим признакам. Полученные данные, несмотря на малое количество материала, собранного в районе зал. Шелихова, тем не менее, позволяют сделать вывод о том, что группировка краба-стригуна в исследованном районе представляет собой одну большую независимую популяцию, по терминологии В.Н. Беклемишева (1960). Группировка краба в зал. Шелихова проявляет некоторые черты обособленности и, возможно, является субпопуляцией, связанной с основной.

На материковом склоне центральной части Охотского моря, в периферийной глубоководной зоне своего местообитания, краб-стригун опилио сосуществует вместе с равношипым крабом *Lithodes aequispinus* (рис. 87). Области распространения группировок этих видов широко перекрываются. По мере увеличения глубины до 400 м доля равношипного краба в уловах увеличивалась

до 80 %, и, напротив, на глубине менее 350 м основу уловов (60–80 %) составляли промысловые самцы *C. opilio*.

Практически отсутствует контакт у опилио с крабом-стригуном *C. angulatus* (Низяев, 1992; Первеева, 2001). Более отчетливо границы их распространения соприкасаются на северной периферии впадины ТИНРО, чем в районе к востоку от б. Кашеварова, что связано с большим влиянием тихоокеанской водной массы на северо-востоке моря. Здесь, кроме ангулятуса, вместе с опилио встречается и краб Веррилла *Paralomis verrilli*.

В Притауйском районе и в зал. Шелихова популяция краба-стригуна опилио граничит с популяцией синего краба *Paralithodes platypus* и на глубинах 160–250 м возможен их двувидовой промысел. Широкое распространение краба-стригуна опилио приводит к совместному освоению узкой прибрежной зоны от Шантарских о-вов до п-ова Лисянского с камчатским *P. camtschaticus* и синим крабами (Родин, Мясоедов, 1982; Переводчиков, 2003; Ландшафты..., 2006). Колючий краб *P. brevipes*, обитающий на глубинах до 40 м (Неевина, 2001; Неевина, Хованский, 2002; Ландшафты..., 2006), с крабом-стригуном практически не встречается.

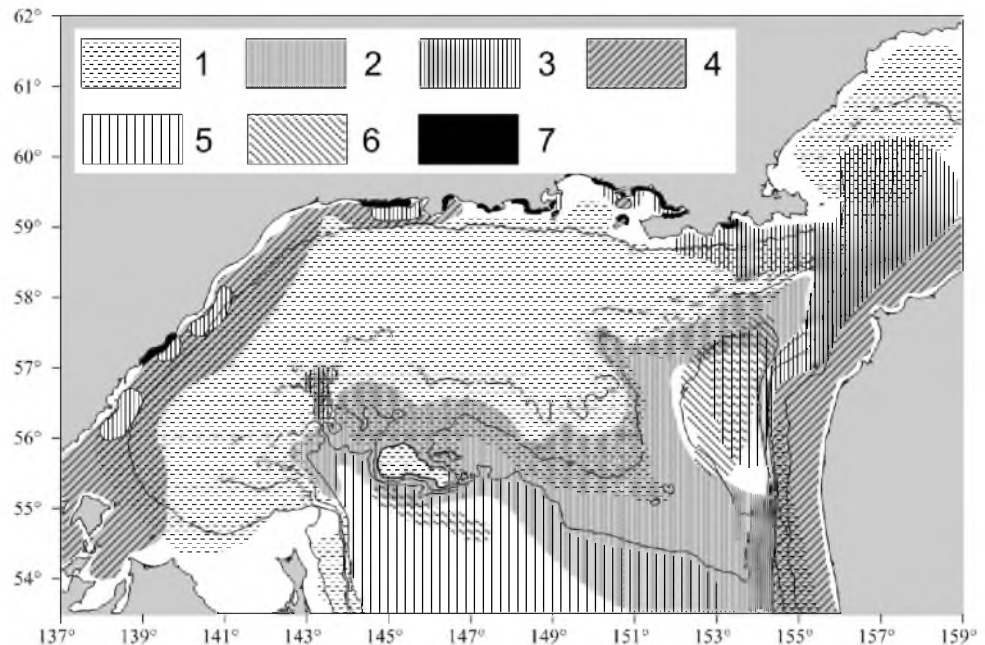


Рис. 87. Районы обитания основных видов крабов в северной части Охотского моря (по литературным источникам и данным автора): 1 – краб-стригун опилио, 2 – равношипый краб, 3 – синий краб, 4 – камчатский краб, 5 – краб-стригун ангулятус, 6 – краб Веррилла, 7 – колючий краб. Изобаты, как на рис. 86

Высокая численность краба-стригуна *C. opilio* в северной части Охотского моря, по сравнению с другими районами видового ареала, по нашему мнению, обусловлена: большой зоной осадконакопления за счет широкого и выровненного североохотоморского шельфа; высокой общей биологической продуктив-

ностью Охотского моря и бентоса в том числе; отсутствием значимого пресса хищников в условиях холодных вод севера Охотского моря; особенностями пространственного распределения зон размножения, при котором он многочислен и широко распространен в пределах местообитания.

ГЛАВА 6. ПРОМЫСЕЛ КРАБА-СТРИГУНА ОПИЛИО И ЕГО ПЕРСПЕКТИВЫ

6.1. Современное состояние промысла

С конца 1970-х гг. крабов ловят ловушками, так как они не травмируют их и не наносят ущерба окружающей среде, как донные тралы и сети. В отношении крабов-стригунов они стали идеальными орудиями лова, потому что в них заходят в основном самые крупные терминальные самцы. Молодых растущих самцов и самок в них практически не бывает, что действует как естественный фактор сохранения популяции от возможного истребления.

Наиболее распространены на промысле краба опилио конусовидные ловушки японской конструкции, так как они удобны в обращении. Легкость (около 22 кг) и форма усеченного конуса ловушек позволяют, вставляя при расшворенном дне одну ловушку в другую, штабелями компактно укладывать их на палубе судна до 3 000 штук. Эти ловушки имеют один вход, расположенный наверху. Все японские и 90 % российских судов, экипажи которых перенимали опыт у японских рыбаков, оснащались ловушками этого типа. Японцы, как правило, работают порядками, содержащими по 200–230 ловушек, российские рыбаки предпочитают более короткие порядки по 100–150 ловушек, что позволяет при сокращенном времени выборки быстрее реагировать на изменение промысловой обстановки. Расстояние между ловушками в порядке составляет 15–20 м. На положение концевых ловушек каждого порядка в море указывают два бую (в начале 1990-х гг. использовались бамбуковые вешки). Российские рыбаки иногда практикуют постановку с одним буюм, чтобы повысить улов за счет стабилизации положения ловушек на другом конце порядка, на который при этом не действует дрейф бую. В зависимости от общего количества используемых ловушек, застой порядков обычно колеблется от 2 до 4 суток. На судах осуществляется воздушная заморозка продукции в течение 2–4 часов.

Американские и часть российских судов, переоборудованных в США и составивших около 10 % всех участников промысла, имели на вооружении прямоугольные ловушки. Это крупные, со стороной около 2 м, орудия лова, с двумя боковыми входами, весом около 300 кг. Для работы с ними на палубе устанавливаются два гидравлических крана. В походном положении на судне размещается до 450–500 ловушек. Порядок формируется из 25–40 ловушек, соединенных одним вожаком (хребтиной), расстояние между ловушками – 183 м. На концах порядка имеется по одному бую. В случае обследования больших площадей в короткий срок ставятся одиночные ловушки на расстоянии от 370 м до нескольких километров. В Беринговом море американские краболовы ловят краба только одиночными ловушками. В водах России ими была предпринята попытка промысла порядками, которая дала положительный результат: сокращалось время на маневрирование при подходе к бую, особенно в штормовую погоду, увеличивалось количество выбранных ловушек. При выборке около 200 ловушек в сутки застой колебался от 2 до 3 суток, что чуть меньше, чем при японском типе лова.

В Японии и США, где были сконструированы описанные ловушки, применялись и свои собственные, проверенные многолетним опытом виды приманки и их количество, которые в комплексе обеспечивали наилучший эффект, поэтому российские рыбаки всегда старались следовать установившимся тра-

дициям. Крабы идут в ловушки, реагируя на запах рыбы. Японцы применяли пластмассовые перфорированные (с отверстиями 2–3 мм) баночки объемом 1 л и сетные мешочки с рубленой свежемороженой сельдью, минтаем, реже – скумбрий, иваси, мойвой, кетой и внутренностями кальмаров в различном сочетании и пропорциях. Кроме того, рыба целиком укреплялась и на крючках, подвешенных в ловушках, в количестве 2 штук. Более жирные виды рыб, такие как скумбрия и сельдь, давали наилучший эффект (скумбрии достаточно было 90–130 г на банку). Обычно в банку закладывают 300–400 г рыбной приманки, столько же – в сетку.

На судах, оснащенных прямоугольными ловушками американской конструкции, в ловушку помещались крупные экземпляры свежемороженой трески, минтая или головы палтуса, подвешенные на крючках, и свежемороженая сельдь в двух банках объемом 2–2,5 литра и двух сетных мешках. Количество приманки на одну ловушку было в 5–10 раз больше, чем у японцев.

Кроме указанных особенностей промысла и переработки крабов в Японии и США, различия касаются также отбора крабов из общих уловов в обработку, который осуществляли рыбаки этих стран и их последователи в российских водах Охотского моря. При японском типе лова проводился тщательный отбор крабов по размеру (принимались в обработку особи более 110–115 мм, а иногда и 120–125 мм по ширине карапакса), наполнению конечностей мышечной массой (чаще 80 % и выше), окраске нижней поверхности тела и ног (она должна быть светлая, без темных пятен), по количеству утраченных в результате травм конечностей (допускалось отсутствие одной среди 2–4-й переопод на какой-либо стороне тела), по степени покрытия панциря обрастателями. В результате жесткого отбора доля коммерческих самцов в уловах у японцев чаще составляла 20–40 % и затем у российских рыбаков – 40–50 %.

Американский тип лова нацелен на вылов максимального количества краба, как это принято в США при лове по олимпийской системе в течение короткого периода времени (январь–март), поэтому он имеет мало ограничений: в обработку принимаются все крабы с твердым панцирем и размером более промысловой меры. При таком условии не обращается внимание на многие признаки: наполнение конечностей мясом, травмированность, потемнение панциря от старости и другие. Доля коммерческого краба опилио в Охотском море составляла 80–98 %. При больших уловах крабы часто вообще не сортировались и до обработки накапливались в бункере, где часть из них травмировалась, особенно много его травмировалось в зимнее время. Ломаный краб выбрасывался в море и ни в каких документах не учитывался. Тем не менее, короткий производственный цикл (глубокая заморозка крабов в солевом растворе, используемая на американских процессорах, проходила за полчаса) и малая требовательность к сырцу приводили к тому, что суточные уловы держались на уровне 15–20 т. И только лишь когда произошла переориентация американских поставок на азиатский рынок, сортировка была ужесточена и доля коммерческого краба снизилась до 50–70 %. Перелов краба-стригуна и камчатского краба в восточной части Берингова моря, включая Бристольский залив, Соединенными Штатами в начале 1990-х гг. показал, что американский тип промысла несет в себе серьезную опасность и можно за три года интенсивного промысла настолько подорвать запасы стригуна, что их восстановление потребует многих лет. При японском типе промысла, когда проводится бережная сортировка улова (отбирается около половины улова, некоммерческая часть возвращается в

море), а сырец быстро обрабатывается без накопления, бристо́льский сценарий маловероятен.

Российские суда типа СРТМ, СТР-503, СТР-420, в зависимости от страны, в которой происходило их переоборудование, оснащались по японской или американской технологиям. Однако в любом случае они несколько уступают иностранным как по возможностям добычи, так и переработки. Российские суда, ввиду невозможности коренного переоборудования, имеют тесные производственные помещения, высокую долю физического труда, недостаточно низкую температуру заморозки и хранения продукции, а главное – низкую скорость заморозки, что значительно удлиняет производственный цикл и ограничивает объем суточного вылова.

В северной части Охотского моря промысел краба-стригуна опилио до 1988 г. не проводился. Его начали добывать японские рыбаки по межправительственному соглашению летом 1988 г., в тот период, когда запасы единственного объекта их крабового промысла – равношипого краба – у б. Кашеварова стали снижаться. Промысел стригуна опилио продолжался два года. Ежегодный вылов 2–3 судами-процессорами составлял 0,6 тыс. т (по сведениям А.И. Михайлова, ФГБУ «Охотскрыбвод»). Основные промысловые участки находились на материковом склоне южнее североохотоморского шельфа от 55°30' до 56°30' с.ш., между 146°00' и 150°30' в.д.

С 1990 г. стригун стал осваиваться российскими рыбодобывающими предприятиями (ПО «Магаданрыбпром», СП «Магадан Гега Годо», Хабаровским Крайрыбколхозсоюзом через СП «Охотск Суйсан» и СП «Сонико»), получившими возможность выходить на внешний рынок. Вылов осуществлялся 20 судами в основном типа РС-300, которые сдавали сырец на 2–3 японские базы, однако постоянно на лову было 10–15 судов. Площадь района промысла увеличилась, так как хабаровские рыбаки стали осваивать участки материкового склона ближе к северо-западному побережью – между 143°00' и 146°00' в.д., а магаданские – между 146°00' и 150°00' в.д. Отдельным иностранным судам-процессорам из Японии и США разрешалось вести самостоятельный лов в рамках научной программы и под наблюдением сотрудников ВНИРО и МоТИНРО/МагаданНИРО. За год добывалось 1,4–1,7 тыс. т краба. С 1995 г. научно-экспериментальный лов стал осуществляться с использованием прямоугольных ловушек с борта добывающе-перерабатывающих судов совместных предприятий и товариществ с ограниченной ответственностью («Магадан-Ситтл», «Морские технологии», «Магаданская база промысловых судов», «Возрождение Северо-Востока» и др.).

Благодаря поиску новых скоплений, проведенному МоТИНРО/МагаданНИРО в ходе работ в 1992 и 1994–1995 гг., промысловая акватория краба опилио расширилась к западу до 142°00' в.д. и к северо-востоку до 154°00' в.д., включая Притауйский район. Новые сведения о запасах позволили увеличить его вылов до 5,8 тыс. т при общем допустимом улове (ОДУ) в 7,1 тыс. т (рис. 88). С 1996 г. вылов краба-стригуна стал проводиться по промышленным квотам, выдача квот иностранному флоту была прекращена. По мере расширения учетных работ, поиска и обнаружения новых перспективных для промысла участков, ОДУ и вылов краба постепенно росли, количество судов на промысле увеличилось до 60–80 единиц. В 2005 и 2006 г. ОДУ краба был установлен в объеме 16,0 тыс. т. Максимальный официальный вылов отмечен в 2007 г. – 12,3 тыс. т. С начала XXI века краб-стригун опилио североохотоморской

популяции по объемам вылова прочно занимает ведущее место среди других популяций/видов крабов.

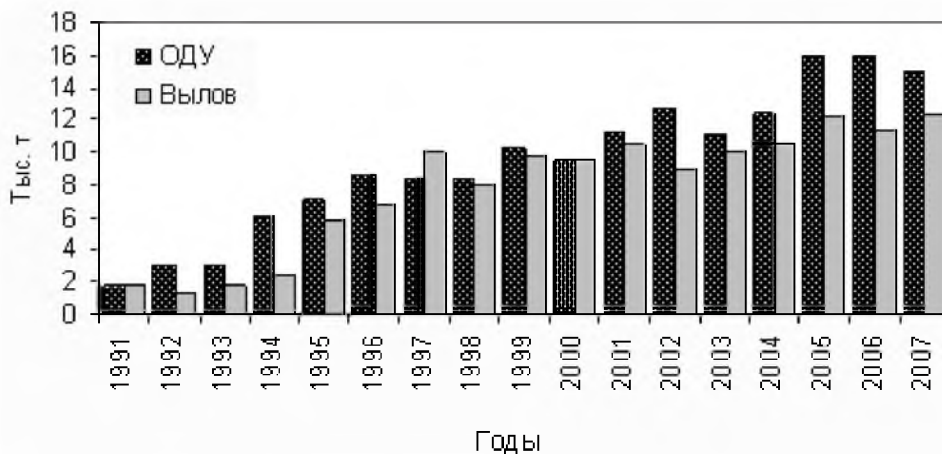


Рис. 88. Динамика ОДУ и официального вылова краба-стригуна *C. orilio* в Северо-Охотморской подзоне в 1991–2007 гг.

В настоящее время запасы краба опилио на северо-восточном участке (рис. 89), вследствие его высоких размерно-весовых показателей и большой плотности, используются промышленным флотом в большей степени, чем на остальных акваториях, и поэтому испытывают наибольший пресс промысла. В этом районе иногда работают одновременно до 50 судов-краболовов. В последние пять лет (2003–2007) интерес у добывающих предприятий вызывает северо-западный участок, где крабы хоть и мельче, но с более плотной мышечной массой, и за счет образования агрегаций высокой плотности обеспечивают большой суточный вылов.

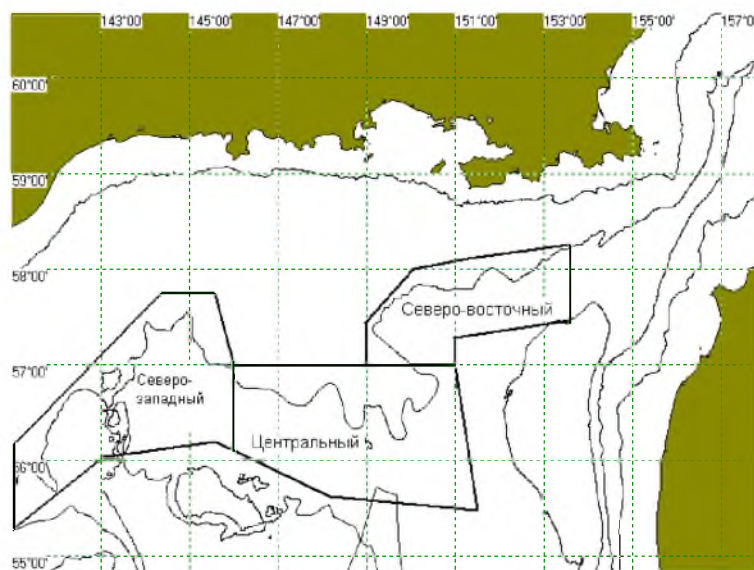


Рис. 89. Районы промысла краба-стригуна *C. orilio* в северной части Охотского моря

Суточные уловы краба-стригуна колебались от 0,2 до 29,7 т на одно судно. На судах, оснащенных прямоугольными ловушками, они обычно варьировали от 3 до 13 т, а на судах, применявших конусовидные ловушки – от 1,5 до 7 т. Улов на конусовидную ловушку изменялся от 0,5 до 36 кг (средний 4,8 кг), на прямоугольную – от 15 до 380 кг (средний 67,1 кг) и зависел от ряда причин, основная часть которых подробно рассмотрена ниже.

Рынок определяет многообразие видов продукции и для изготовления каждого вида отбирается сырец, отвечающий определенным требованиям. В Японии, куда до настоящего времени в основном ориентирована продажа краба из России, крайне дифференцированно относятся к крабовой продукции (Ogata, 1973). На каждом российском судне продукция производилась определенного качества, которое заранее оговаривалось японскими компаниями и контролировалось их специалистами непосредственно на судне, поэтому уловы на краболовах сильно различались.

Американская технология более проста и в лучшем случае предписывала отбирать краба с определенным наполнением, в связи с этим на судах, использовавших прямоугольные ловушки, результаты лова были в целом сходными. Весь краб шел на американский рынок, где эту продукцию хорошо знали. Однако с начала XXI века, в связи с переориентацией поставок на азиатский рынок, рыбаки вынуждены были проводить тщательную сортировку краба, выпускать несколько сортов продукции и улов с одной прямоугольной ловушки понизился в среднем в 1,5–2 раза. Это привело к снижению среднесуточных уловов до 3–5 т. Тем не менее, на некоторых судах старая система отбора крабов в переработку осталась до сих пор.

Традиционно из краба-стригуна производят в основном продукцию «конечности сыро- и варено-мороженые». С переходом на изготовление цельного мороженого краба или транспортировку краба в живом виде доля коммерческих особей в уловах и величина их значительно возросли. Так, перестройка технологического процесса с производства конечностей на отбор живого краба позволяла увеличить процент отсортированного краба с 65 до 85 %, а вылов – с 3 – 4 т до 7 т в сутки.

В некоторых случаях к концу промыслового сезона, когда в кратчайшие сроки необходимо было полностью освоить выделенные на суда квоты, требования к сырцу снижались и суточный вылов возрастал.

Уловы у российских рыбаков изменялись в зависимости от качества наживки, ее вида и количества в ловушках (рыба цельная, рубленая или в виде фарша, в мешочке или банке), застоя ловушек, тактики лова, основанной на представлениях о поведении краба – его способности к перемещению и образованию скоплений на определенных участках.

Таким образом, на промысле краба-стригуна суточные уловы и уловы на усилии на разных судах существенно различались, даже если они работали рядом. Корректно проследить динамику промысла позволил анализ большого статистического материала, а в некоторых случаях – продолжительные наблюдения за ходом лова на одном судне.

В течение промыслового сезона высокие уловы сохранялись в первые три месяца промысла с апреля по июнь, затем они постепенно снижались и достигали минимума в августе – сентябре, их постепенное увеличение происходило в октябре – декабре (рис. 90).

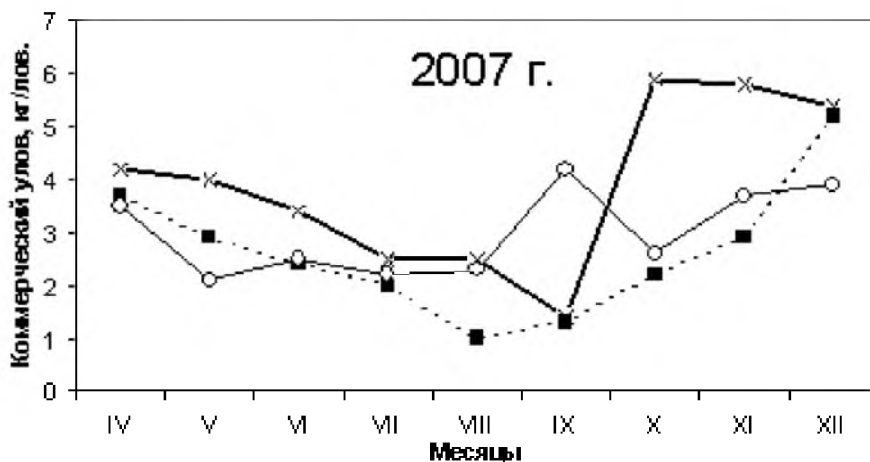
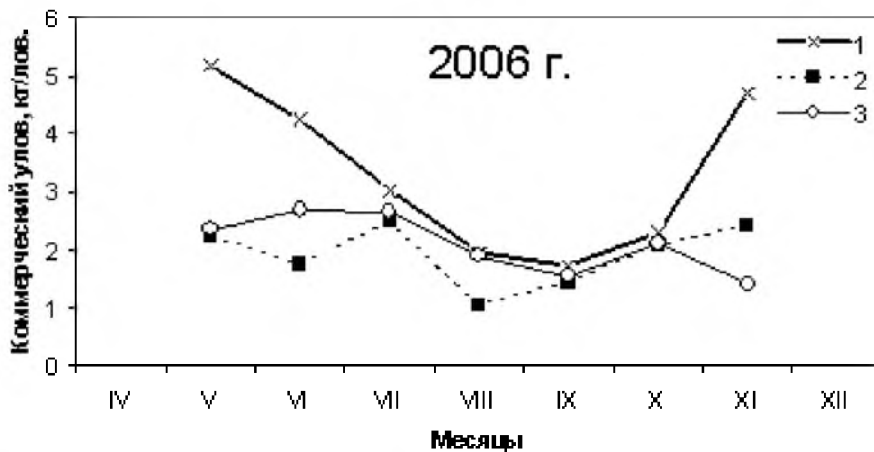


Рис. 90. Сезонные колебания средних коммерческих уловов *S. orilio* в 2006–2007 гг. на трех основных участках промысла: 1 – северо-восточный, 2 – центральный, 3 – северо-западный

Динамика освоения ОДУ ежемесячно мало изменялась от года к году. За май – июль, в соответствии с более высокими уловами, вылавливалось 40–45 % объема ОДУ, по 2,3–2,6 тыс. т в месяц (рис. 91). В последующие месяцы, с августа по декабрь, темпы вылова снижались, добывалось в среднем 25–35 % от объема ОДУ, по 0,7–1,0 тыс. т/мес.

Весной в зонах размножения и на их периферии крабы образовывали скопления повышенной плотности, благоприятные для промысла. Основу уловов составляли особи, пополнившие запас промысловых крабов в предшествующие 2–3 года. За пределами этих зон, в местах нагула крабов, вследствие хаотичности их перемещений и расширения области обитания за счет глубоководных участков, плотность крабов и уловы существенно ниже, чем в зонах размножения.

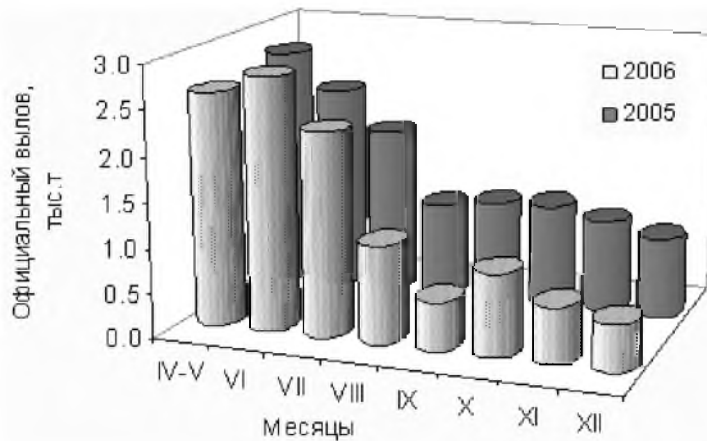


Рис. 91. Динамика вылова краба-стригуна опилию в Северо-Охотоморской подзоне в 2005–2006 гг.

Скопления крабов состояли в основном из терминальных самцов, перелинявших в предыдущий год, т.е. пополнения одного года. Отработав первые три месяца вблизи зон размножения, на периферийные участки промысловый флот выходил в августе, в результате уловы часто снижались. В связи с более интенсивной в отдельные годы летне-осенней линькой самцы в июле – августе следующего года (как было в 2002 г.) могут иметь еще наполнение конечностей мясом ниже технологической нормы, в результате чего некондиционным может быть до 90 % состава улова. Ситуация изменялась к лучшему в октябре – декабре, когда наполнение крабов за период нагула увеличивалось. Кроме того, часть крабов, линявших в мае – июне, к декабрю достигали достаточной для технологических требований твердости панциря, но не проходили по необходимой минимально допустимой норме наполнения конечностей мясом. Поэтому на некоторых судах, нацеленных на вылов, а не на качество, они брались в обработку.

Уменьшение коммерческих уловов в августе – сентябре могло быть обусловлено также снижением пищевой активности крабов. В 1993 г. уловы в сентябре на акватории площадью около 6 тыс. км² вдруг резко понизились, по сравнению с августом, в среднем с 2,1 до 1,4 кг/лов. (рис. 92). Спустя месяц, в октябре, величина уловов не только восстановилась, но даже стала выше – 2,4 кг/лов. Вследствие того что изменения затронули одновременно большую акваторию, и, учитывая слабую миграционную активность крабов, в качестве возможной причины снижения уловов, по-видимому, следует рассматривать изменения условий среды. Центральный участок более всего подвержен влиянию проникающих сюда относительно теплых тихоокеанских вод и увеличение температуры среды даже на 0,1°C может заметно изменять метаболизм у крабов-стригунов (Foyle et al., 1989).

Похожая ситуация отмечалась на смежном восточном участке в 1995 г. Собранные материалы позволили проследить динамику не только коммерческих, но и общих уловов. После 10-дневного перерыва в работе судна (с 12 по 21 августа) общие и коммерческие уловы краба снизились вдвое: коммерческие – с 5,8 до 2,9 кг/лов., общие – с 24 до 13 экз./лов. (рис. 93). Падение уловов в августе наблюдалось также в 1990 и 1991 гг. (Михайлов, Журавлев, 1992).

С 1992-го по 2007 г. средние за промысловый сезон (с 11 апреля по 31 декабря) коммерческие уловы подвергались существенным колебаниям: самые низкие показатели отмечались в 1993 г. (4 экз./лов.) и 2002 г. (3 экз./лов.), самый высокий отмечен в 1994 г. (9 экз./лов.) (рис. 94). В 1993 г. приемку и сортировку краба на судах вели японские специалисты, проводившие жесткий отбор сырца, кроме того, в сентябре отмечалось резкое падение уловов – все это повлияло на понижение средней величины. В 2002 г. основной промысел проводился в Притауйском районе, где пик терминальной линьки у крабов в 2001 г. пришелся, по-видимому, на конец лета и осень (рис. 71), поэтому весной и летом 2002 г. большинство крабов было со слабым наполнением, в некондиционном состоянии. Крабы после линьки встречаются в уловах в заметном количестве с июля по ноябрь, но места линьки (терминальной) локальны, чаще расположены в области бровки шельфа. Как правило, перестановка ловушек на 10–20 км в сторону позволяет снизить прилов перелинявших крабов.

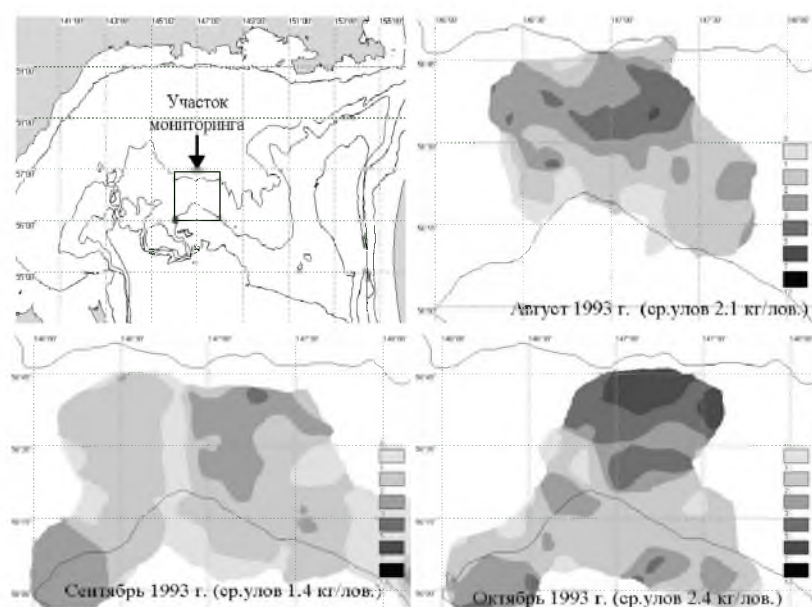


Рис. 92. Сезонные изменения коммерческих уловов *C. orilio* (кг/лов.) на центральном участке в августе – октябре 1993 г.

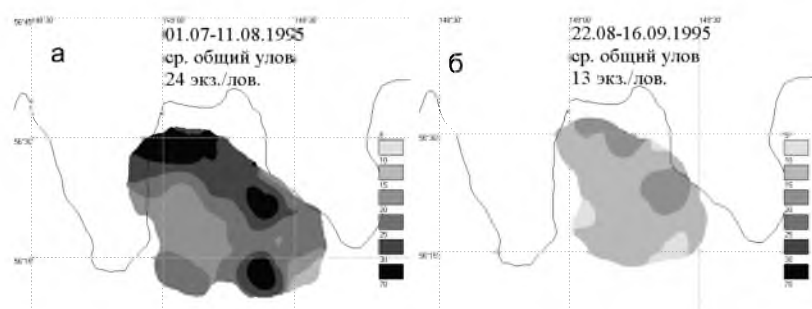


Рис. 93. Сезонное изменение общих уловов самцов *C. orilio* (экз./лов.) на участке промысла, проводившегося одним судном, в 1995 г.: а – в период с 1 июля по 11 августа, б – с 22 августа по 16 сентября

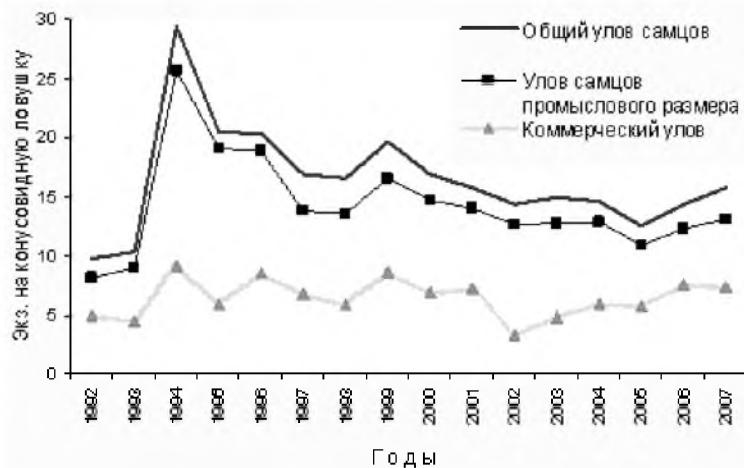


Рис. 94. Многолетняя динамика общего, промышленного и коммерческого уловов краба-стригуна *C. opilio* (экз./лов.) в северной части Охотского моря

Учитывая вышеуказанные особенности промысла краба, добывать его начинают сразу после открытия сезона лова, насколько позволяет ледовая обстановка, так как это самый благоприятный для добычи период. После летнего спада уловы хотя и повышаются в ноябре – декабре, но добыча крабов сильно осложняется частыми продолжительными штормами и обледенением судов. Кроме того, в отдельные годы отмечалось понижение температуры воздуха до отрицательных значений, иногда до -10°C , при этом, вследствие аутономии, происходила массовая ломка конечностей крабов до обработки.

В последние 4–5 лет значительная часть вылова осуществляется нелегально – путем систематического занижения величин суточного улова, записываемого в промысловый журнал, а также с борта незарегистрированных судов, осуществляющих лов без каких-либо разрешений и квот на промысел. Об этом можно судить по объемам сдачи краба в порты Японии. Например, за 9 месяцев 2005 г., как сообщалось в японских сводках по экономике, из России в Японию было ввезено 19 тыс. т краба-стригуна опилию. По другим данным, из дальневосточного региона России в Японию в 2005 г. сдано 47,2 тыс. т крабов-стригунов (четырёх видов) при их общем ОДУ в 39,0 тыс. т. Официальный вылов в России крабов-стригунов был в 2 раза ниже – 22,5 тыс. т. Доля североохотоморского опилию в общем вылове стригунов на Дальнем Востоке, по официальным данным, составляла 54 %. Если эта величина также отражает структуру японского импорта, то из 39 тыс. т на него приходилось около 21 тыс. т, а с учетом того, что поставки его были также в Республику Корея и Китай – 23–25 тыс. т. Это означает, что объем нелегального вылова был приблизительно равен официальному, и фактический вылов превышал ОДУ на 100 %. В связи с истощением запасов камчатского краба в районе Западной Камчатки интерес рыбодобывающих компаний к крабу-стригуну опилию еще более возрос и в ближайшие годы промысловый пресс на него будет увеличиваться. Очевидно, что если браконьерский промысел не сдерживать, то запасы краба-стригуна могут за 2–3 года существенно снизиться. Например, чрезмерный промысел *C. opilio* в северо-восточной части Берингова моря в начале 1990-х гг. привел к катастрофическому падению запасов – с 484 до 72 млн экз.

(Otto, 1998). Признаки перелома в течение ряда лет отмечены для краба-стригуна опилио у восточного побережья о. Сахалин, где уровень браконьерства очень высок (Первеева, 2002в, 2005). Резкое снижение вылова *S. opilio* происходило и у западного побережья Японии, где его добывали преимущественно тралами (Ogata, 1973).

Однако в настоящее время каких-либо негативных тенденций в промыслово-биологических показателях краба-стригуна в северной части Охотского моря не замечено. Перспективы освоения его запасов в этом районе связаны с проведением мероприятий по искоренению браконьерского промысла. За счет этого будет возможно постепенно увеличить его легальный вылов.

6.2. Состояние запасов

Как указывалось в предыдущем разделе, на промысле краба-стригуна для изготовления продукции отбирается лишь часть улова, величина которого может широко варьировать на различных судах, поэтому данные о коммерческом вылове не всегда могут адекватно отражать динамику состояния его промысловых запасов (рис. 94). Только постоянный мониторинг, проводимый научными организациями, позволяет адекватно оценить состояние ресурсов и тенденции в их динамике. Общеизвестным орудием для проведения учетов и прогнозирования запасов является донный трал. Однако проведение траловой съемки требует больших финансовых затрат, поэтому для сбора данных о состоянии запасов стригуна ежегодно использовались промысловые ловушки. Отсутствие траловых данных по молоди затрудняет прогностическую оценку, однако ловушечные сборы позволяют хорошо оценить состояние промысловой части популяции. Причем, если к определению величины промыслового запаса подойти строго, взяв за критерий превышение крабами минимального промыслового размера в 100 мм, то по ловушечным сборам будет оценена биомасса в основном терминальных самцов, на которых и нацелен промысел. Так как терминальные крабы обладают малой миграционной активностью, при учете запаса допускается использование ловушечных данных, собранных экспедицией судов в течение всего промыслового сезона. Это позволяет более точно оценить величину промыслового запаса. Определение величины промыслового запаса было первоначальной целью проводимого ФГУП «МагаданНИРО» ловушечного лова краба-стригуна. Поскольку между средними уловами крабов промыслового размера и их биомассой, определенной по траловым данным, существует тесная прямая связь ($R^2 = 0,97$, Morigiyasu et al., 1998), то собранный материал был обоснованно использован для расчета величины промыслового запаса и оценки его многолетней динамики. Определение опытным путем величины эффективной площади облова одной конусовидной ловушки, составившей 3 300 м² (Михайлов и др., 2003), позволило непосредственно подойти к оценке промысловых запасов.

Общая площадь акваторий с промысловыми концентрациями краба опилио в настоящий момент составляет около 100 тыс. км². Однако ловушечными постановками всю эту площадь охватить не удастся. Ежегодно обследовались акватории площадью от 10 до 60 тыс. км² с промысловыми концентрациями краба-стригуна, поэтому о количестве запаса, его межгодовых колебаниях можно было судить по изменению средних уловов на промысловое усилие или рассчитанной по ним плотности. Расчет средней плотности крабов промыслового размера и их запасов проводился посредством программы «El Mara» (Васильев,

2003; Михайлов и др., 2003). В основе расчетов лежит метод весовой интерполяции.

В период с 1995 по 2005 г. средняя плотность самцов промыслового размера в районе их добычи снижалась с 5,5 до 3,3 тыс. экз./км², но с 2006 г. стала возрастать. Наиболее резкое уменьшение плотности произошло в 1997 г. (с 5,2 до 4,2 тыс. экз./км²) и такое же резкое увеличение было в 1999 г. (с 4,1 до 5,0 тыс. экз./км²) (рис. 95). Так как эти колебания отмечены в годы низкого промыслового изъятия, когда масштабный промысел только начинал развиваться и браконьерства не было, то данные ясно показывают, что на динамику плотности краба-стригуна оказывают влияние факторы, не связанные с промысловой деятельностью человека, т.е. существенным было влияние факторов природного порядка.

На отдельных участках промысла межгодовые флуктуации плотности крабов были значительными, что указывало на первостепенное значение естественных факторов. Например, в начале освоения запасов в 1992 г. суда ПО «Магаданрыбпром» не могли найти на центральных участках материкового склона каких-либо значимых скоплений краба, часто встречавшихся годом раньше. Уловы упали в 1,5–2 раза и уже тогда начинали говорить о перелове, в то время как причиной тому было неравномерное пополнение терминальных крабов, в наиболее резкой форме проявившееся на центральных участках.

По данным 2007 г. и частично привлекаемым материалам 1997–2005 гг., в том числе данных Хф ТИНРО по району западнее 142°00' в.д., на площади в 79 тыс. км² между 141°00' и 153°30' в.д. суммарный промысловый запас краба-стригуна составил 257 млн экз. (168 тыс. т). При 10 %-ном изъятии из промыслового запаса здесь можно добывать до 16,8 тыс. т крабов в год.

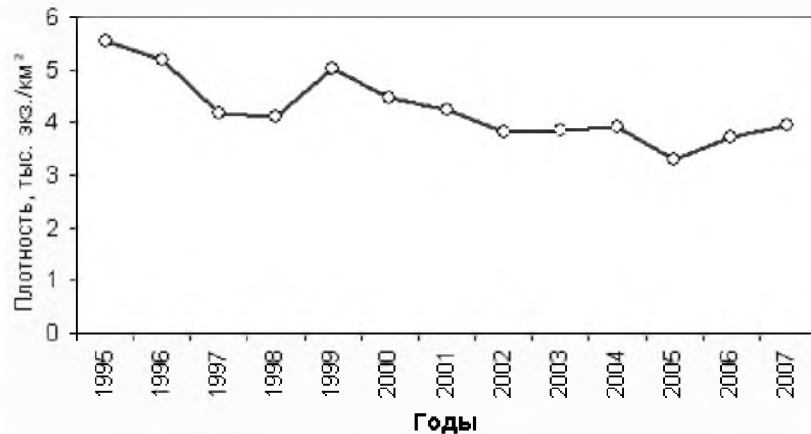


Рис. 95. Динамика средней плотности крабов промыслового размера (тыс. экз./км²) в северной части Охотского моря с 1995 по 2007 г.

Так как существуют региональные особенности в распределении размерного состава крабов (средние и максимальные размеры самцов в уловах лодушек увеличиваются в направлении от западных участков к восточным), то динамика в состоянии запасов анализировалась отдельно по северо-западному, центральному и северо-восточному участкам (рис. 89). На северо-восточном участке колебания размеров были более отчетливыми и отмечались как в са-

мом начале промыслового освоения краба-стригуна, так и в период развившегося крупномасштабного промысла (рис. 96), что свидетельствует, скорее всего, о влиянии природных факторов, чем промысла. Значимого устойчивого снижения размеров не было. Наоборот, после резких падений наступал период стабилизации или подъема. Слабая изменчивость средних размеров самцов в последние четыре года (2004–2007) при интенсивном изъятии обеспечивалась за счет большого ежегодного притока терминальных особей, который может превышать 40 % (Карасёв, 2004). Анализ состава уловов показал, что причиной заметного снижения средних размеров стало более раннее (как, например, в 2004–2005 гг.), достижение крабами функциональной половой зрелости, после которой они не растут, и увеличение доли узкопалых самцов (пререкрутов) в уловах в годы их интенсивного пополнения (рис. 96, график 1, 2007 г.).

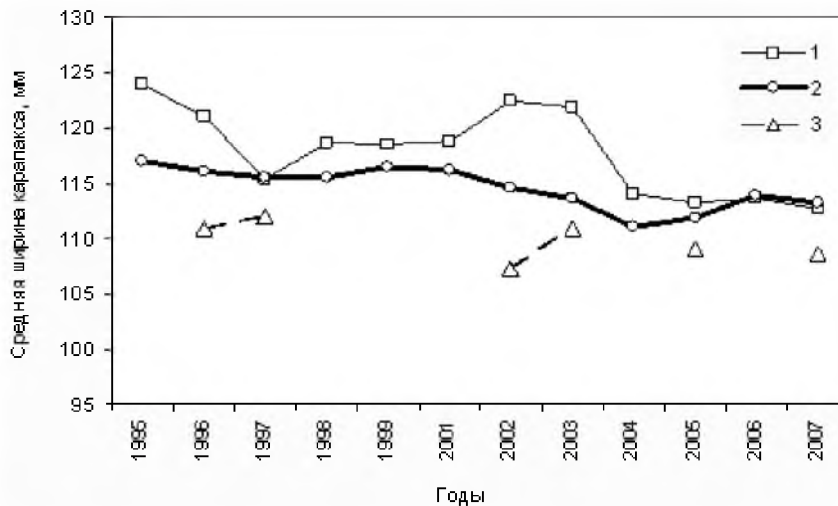


Рис. 96. Изменение среднего размера самцов *C. orilio* в уловах ловушек в период с 1995 по 2007 г.: 1 – северо-восточный, 2 – центральный, 3 – северо-западный участки

Стабильный размерный состав самцов в промысловых районах в течение многих лет свидетельствует также о том, что фактические объемы изъятия краба, убыль особей по причине естественной смертности и пополнение промыслового запаса за счет миграций узкопалых самцов и их роста при терминальной линьке, находятся в динамическом равновесии.

Как показало исследование причин травмированности крабов на промысловых участках, доля травм за счет хэндлинга незначительна и основные повреждения они получают, скорее всего, в результате нападений со стороны других крабов в период после терминальной линьки и главным образом в зонах размножения.

Таким образом, влияние проводящегося в северной части Охотского моря промысла стригуна опилио с ежегодным выловом в последние годы до 23–25 тыс. т (с учетом бра-коньерского промысла), не отражается существенно на биологическом состоянии популяции. Однако при совпадении высокого уровня изъятия (30 % и более) и естественного снижения численности, промысловые запасы краба могут значительно снизиться.

Что касается промысла стригуна опилио в северной части Охотского моря, то он осуществляется в щадящем режиме. Традиционно здесь вылавливаются достаточно крупные широкопалые самцы размером более 112–115 мм. Большое количество не только мелко-, но и среднеразмерных функционально половозрелых самцов отпускается. Узкопалые самцы более промысловой меры, попадавшие в ловушку, в процессе сортировки возвращались в море, так как по весовым характеристикам они не представляли коммерческого интереса. Это способствовало более рациональному использованию запасов краба. Вследствие жестких требований к продукции, рыбаки выпускают в море также много крупных широкопалых самцов с чуть постаревшим панцирем и/или у которых отсутствуют две или более ног, что снижало риск резкого падения численности крабов, находившихся в репродуктивно активном состоянии. Самки образуют очень плотные локальные скопления при малой численности самцов. К ним примыкают участки, где в уловах преобладают некоммерческие постаревшие самцы, с множественными травмами. Это приводит к естественному стремлению краболовных судов покинуть такие районы, не приносящие ожидаемого улова, а самки избегают стресса в результате хэндлинга. Функциональная структура популяции краба опилио такова, что основная часть репродуктивных зон находится вне промысловых участков. Высокая плодовитость самок при отсутствии их промысла (их вылов разрешен только в Японии, Ogata, 1973) обеспечивает высокий репродуктивный потенциал популяции. В отличие от Японии в России на промысле крабов запрещены донные тралы и разрешены только ловушки. В целях сохранения запасов краба опилио с 2004 г. действует запрет на зимний период промысла с 1 января по 10 апреля, введенный по рекомендации ФГУП «МагаданНИРО» для предотвращения массовой порчи уловов вследствие ломки конечностей у краба при отрицательной температуре.

В последние годы, кроме браконьерства, внимание обращено на проблему неравномерной промысловой нагрузки. Основная часть вылова осуществляется в северо-восточной части исследованного района и меньшая – в центральном и северо-западном районах. В результате объем ОДУ на восточных участках выбирается с превышением расчетного уровня, что в будущем, при значительном увеличении ОДУ, может стать причиной локального перелова. В настоящее время, несмотря на больший, но щадящий пресс промысла на восточных участках, размерные показатели самцов в уловах и их плотность не имеют тенденции к ухудшению.

Биологические особенности краба-стригуна опилио и специфическое поведение его у входа в ловушки способствуют популяции успешно противостоять прессу промысла (Иванов, 2001б). Многие самцы рано достигают функциональной половозрелости, так и не превысив промысловой меры, поэтому промыслом не изымаются. В ловушки идут только крупные терминальные самцы и самки, но большинство последних выходит наружу сквозь ячею. Узкопалых самцов промысел не затрагивает. После спаривания самки могут хранить сперму в течение нескольких лет и, по крайней мере, два раза дать жизнеспособное потомство без повторного спаривания (Watson, 1970). При существенном недостатке широкопалых самцов, с самками могут спариваться и узкопалые особи в половозрелом состоянии (Sainte-Marie, Cartiere, 1995).

Однако если запас переоценен и/или допускается чрезмерное изъятие, в уло-

вах может увеличиваться количество узкопалых самцов – пополнения категории терминальных крабов будущих лет. При дальнейшей добыче, особенно когда ведут заготовку живого краба или снижены до минимума требования к сырой и варено-мороженой продукции, прессу промысла подвергается и эта группа. Способность узкопалых крабов образовывать локальные, но плотные скопления, может облегчить их быстрый вылов. Для восстановления утраченного запаса широкопалых крабов в условиях полного запрета на промысел потребуется около 4–5 лет. Это время, которое потребуется для полного восстановления нормальной структуры части популяции, состоящей из терминальных самцов, когда в ней присутствуют особи всех посттерминальных стадий состояния панциря – от 2-й до 4-й. Таким образом, противостояние прессу промысла у краба-стригуна имеет некоторые границы, поэтому очень важно установить биологически обоснованную минимальную промысловую меру, определить оптимальную норму изъятия крабов из промыслового запаса и не превышать ее.

6.3. Меры регулирования промысла

Промысловая мера считается основой рационального ведения промысла (Никольский, 1974) и является необходимым инструментом при определении величины промыслового запаса. Минимальный размер краба-стригуна опилию, разрешенный для вылова, был установлен приказом Минрыбхоза СССР № 458 от 17.11.1989 г. на уровне 100 мм. Для принятия этого решения использовались материалы, собранные в Беринговом море. Анализ размерного состава самцов в уловах ловушек и определение минимальной промысловой меры приблизительно на уровне среднего размера были единственным подходом к определению промысловых мер беспозвоночных, еще недостаточно хорошо изученных (Слизкин, Долженков, 1997). Однако обычно промысловую меру устанавливают из расчета, чтобы она через запрет вылова маломерных особей обеспечила промысловому объекту участие в размножении по крайней мере один раз.

Определение такого размера у самцов краба-стригуна осложняет то, что наступление функциональной половой зрелости у него происходит в широком диапазоне размеров (41–166 мм) и, став функционально половозрелыми (широкопальными), крабы больше не растут. Вопрос о промысловой мере краба-стригуна можно рассматривать с трех различных позиций, имеющих свою логику.

1. Размеры функционально половозрелых и незрелых самцов у краба-стригуна широко перекрываются, поэтому необходимо рассматривать изменение доли этих групп в размерных классах. Для этого должны использоваться материалы траловых съемок. Очевидно, что оптимальный промысловый размер должен быть более 86 мм, при котором достигается 50 %-ная функциональная зрелость (рис. 75). При увеличении размера от 86 до 140 мм доля широкопалых самцов постепенно повышается с 50 до 100 %. В этом случае 75 %-ный уровень, являющийся серединой диапазона 50–100 %, представляется наиболее подходящим при определении размера массового созревания. При 75 % он составил 99,7 мм. Таким образом, минимальный промысловый размер должен быть равен 100 мм.

2. Вследствие того, что в среднем 90 % улова ловушек составляют функционально половозрелые самцы широкого размерного диапазона (70–166 мм) и

лишь 10 % – незрелые, при том, что ловить крабов разрешается только ловушками, промысловую меру для краба-стригуна можно и не устанавливать. Практически все отлавливаемые самцы, вне зависимости от размеров, уже могли участвовать в размножении. Не спаривались с самками только широкопалые самцы во 2 стадии состояния панциря, но все они выпускаются в море так же, как и узкопалые самцы. Вследствие низкого показателя наполнения конечностей мясом и малого веса продукция из них очень дешевая. Однако ни в одной стране, имеющей запасы краба-стригуна, промысловая мера не отменялась.

3. Несмотря на небольшой в целом прилов узкопалых самцов (10 %), на некоторых участках материкового склона их доля может достигать 83 %, а улов – 17 экз./лов. Действующая в настоящее время промысловая мера позволяет легально вылавливать их некоторое количество. Хотя на практике они регулярно возвращаются в море, однако не исключена вероятность, что в будущем при изменении рыночных условий или в состоянии запасов они будут приниматься в обработку. Поэтому необходимо, чтобы промысловая мера могла защитить их от вылова, по крайней мере половину из них. Около 50 % от количества узкопалых самцов в уловах ловушек приходилось на крабов размером менее 105 мм на северо-восточных участках, менее 102 мм – на центральных и менее 96 мм – на северо-западных участках. В заливе Шелихова выборка крабов делилась пополам при размере 99 мм (табл. 16). Средняя между оптимальными величинами, полученными для этих четырех участков, составляет около 100 мм. Эту величину и следует определить как промысловую меру краба-стригуна опилию по всей акватории северной части Охотского моря.

Таблица 16

Размерные показатели узкопалых самцов *C. opilio* в уловах ловушек

Участок	Ширина карапакса, мм				Объем выборки, экз.	Размер карапакса, делящий выборку пополам
	Мин.	Макс.	Сред.	σ		
Северо-западный	62	120	94,7	9,39	52	96
Центральный	46	126	99,7	10,13	999	102
Северо-восточный	80	131	104,6	7,36	1860	105
Зал. Шелихова	78	125	100,9	11,18	104	99
Средние	–	–	99,98	–	–	100,5

Примечание: σ – стандартное отклонение.

Установление промысловой меры более чем 100 мм, с одной стороны, могло бы лучше защитить узкопалых самцов от вылова, с другой стороны, оно не позволит добыть в 5–10 раз больше ресурсов функционально половозрелых широкопалых крабов, чем количество выведенных из промыслового оборота узкопалых. Вместе с тем использование ресурсов должно быть рациональным. С этой позиции промысловая мера в 100 мм является оптимальной.

Таким образом, позиции под пунктами 1 и 3 сводятся к сходному результату – определению промысловой меры на уровне 100 мм – и представляются более обоснованными, рассмотренными с разных сторон и отвечающими принципу предосторожного подхода к эксплуатации биоресурсов. Позиция под пунктом 2 – нетрадиционная, возможно, более рациональная, однако в нестабильных

условиях экономики страны и большого спроса на вылов краба-стригуна опилио на Дальнем Востоке она не может быть реализована. В Японии до 1962 г. разрешалось добывать краба размером более 70 мм, но после подрыва запасов промысловую меру увеличили до 90 мм, что стало действенной мерой (Ogata, 1973). Хотя в тот период японцы, кроме ловушек, использовали донные тралы, хорошо облавливавшие все размерные группы, этот пример показывает, что промысловая мера является действенным инструментом регулирования промысла и отказываться от нее полностью нельзя.

Для северной части Охотского моря действующую промысловую меру краба-стригуна опилио следует считать в полной мере биологически обоснованной. Отсутствие каких-либо корректив промысловой меры в течение многолетней эксплуатации ресурсов краба-стригуна способствовало сохранению единого подхода в оценке динамики состояния его запасов.

Величина коэффициента изъятия – наиболее значимая мера регулирования промысла. В России введены самые строгие ограничения вылова краба-стригуна – в размере 10 % от промыслового запаса, в то время как в Канаде эта величина составляет 30–50 %, в США – 20–30 %. Б.Г. Иванов считал, что «всеобщее следование 10 %-ному изъятию наносит огромный ущерб (в форме упущенной выгоды) российской рыбной промышленности», и «если Россия последует зарубежной практике регулирования промысла стригунов, их вылов можно увеличить не менее чем в 2 раза» (Иванов, 2002, с. 19). С целью выяснения, насколько в действительности можно оптимально, без нанесения ущерба популяции ежегодно вылавливать краба в северной части Охотского моря и в какой степени применимы зарубежные подходы, учитывающие особенности биологии краба-стригуна, величина коэффициента изъятия рассчитывалась, исходя из репродуктивных возможностей популяции. Было использовано уравнение годовой скорости роста численности популяции Р. Риклефса (1979), модифицированное Е.М. Малкиным (1995):

$$\lambda = R^{1/\tau}, \text{ где}$$

R – продолжительность репродуктивного периода,

τ – средний возраст генерации.

Половозрелые самки в Охотском море имели размер от 44 до 98 мм. Средний размер самок из уловов ловушек, обтянутых мелкочейной делью (30x30 мм), составил 68 мм. Этот показатель принимали за размер массового созревания. В зал. Святого Лаврентия (северо-западная Атлантика) самки достигают размера 68 мм в возрасте около 8 лет (Alunno-Bruscia, Sainte-Marie, 1998). В силу того, что северная часть Охотского моря и указанный район северо-западной Атлантики относятся к гомологичным зоогеографическим провинциям одной высокобореальной широтной зоны Мирового океана (Несис, 1982) и имеется косвенное подтверждение сходства темпа роста крабов в этих районах, полученные данные по возрасту самок из северо-западной Атлантики были взяты для расчета скорости роста североохотоморской популяции.

Продолжительность репродуктивного периода самок в Охотском море составляет 6 лет. За свою жизнь они успевают дать 3 поколения потомства. Средний возраст генерации при этом составляет 10 лет – среднее арифметическое между возрастом первого (8 лет), второго (10 лет) и третьего (12 лет) икрOMETаний. По-

сле подстановки этих значений в приведенное выше уравнение Риклефса получится величина 1,196, т.е. численность популяции за один год увеличивается в 1,196 раза, и, следовательно, годовой прирост численности составляет 19,6 %. Таким образом, при ежегодном изъятии из промыслового запаса 19,6 % самцов, популяция должна поддерживать свою численность на постоянном уровне.

Ряд особенностей биологии краба и функциональной структуры его ареала, отмеченные ниже, также позволяют увеличить долю изъятия.

1. Наличие терминальной линьки у самцов обуславливает их короткий период жизни после нее, который составляет около 4 лет. Таким образом, естественная смертность крабов, которые обычно облавливаются ловушками, достаточно высока, по некоторым оценкам около 66 % (Otto, 1998). В целях рационального использования промысловых запасов краба-стригуна необходимо увеличение величины изъятия.

2. Из четырех лет жизни после терминальной линьки краб остается привлекательным коммерческим объектом в течение главным образом двух лет. До этого периода мышечная масса крабов водянистая (6–7 месяцев после линьки), позже (после 2 лет) – панцирь приобретает нетоварный вид (цвет). В годы наибольшего пополнения численности терминальных крабов необходимо дополнительно увеличивать коэффициент изъятия.

3. Промысел не затрагивает прекративших расти репродуктивно активных широкопалых самцов размером менее промысловой меры, которые не входят в промысловый запас. Тем не менее, так же, как и крупные самцы, они спариваются с самками и вносят весомый вклад в размножение. По данным промышленного лова, проведенного на акватории общей площадью 56,3 тыс. км² в 2002 г., на 200 млн экз. широкопалых самцов размером более 100 мм приходилось 30 млн крабов размером менее 100 мм. Отношение численности последних к общей численности крабов промыслового размера (220 млн экз.), куда, согласно размерному критерию, включались и узкопалые самцы, составляло 13,6 %. Таким образом, изъятие дополнительно 13,6 % крабов из промыслового запаса будет компенсировано участием в репродуктивном процессе терминальных особей размером менее промысловой меры. Однако при хроническом дефиците крупных терминальных самцов существует вероятность увеличения в потомстве доли малоразмерных терминальных самцов («пигмеев»), что в итоге может привести за счет направленного отбора к уничтожению фенотипа крупных самцов, снижению размерного ряда и деградации популяции.

Проведенные расчеты скорости роста популяции и доли маломерных терминальных самцов в уловах на участках промысла следует рассматривать как примеры того, что возможно изъятие и более 10 % от промыслового запаса. Полученная суммарная величина изъятия 33,2 % (сумма 19,6 % и 13,6 %) фактически уже много лет осуществляется в северо-западной Атлантике, и состояние запасов краба опилию при этом остается стабильным. Высокий уровень браконьерства в северной части Охотского моря и стабильное состояние популяции фактически доказывают, что стабильный уровень запаса краба-стригуна обеспечивается именно щадящим 10 % уровнем изъятия. В этом районе, вероятно, можно увеличивать долю изъятия, но переход к повышенному использованию промыслового запаса должен быть постепенным, под постоянным контролем научных организаций. В этом режиме легче осуществить необходимые изменения в количестве и

структуре добывающе-перерабатывающего флота, береговых баз обработки, оценить эффективность борьбы с браконьерством, точнее – с причинами, его порождающими и поддерживающими. Без положительных результатов в ограничении нелегального промысла, о чем можно было бы судить, например, по снижению объемов сдачи краба в иностранные порты, повышению рыночной цены краба, увеличивать существующую в настоящее время 10 % норму изъятия рискованно и бессмысленно.

Вместе с тем максимально устойчивый вылов, на что нацелен поиск оптимального коэффициента изъятия, по утверждению экономистов, слабо отражает полезность рыболовства для общества. Они считают, что «целью промысла является не максимальный вылов, а наибольший доход, поэтому необходимо опираться на стоимость улова» (Hilborn, Walters, 1992, с. 40). Простой экономической целью может быть максимизация чистой прибыли от промысла, особенно стремление увеличить разность между стоимостью улова и затратами. В последние годы с увеличением вылова краба-стригуна в России (в основном за счет браконьерского лова) и других странах-экспортерах цены на него на мировых рынках значительно упали, по сравнению с концом XX и началом XXI в., с \$13–14 до \$7–8 за 1 кг. Это, соответственно, привело к снижению доходов отечественных рыбопромышленных компаний, ухудшило их экономическое положение в последние годы и способствовало стремительному росту цен на судовое топливо. По мнению руководителей магаданских рыбопромышленных компаний, дальнейшее увеличение ОДУ/вылова и связанное с ними падение рыночных цен приведет к нерентабельности промысла и неоправданно высокой степени эксплуатации запасов стригуна.

В этих обстоятельствах увеличению нормы изъятия должно предшествовать вдвое большее упреждающее снижение браконьерского вылова. Затем следует отслеживать перспективы вылова в других странах, вылавливающих крабов-стригунов (Канада, США, Япония), и в годы, когда этими странами снижается вылов, дополнительно увеличивать изъятие краба в России. При условии полного искоренения браконьерства возможно постепенно довести величину доли промыслового изъятия до 20 %, что в 2 раза выше действующей величины. При этом необходимо также распределение промысловой нагрузки по участкам в соответствии с оцененными в их пределах запасами: 30 % от ОДУ для северо-восточного, 40 % – центрального и 30 % – северо-западного участков.

В настоящее время, при высоком уровне неконтролируемого браконьерского вылова, необходимо придерживаться действующего 10 %-го изъятия и вести тщательный мониторинг запасов, чтобы не повторить ситуацию с переломом краба у восточного побережья о. Сахалин и в американской зоне Берингова моря.

Сроки запрета промысла на время линьки краба-стригуна опилию устанавливать в правилах рыболовства нецелесообразно, так как по-настоящему массовой линьки у него нет: крабы после линьки встречаются в уловах в заметном количестве не каждый год, а в годы более интенсивного линькового процесса – практически в течение всего периода промысла (на протяжении шести месяцев с июня по ноябрь) и, что более существенно, на локальных участках. Как правило, перестановка ловушек на 10–20 км в сторону позволяет снизить прилов перелинявших крабов или полностью его исключить.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Краб-стригун *C. opilio* образует на севере Охотского моря одну независимую популяцию, которая непрерывно населяет шельф и прилежащие участки материкового склона. Обособленность зал. Шелихова и данные морфометрического анализа крабов позволяют полагать, что там крабы могут образовывать субпопуляцию, связанную с основной.

Проведенными исследованиями установлено, что в функциональной структуре ареала краба-стригуна *C. opilio* четко выделяются зона обитания молоди, зона нагула терминальных самцов и зона размножения.

Немигрирующая молодь, размером до 45 мм и в большинстве своем физиологически неполовозрелая, обитает в прибрежье на глубинах от 32 до 105 м и на шельфе в диапазоне 120–190 м. Ее основные скопления находятся в пределах крупномасштабной циклонической циркуляции, ветвями которой являются Северо-Охотское течение и Северо-Охотское противотечение. На материковом склоне молодь малочисленна и встречается в основном на юго-восточной периферии района обитания краба-стригуна опилио, в непосредственной близости от зон размножения, так как его личинки разносятся слабыми разнонаправленными потоками вод.

По мере роста и полового созревания крабы смещаются в направлении увеличения глубины, совершая направленные онтогенетические миграции. Часть самцов, рано претерпевших терминальную линьку, образуют на шельфе агрегации в зонах обитания немигрирующей молоди, осуществляя спаривание с впервые созревающими самками. Непрерывающие расти узкопалые самцы мобильными плотными скоплениями продолжают миграции, держась на удалении от зон размножения и крупных концентраций терминальных самцов, выходя к бровке шельфа или на участки материкового склона, где проходила их последняя линька. Верхняя часть материкового склона является широкой сплошной зоной нагула крупных терминальных самцов.

После терминальной линьки онтогенетические миграции прекращаются и крабы в целом ведут достаточно оседлый образ жизни. Средняя и максимальная скорости передвижения стригунов составляли, соответственно, 0,27 и 1,6 км в сутки. В период нагула крабы перемещались хаотически, теряя общую направленность, благодаря чему они широко рассредотачивались по всей площади района. Однако частично направленность перемещений сохранялась, и за полгода – год около половины крабов смещалось в глубоководную зону. После 1–2 лет нагула терминальные самцы, двигаясь разнонаправленно, проявляли тенденцию к смещению обратно вверх по материковому склону и концентрировались в местах скопления самок.

Зоны размножения характеризовались пятнистым распределением и примыкали к зоне нагула самцов в основном в области бровки шельфа (180–230 м). В прибрежье (100–110 м) и на материковом склоне (270–300 м) они занимали значительно меньшие площади, чем у бровки шельфа. Самки образовывали агрегации очень высокой плотности, при которой их уловы иногда достигали 650 экз. на конусовидную ловушку. Наибольшие уловы самцов наблюдались в зонах размножения и на их периферии. Характерной особенностью репродуктивных зон было присутствие терминальных самцов со старым потемнев-

шим экзоскелетом в 3-2-й и 4-й стадиях состояния панциря, составлявших до 20–40 % от уловов самцов, и высокая доля травмированных особей (до 80 %).

По нашим данным, физиологическая половозрелость у всех самцов наступала при размере 44 мм по ширине карапакса, что определялось по изменению аллометрии клешни узкопалых крабов. Функциональная зрелость, четко устанавливаемая морфометрически, была слабо связана с размерами самцов и проявлялась в широком диапазоне – от 41 до 166 мм. Вместе с тем максимальный размер незрелых особей достигал 131 мм. Самки становились половозрелыми при размерах от 44 до 98 мм. Установлено, что 50 %-я функциональная зрелость у самцов наступала при размере 86 мм, у самок – при 57 мм.

Терминальная линька самцов в популяции происходит с конца апреля до конца октября, причем существуют значительные смещения сроков линьки для различных акваторий и диапазонов глубин. Процесс отвердения панциря занимает около 6–7 месяцев. В «теплые» в гидрологическом отношении годы линька начиналась раньше и сроки ее охватывали более длительный период, чем в «холодные». В «аномально теплые» годы средняя доля перелинявших самцов в июне – июле была в 2–3 раза выше, чем в «теплые» и «холодные». Продолжительность жизни самцов после терминальной линьки составляет около 4 лет. Личинный цикл узкопалых крабов размером 80–130 мм ограничивается двумя годами.

Терминальная линька самок и первая откладка икры происходят в августе. За жизненный цикл самки дают нормально развитое потомство до трех раз. Выклев личинок и повторная откладка икры происходят с апреля по июль с максимумом в мае. Первый репродуктивный цикл составляет 1,5, последующие – 2 года. Продолжительность репродуктивного периода может достигать 6 лет. Абсолютная реализованная плодовитость варьировала от 5,8 до 132,7 тыс. икринок. Средняя популяционная плодовитость с запада на восток увеличивалась почти вдвое – с 29,2 до 56,5 тыс. икринок. Плодовитость самок, откладывавших икру в первый раз, в среднем была на 14,8 % ниже, чем плодовитость вторично участвовавших в размножении самок. Икры в третьей кладке было меньше на 8,0 %, чем во второй.

В репродуктивном цикле крабы-стригуны проявляют черты r-стратегии, хотя по большинству характеристик (крупные размеры тела, продолжительный жизненный цикл, устойчивость к воздействию внешних факторов) это – типичный K-стратег. С другой стороны, высокие величины плодовитости и очень малый размер/масса яиц позволяют отнести краба-стригуна в середину или даже в начало r-K континуума.

Наиболее существенные морфологические различия отмечены для самцов из зал. Шелихова, центральной части североохотоморья (включая Притайский район), северо-западной части моря и района Восточного Сахалина, специфические условия обитания в которых обусловили определенную морфологическую изменчивость. При этом в более суровых по термическим характеристикам районах происходило укорочение длины карапакса и удлинение конечностей, а в более мягких условиях обитания отмечались противоположные процессы.

Официальный вылов краба-стригуна постепенно увеличивался с 0,6 тыс. т в 1988 г. до 12,3 тыс. т в 2007 г. В последние годы (2003–2007) значительная

часть краба добывалась нелегально. Объем неучтенного вылова приблизился к официальному, при этом фактический вылов стал превышать ОДУ на 50 %. Наибольший пресс промысла испытывают запасы краба на северо-восточном участке, в меньшей степени – на центральном и северо-западном. Однако в настоящее время каких-либо негативных тенденций в состоянии популяции краба-стригуна в ходе промысла не отмечено. На динамику плотности поселений краба опилио большее влияние оказывают природные факторы, чем антропогенные. Причинами более заметных колебаний размерных параметров крабов в уловах являлись раннее достижение функциональной половой зрелости и увеличение доли узкопалых самцов в годы их интенсивного пополнения. Воздействие промысла на травмированность краба-стригуна невелико и оценивается в пределах 1 %.

При условии результативной борьбы с браконьерством, сохранении промысловой меры на уровне 100 мм, биологически обоснованной в данной работе, соблюдения норм вылова по участкам в целях обеспечения равномерной промысловой нагрузки, можно постепенно довести величину изъятия с 10 до 20 % от промыслового запаса. Однако резкое увеличение ОДУ стригуна в настоящее время не позволит получить желаемый экономический эффект и приведет к неоправданно высокой степени эксплуатации его запасов. При высоком уровне неконтролируемого браконьерского вылова краба-стригуна опилио необходимо придерживаться действующей доли изъятия 10 % и вести тщательный мониторинг запасов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Прежде всего хочу поблагодарить сотрудников ФГУП «МагаданНИРО», ФГУП «ВНИРО», ФГУП «ТИНРО-Центра», ФГУП «СахНИРО», ХфТИНРО-Центра и ФГБУ «Охотскрыбвод», принимавших участие в сборе материала в рейсах на научно-исследовательских и промысловых судах в 1992–2007 гг., за их добросовестный труд в нелегких, многомесячных, морских условиях. Понимая, насколько важен вклад каждого из них в достижении полученных результатов данного исследования, я собрал вместе имена всех 95 участников и по каждому рейсу представил краткую информацию (см. Приложение 1, табл. 1 главы 1). Неоценимую помощь в сборе материала оказали А.В. Фомин, Е.Я. Елкин, И.Е. Хованский, В.П. Овсянников, Н.Н. Афанасьев, Ю.К. Бенко, Б.Г. Иванов, М.Г. Карпинский, В.В. Крылов, В.И. Соколов, О.А. Ровнина, А.В. Горничных, К.В. Бандурин, Н.К. Реброва, В.А. Надточий, Е.Д. Еронова, К.Г. Галимзянов, И.П. Смирнов, С.В. Петров, А.И. Михайлов, Ю.Б. Зайцева, А.М. Посвятовская, В.Г. Мясников, Е.Н. Кузнецова, И.С. Голованов, С.В. Горянина, В.Л. Костарев, Я.Г. Радченко, А.О. Егоров, А.А. Смирнов, А.И. Пискунов, А.Г. Марынчак, Н.И. Воронкова, В.Д. Жарникова, Ю.А. Бухтияров, А.Г. Васильев, Е.А. Метелев, С.В. Клинушкин, В.И. Рой, А.С. Лачугин, Е.В. Разливалов, А.И. Мордовин, В.И. Островский, А.Ю. Рогатных, А.В. Голенкевич, Н.Л. Мандельштам, Б.П. Сафроненков, В.С. Стрельникова, М.В. Бондаренко, А.К. Грузевич, А.И. Котюх, В.Е. Полонский, В.Б. Тюрнин, А.В. Спехальский, Е.В. Павлючков, В.Г. Григоров, Е.А. Ноздрачев, Н.С. Ванюкова, А.П. Родионова, А.В. Вакатов, А.П. Таболин, П.Б. Шапиро, А.М. Еньков, А.М. Мушаев, Н.С. Пробатов. К сожалению, мы несем невосполнимые потери и с нами уже нет Б.Г. Иванова, Н.Н. Афанасьева, В.В. Крылова, Ю.К. Бенко, В.Л. Костарева, А.О. Егорова, Е.В. Разливалова, Н.Л. Мандельштама, А.Ю. Ахламова.

Считаю своим долгом поблагодарить администрации и экипажи промысловых судов (России, Японии и США) за помощь при проведении исследований, внимательное отношение и понимание. Особенно хочу отметить ООО «Дальрыбфлот» и ООО «Магаданская база промысловых судов» (В.Ю. Тихачева, г. Магадан), СП «Маг-Си» и «Тихоокеанская рыбопромышленная компания» (М.Н. Котов, г. Магадан), ООО «Пилигрим» (М.И. Баранников, г. Южно-Сахалинск). Слова благодарности выражаю капитанам КС «Вестерн Энтерпрайс» – В.М. Шуста и Майклу Пэрри (США), КС «Атка Энтерпрайс» – Алу Эдгару (США) и В.И. Казачкову, КС «Нортерн Энтерпрайс» – А.А. Небогатову, СРТМ «Пивань» – А.И. Консееву, СРТМ-К «Байкал» – О.Д. Олейникову, СТР «Важгорск» – Н.А. Коломенскому и М.К. Розя, СРТМ-К «Сантана» – М.Ш. Эндреву и А.В. Нецветайлову, начальникам промыслового лова на японских судах «Дайничи Мару-31» – господину Танаке (Tanaka), «Синко Мару-11» – господину Хироси Есиде (Hiroshi Yoshida). Технологию СРТМ «Ниасса» С.В. Горбунову я благодарен за сбор очень ценного объемного материала о поимках меченых крабов.

Я с особой теплотой буду помнить к.б.н. В.В. Крылова (ФГУП «ВНИРО»), без программы которого («*Teutis*») собранный объемный материал не удалось бы обработать и глубоко проанализировать. Большое спасибо авторам программы «*El Mara*» Я.Г. Радченко и А.Г. Васильеву (ФГУП «МагаданНИРО»).

А.К. Грузевич (ФГУП «ВНИРО») оказал существенную помощь в освоении программы *Surfer 8*. Макросы для «Microsoft Excel», написанные к.б.н. С.Д. Букиным (ФГУП «СахНИРО»), значительно упростили статистическую обработку данных.

Занесение первичных материалов в компьютерную базу данных программы «*Teutis*» и обработку проб на плодовитость выполняли сотрудники лаборатории промысловых беспозвоночных ФГУП «МагаданНИРО» Н.К. Реброва, Н.И. Воронкова, А.М. Посвятовская, Н.А. Киселева, А.Г. Васильев, Е.А. Метелев, А.М. Еньков, В.Г. Григоров, С.В. Клинушкин, которым автор очень признателен за их кропотливый добросовестный труд.

Я благодарен к.б.н. Б.Г. Иванову, к.б.н. В.И. Соколову (ФГУП «ВНИРО»), проф. Секигучи (Dr./prf. Hideo Sekiguchi, Mie University, Japan) – за предоставление редких и труднодоступных публикаций, сотрудникам ФГУП «МагаданНИРО» С.А. Шершенковой, к.б.н. А.А. Смирнову, к.б.н. Р.Р. Юсупову – за ряд ценных замечаний по рукописи, к.б.н. С.Л. Марченко и Р.Р. Юсупову – за помощь в обработке материала в программе «*Statistica*», С.И. Бавыкину (ФГБУ «Охотскрыбвод») – за перевод некоторых публикаций с японского языка, а сотрудникам ФГУП – к.б.н. В.Н. Кобликову и к.б.н. А.Г. Слизкину (ФГУП «ТИНРО-Центр»), к.б.н. Е.Р. Первеевой (ФГУП «СахНИРО»), д.б.н. И.Е. Хованскому и к.б.н. В.И. Островскому (ХфТИНРО-Центра) – за любезно предоставленную информацию по траловым съемкам.

Выражаю искреннюю признательность директору ФГУП «МагаданНИРО», к.б.н. В.И. Михайлову (2003–2010 гг.) и заведующему лабораторией промысловых беспозвоночных А.В. Горничных (2003–2008 гг.) за всестороннее содействие в организации и проведении необходимых исследований.

Благодарю к.б.н. Е.Р. Первееву и к.б.н. А.К. Клитина (ФГУП «СахНИРО»), к.б.н. М.В. Переладова (ФГУП «ВНИРО»), д.б.н. Р.Н. Буруковского и к.б.н. С.А. Судник (Калининградский ГТУ), д.б.н. В.В. Мурина (ИБЮМ), д.б.н. И.А. Жиркова (МГУ), к.б.н. В.В. Волобуева (ФГУП «МагаданНИРО») за ценные замечания по тексту при подготовке данной публикации.

Я глубоко признателен к.б.н. Н.Н. Афанасьеву, ушедшему от нас слишком рано, заведовавшему лабораторией промысловых беспозвоночных МоТИНРО в 1992–1997 гг., под руководством которого впервые были начаты планомерные исследования промысловых беспозвоночных в северной части Охотского моря. Он первоначально определил тему моего исследования, курировал ход выполнения работ в первые годы, давал ценные советы, совершенствовал мои первые навыки при подготовке научных публикаций, а затем в должности директора института организовывал широкомасштабные морские экспедиционные исследования, обеспечив условия для сбора большого и качественного массива данных.

Я благодарен моему первому научному руководителю в ФГУП «ВНИРО», ныне покойному, к.б.н. Б.Г. Иванову, который вооружил меня новой передовой методикой исследований, способствовал развитию моих исследовательских способностей. В процессе подготовки рукописи всемерную помощь оказывал д.б.н. М.Г. Карпинский. Без его ценных указаний и советов при обобщении объемного и разнородного материала данная работа была бы поистине невозможна. Я благодарен ему за высокую требовательность ко мне, критичный подход, внимательное прочтение и ценные замечания по тексту рукописи.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Объем материала по крабу-стригуну опилию, собранный за период выполнения биолого-промыслового мониторинга и промышленного лова в северной части Охотского моря в 1992–2007 гг.

Судно	Год	Сроки работ	Район работ	Кол-во учетов общего улова	Кол-во биоанализов	Кол-во экз.	Сборщики
1	2	3	4	5	6	7	8
Суда ПО «Магадан-рыбпром», ПБ «Хокко Мару 177», «Синрю Мару 3»	1992	06.08–29.10	55°51'–56°38', 146°01'–148°56'	44	47	2 030	Афанасьев Н.Н., Карпинский М.Г., Михайлов А.И.
Суда ПО «ХКРКС», ПБ «Нодзима Мару»	1992	01.07–11.10	56°08'–57°40', 142°07'–145°14'	265	235	9 826	Овсянников В.П., Карасёв А.Н., Зайцева Ю.Б., Мясников В.Г.
РПШ «Акебоно Мару 3»	1993	28.07–03.12	55°35'–56°45', 146°01'–150°11'	613	128	13 048	Карпинский М.Г., Бенко Ю.К.
РПШ «Дайничи Мару 31»	1993	07.07–09.09	56°11'–56°51', 143°03'–144°03'	25	25	2 374	Карасёв А.Н., Куликов В.Н.
КС «Американский чемпион»	1993	17.10–17.11	56°09'–58°44', 143°00'–155°17'	272	25	1 115	Карасёв А.Н., Реброва Н.К.
Суда ПО «Магадан-рыбпром», ПБ «Хокко Мару 177»	1993	27.07–23.10	55°47'–56°39', 146°03'–149°12'	60	49	1 970	Голованов И.С., Костарев Н.В.
СРТМ «Пивань»	1994	30.06–09.08	58°12'–58°55', 152°18'–155°08'	25	21	700	Карасёв А.Н.
РПШ «Дайничи Мару 31»	1994	15.08–17.11	55°30'–56°45', 146°12'–147°52'	92	33	3 968	Карасёв А.Н., Костарев В.Л.
РПШ «Акебоно Мару 3»	1994	19.10–12.12	55°55'–56°31', 148°51'–149°44'	191	–	–	Радченко Я.Г., Прокопьев Н.М.
РПШ «Дайто Мару 78»	1994	26.08–07.12	55°57'–56°35', 148°08'–149°27'	–	14	1 517	Карпинский М.Г.
РПШ «Коре Мару 8»	1995	24.05–28.11	55°48'–56°45', 147°40'–150°27'	–	153	20 339	Крылов В.В.
РПШ «Дзюкю Мару 17»	1995	04.06–26.10	55°35'–56°58', 146°52'–149°19'	91	88	9 861	Елкин Е.Я.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

1	2	3	4	5	6	7	8
РПШ «Синко Мару 11»	1995	14.06–25.10	55°48′–56°43′, 146°23′–150°15′	533	116	13 971	Карасёв А.Н.
РПШ «Арка 33»	1995	04.07–08.09	56°21′–56°50′, 146°31′–148°23′	259	42	4 434	Егоров А.О.
РПШ «Росскор»	1995	27.07–14.12	55°58′–57°33′, 143°41′–149°55′	79	79	8 181	Пискунов А.И., Марынчак А.Г.
КС «Атка Энтерпрайс»	1995	16.04–28.05	57°16′–58°09′, 149°42′–154°21′	229	25	5 351	Афанасьев Н.Н., Горничных А.В.
КС «Атка Энтерпрайс»	1995	03.11–08.12	57°16′–57°57′, 149°57′–153°32′	145	14	2 241	Афанасьев Н.Н., Морозов Л.И.
СРТМ-К «Байкал»	1995	30.06–31.10	57°18′–58°02′, 150°03′–153°31′	75	77	11 165	Иванов Б.Г., Воронкова Н.И.
СРТМ «Ниасса»	1995	04.06–06.10	55°42′–57°45′, 147°15′–151°03′	–	91	10 018	Жарникова В.Д., Туровник А.В.
СРТМ «Пивань»	1995	23.07–28.09	57°34′–58°10′, 150°53′–153°31′	19	19	2 376	Бухтияров Ю.А.
Суда ПО «Магаданрыбпром», ПБ «Волномер», «Новодруцк»	1995	10.09–31.10	55°48′–56°36′, 146°30′–148°31′	10	19	1 459	Лачугин А.С.
СТР «Заозерное»	1995	08.07–01.09	56°07′–56°25′, 148°33′–149°31′	228	39	4 720	Разливалов Е.В.
СТР «19 съезд ВЛКСМ»	1996	21.09–10.11	55°24′–55°53′, 146°47′–149°05′	–	8	503	Мордовин А.И.
СРТМ-К «Александр Шалин»	1996	27.04–11.06	56°14′–57°51′, 148°11′–152°10′	–	16	1 152	Михайлов В.И.
СРТМ-К «Амарамба»	1996	02.06–09.09	57°36′–58°00′, 150°19′–152°06′	59	59	6 954	Тюрнин В.Б.
КС «Атка Энтерпрайс»	1996	30.07–04.12	55°16′–57°41′, 141°56′–150°31′	417	57	8 157	Карпинский М.Г., Реброва Н.К.
СТР «Ауда»	1996	03.07–28.12	55°37′–57°47′, 148°06′–150°31′	–	15	1 512	Жарникова В.Д.
СРТМ-К «Байкал»	1996	01.05–29.11	57°26′–58°01′, 150°04′–153°44′	102	102	13 588	Бухтияров Ю.А., Белоусов Л.А.
СРТМ «Гайворон»	1996	02.09–02.10	56°01′–57°04′, 143°00′–145°59′	–	25	2 556	Афонин С.Ф.
СРТМ-К «Анатолий Лавров»	1996	22.06–30.08	57°39′–58°00′, 150°15′–151°27′	–	62	7 409	Михайлов С.В.
СТР «Марина Ич»	1996	29.05–30.06	55°42′–56°03′, 148°12′–149°13′	–	24	2 921	Белоусов Л.А.
СТР «Меркурий»	1996	28.05–04.07	55°51′–58°18′, 148°07′–154°54′	–	15	1 955	Рогатных А.Ю.
Суда ПО «Магаданрыбпром»	1996	13.06–21.08	56°32′–57°57′, 144°04′–151°30′	–	64	6 634	Воронкова Н.И., Ковалев В.М.
РС «Омолон»	1996	31.05–19.08	56°31′–58°00′, 144°10′–151°46′	–	27	2 668	Ноздрачев Е.А.
СРТМ «Пивань»	1996	11.09–04.11	57°27′–58°07′, 149°57′–153°30′	–	30	3 592	Бухтияров Ю.А.
СТР «Труд»	1996	29.07–26.11	56°04′–57°58′, 142°10′–153°09′	–	75	7 825	Смирнов А.А.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

1	2	3	4	5	6	7	8
СТР «Седово»	1996	12.09–07.12	56°20'–56°46', 142°23'–142°55'	–	54	6 512	Брадеску А.М.
СРТМ-К «Залив Ольги»	1996	03.08–28.08	56°43'–57°11', 143°34'–145°11'	–	25	4 049	Плехов С.А.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	1996	25.05–09.08	56°01'–57°51', 146°03'–152°07'	612	83	11 794	Карасёв А.Н., Крылов В.В., Воронкова Н.И.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	1996	13.08–11.09	56°12'–56°54', 145°28'–148°01'	278	23	4 499	Крылов В.В., Голованов И.С.
СРТМ-К «Залив Петра»	1996	27.07–24.09	56°11'–57°38', 143°03'–145°11'	–	45	4 520	Сырников А.В.
СРТМ-К «Амарамба»	1997	24.07–15.08	57°04'–57°51', 148°47'–150°48'	15	15	2 503	Фомин А.В.
КС «Атка Энтер-прайс»	1997	23.04–03.07	56°07'–58°45', 145°55'–153°38'	274	50	7 197	Афанасьев Н.Н., Бандурин К.В.
КС «Атка Энтер-прайс»	1997	08.07–17.09	55°12'–58°35', 145°11'–154°48'	91	46	3 231	Белуосов Л.А., Ковалев В.М.
КС «Атка Энтер-прайс»	1997	06.10–10.12	58°44'–59°59', 155°49'–158°05'	69	55	3 033	Соколов В.И., Туровник А.В.
СТР «Ауда»	1997	16.06–25.07	56°04'–57°53', 148°36'–150°30'	–	27	3 333	Петров В.И.
СРТМ-К «Байкал»	1997	25.07–23.09	57°16'–57°55', 148°42'–152°13'	–	48	8 544	Бандурин К.В.
СРТМ-К «Байкал»	1997	31.10–03.11	57°38'–57°43', 151°52'–152°06'	3	3	379	Голенкевич А.В.
СТР «Крюково»	1997	06.06–22.08	56°22'–57°24', 142°04'–144°50'	69	69	9 007	Афонин С.Ф.
СРТМ-К «Анатолий Лавров»	1997	10.07–17.08	57°32'–58°08', 150°58'–153°30'	146	67	7 054	Ровнина О.А.
КС «Нортгерн Энтерпрайс»	1997	06.08–24.12	55°17'–60°00', 138°13'–156°30'	46	46	3 304	Крылов В.В., Голенкевич А.В.
РШ «Росскор»	1997	20.08–26.10	56°03'–57°52', 149°43'–152°30'	59	59	6 471	Марынчак А.Г.
СРТМ «Рыбное»	1997	03.08–02.09	57°02'–58°05', 148°36'–150°59'	28	39	4 641	Мандельштам Н.Л.
СРТМ «Рыбное»	1997	19.09–08.10	57°09'–57°41', 149°19'–150°57'	22	22	2 403	Ровнина О.А.
СТР «Седово»	1997	05.06–24.09	56°01'–57°31', 142°03'–144°32'	–	93	13 332	Воронкова Н.И.
РШ «Терней-1»	1997	06.07–05.10	55°58'–56°29', 148°21'–149°33'	–	41	4 972	Сырников А.В.
СТР «Труд»	1997	20.07–06.09	56°08'–57°23', 142°13'–145°01'	35	35	4 020	Чупышева Н.Г.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	1997	17.05–21.07	56°08'–56°51', 148°02'–149°26'	305	45	8 088	Реброва Н.К.
СРТМ-К «Амарамба»	1998	17.10–26.11	57°27'–57°56', 151°53'–153°23'	36	36	3 864	Кузнецова Е.Н.
КС «Атка Энтер-прайс»	1998	26.04–08.09	55°10'–56°59', 144°58'–149°48'	87	87	6 908	Хованский И.Е., Фомин А.В.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

1	2	3	4	5	6	7	8
КС «Атка Энгтерпрайс»	1998	15.10–06.12	55°55'–58°34', 147°42'–154°19'	34	34	3 429	Карпинский М.Г., Реброва Н.К.
СРТМ-К «Байкал»	1998	22.07–05.10	55°57'–58°02', 137°56'–153°25'	35	38	3 690	Васильев А.Г.
СТР «Крюково»	1998	03.12–15.12	55°54'–56°47', 147°08'–147°30'	56	11	1 134	Бухтияров Ю.А.
СРТМ «Нагорск» (трубачелов. судно)	1998	29.08–28.11	58°05'–58°17', 151°56'–152°38'	–	16	47	Крылов В.В.
КС «Норгерн Энгтерпрайс»	1998	11.06–14.09	55°30'–58°44', 146°10'–153°30'	109	92	8 991	Карасёв А.Н.
СРТМ «Остров Попова»	1998	07.09–30.09	56°50'–57°00', 148°25'–148°33'	–	4	206	Пробагов Н.С.
СРТМ-К «Тимашевск»	1998	16.10–21.10	57°30'–57°38', 149°44'–150°01'	4	4	439	Ахламов А.Ю.
КС «Вестерн Энгтерпрайс»	1998	23.06–26.07	55°35'–56°23', 148°38'–150°01'	20	20	1 545	Фомин А.В.
КС «Вестерн Энгтерпрайс»	1998	04.08–01.10	55°38'–57°11', 148°45'–151°01'	36	37	2 905	Бандурин К.В.
СТР «Важгорск»	1998	13.09–28.11	57°30'–58°03', 151°26'–153°29'	35	35	3 956	Афонин С.Ф.
КС «Атка Энгтерпрайс»	1999	20.07–26.08	55°58'–57°48', 147°09'–152°20'	20	20	2 812	Реброва Н.К., Елкин Е.Я.
СТР «Важгорск»	1999	15.08–25.09	57°34'–58°05', 151°24'–153°21'	34	13	1 399	Карасёв А.Н.
СРТМ-К «Байкал»	1999	22.08–02.09	57°30'–57°58', 151°26'–152°02'	15	4	500	Карасёв А.Н.
СРТМ-К «Байкал»	1999	19.11–25.11	57°37'–58°01', 152°28'–153°14'	7	7	736	Карпинский М.Г.
СРТМ «Елань»	1999	25.11–02.12	57°50'–57°52', 152°07'–152°24'	2	2	126	Сырников А.В.
СТР «Кратерный»	1999	09.06–02.07	55°50'–56°22', 146°41'–149°17'	6	11	751	Фомин А.В.
КС «Лаки Стар»	1999	16.11–23.12	56°44'–57°02', 147°17'–149°00'	–	33	2 990	Стрельникова В.М.
КС «Норгерн Энгтерпрайс»	1999	07.10–20.11	58°22'–58°57', 153°10'–156°06'	22	21	270	Карасёв А.Н.
КС «Норгерн Энгтерпрайс»	1999	23.11–26.12	58°26'–58°44', 152°58'–156°13'	6	6	21	Грузевич А.К.
СРТМ «Пивань»	1999	21.11–08.12	55°40'–56°29', 149°48'–150°59'	11	11	1 157	Жарникова В.Д.
СРТМ-К «Тимашевск»	1999	30.06–11.07	57°40'–57°58', 151°40'–152°56'	9	9	1 128	Бандурин К.В.
СТР «Труд»	1999	10.12–31.12	55°45'–56°43', 147°26'–149°59'	19	19	1 887	Карпинский М.Г.
КС «Вестерн Энгтерпрайс»	1999	22.09–22.12	55°53'–57°51', 148°03'–151°06'	58	58	6 360	Рой В.И.
КС «Атка Энгтерпрайс»	2000	14.11–30.12	55°42'–57°48', 147°16'–150°59'	–	20	2 020	Сафроненков Б.П.
КС «Норгерн Энгтерпрайс»	2000	21.10–04.11	58°39'–59°48', 155°38'–156°41'	–	5	81	Елохин И.В.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

1	2	3	4	5	6	7	8
СРТМ-К «Александр Шалин» (трубачеловное судно)	2000	02.09– 13.09	58°09'–58°32', 151°42'–153°40'	–	5	132	Горничных А.В.
СТР «Торный»	2000	07.08– 07.09	55°49'–57°55', 148°17'–151°12'	18	18	1 964	Васильев А.Г.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2000	19.09– 17.11	57°13'–57°43', 149°29'–151°01'	22	22	2 602	Реброва Н.К.
СРТМ-К «Вилига»	2000	01.08– 04.09	57°13'–57°46', 148°52'–151°23'	39	39	5 100	Павлов А.В.
СРТМ-К «Амарамба»	2001	09.07– 26.11	57°46'–58°13', 150°59'–154°30'	–	10	1 022	Ноздрачев Е.А.
КС «Атка Энтерпрайс»	2001	03.06– 30.07	55°50'–57°39', 147°30'–151°05'	26	26	2 894	Реброва Н.К.
КС «Атка Энтерпрайс»	2001	06.09– 21.10	55°44'–57°16', 144°36'–150°09'	32	31	3 633	Акиничева Е.Г.
СРТМ-К «Байкал»	2001	11.07– 28.07	57°19'–57°55', 151°33'–153°00'	19	19	2 290	Посвятовская А.М.
РТМ «Дальокеан-1»	2001	25.05– 17.06	55°17'–55°49', 146°40'–150°50'	–	11	410	Войло В.И.
СРТМ «Елань»	2001	20.07– 05.08	57°32'–57°58', 149°49'–152°58'	9	9	1 214	Ровнина О.А.
СРТМ «Елань»	2001	25.08– 21.09	57°27'–57°46', 151°33'–152°28'	14	15	1 538	Ноздрачев Е.А.
КС «Нортерн Энтерпрайс»	2001	09.07– 20.08	56°03'–58°11', 145°58'–154°22'	96	40	4 013	Горянина С.В.
НПС «Поиск»	2001	25.09– 31.10	58°31'–58°50', 152°57'–153°44'	–	27	299	Крылов В.В.
СРТМ-К «Александр Шалин» (трубачеловное судно)	2001	28.06– 19.09	57°46'–58°13', 150°59'–154°30'	–	29	246	Крылов В.В.
СРТМ-К «Залив Ольги»	2001	25.08– 11.11	57°07'–57°46', 150°00'–152°13'	39	39	4 163	Карпинский М.Г.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2001	22.06– 17.07	57°15'–58°34', 149°45'–153°46'	18	18	1 173	Бондаренко М.В.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2001	05.09– 21.10	55°42'–57°22', 148°08'–150°11'	30	30	3 347	Пастухов П.Г.
СТР «Важгорск»	2001	13.08– 01.09	57°17'–58°07', 151°31'–153°29'	20	20	2 965	Посвятовская А.М.
СРТМ-К «Амарамба»	2002	06.10– 13.12	57°21'–57°51', 152°36'–153°08'	33	33	3 681	Васильев А.Г.
КС «Атка Энтерпрайс»	2002	10.12– 26.12	56°23'–56°58', 148°44'–150°05'	10	10	1 102	Смирнов А.А.
СРТМ-К «Байкал»	2002	19.09– 05.12	57°23'–58°41', 152°38'–154°09'	63	52	2 201	Горянина С.В., Жарникова В.Д.
СРТМ «Елань»	2002	09.09– 23.10	57°30'–57°53', 151°44'–153°01'	9	25	2 734	Петров М.В.
СРТМ «Елань»	2002	01.11– 18.12	57°27'–57°45', 151°50'–152°12'	46	24	2 871	Котюх А.И.

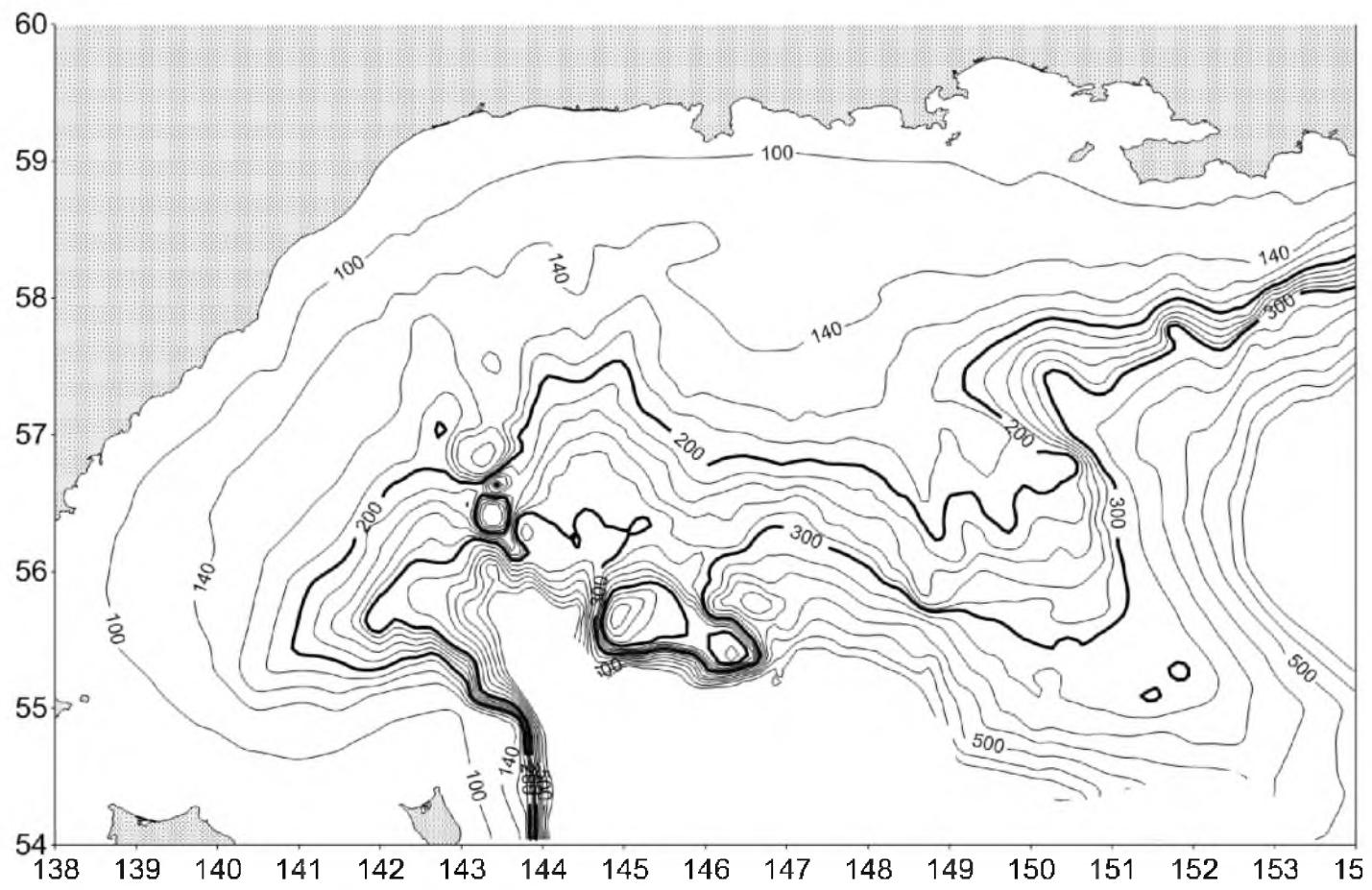
ПРИЛОЖЕНИЕ 1

1	2	3	4	5	6	7	8
СРТМ-К «Анатолий Лавров»	2002	11.10–25.12	57°13'–57°39', 151°01'–153°25'	202	59	6 648	Полонский В.Е.
СРТМ «Пивань»	2002	27.09–28.11	57°27'–57°45', 151°46'–152°43'	35	35	3 759	Тюрнин В.Б.
НПС «Поиск»	2002	28.09–06.11	58°21'–58°44', 152°57'–153°24'	18	18	265	Востриков А.А.
СРТМ-К «Тимашевск»	2002	08.11–31.12	57°20'–57°40', 151°27'–153°02'	40	40	4 457	Рапеевский А.А.
СРТМ-К «Залив Ольги»	2002	15.08–31.08	56°15'–57°43', 142°29'–151°03'	8	14	1 647	Петров М.В.
СРТМ-К «Залив Ольги»	2002	08.11–31.12	57°01'–57°45', 151°12'–153°10'	–	36	3 942	Витвер А.А.
КС «Атка Энтерпрайс»	2002	27.07–14.12	55°17'–56°45', 147°44'–152°08'	359	120	13 100	Спехальский А.В.
КС «Атка Энтерпрайс»	2002	15.12–31.12	56°26'–57°01', 147°57'–149°15'	7	7	668	Мордовин А.И.
СТР «Важгорск»	2002	25.05–29.07	56°23'–58°11', 142°27'–153°30'	50	51	6 592	Павлочков Е.В.
СТР «Важгорск»	2002	30.07–27.10	56°15'–58°08', 142°35'–153°30'	170	48	5 319	Карасёв А.Н.
СТР «Важгорск»	2002	31.10–02.12	57°23'–58°02', 152°14'–153°29'	8	9	957	Пискунов А.И.
СРТМ-К «Вилига»	2002	05.11–20.12	55°54'–56°44', 152°14'–153°29'	28	28	2 899	Ноздрачев Е.А.
КС «Атка Энтерпрайс»	2003	10.10–29.12	55°45'–57°52', 144°14'–153°30'	18	18	1 969	Реброва Н.К.
РТМ «Далькокеан-2»	2003	04.09–28.12	55°45'–58°10', 145°44'–154°20'	28	29	2 982	Михайлов А.И., Волобуев М.В., Посвятовская А.М.
СТР «Владимир Сафонов»	2003	14.10–07.12	55°37'–56°45', 141°24'–146°20'	146	146	6 443	Островский В.И., Петров С.В.
СРТМ-К «Александр Шалин» (трубачеловное судно)	2003	29.05–17.09	57°38'–60°49', 146°45'–159°28'	–	37	372	Горничных А.В.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2003	02.12–30.12	55°41'–59°29', 143°33'–156°51'	41	17	1 075	Карасёв А.Н.
РПШ «Вектор»	2003	09.08–17.09	55°23'–56°57', 149°07'–151°06'	10	10	967	Смирнов А.А.
СРТМ-К «Водолаз»	2003	10.11–24.11	57°05'–57°40', 149°10'–150°31'	7	7	817	Петров М.В.
РТМ «Далькокеан-1»	2004	05.06–12.08	56°08'–57°59', 149°08'–152°49'	36	36	4 303	Васильев А.Г.
РТМ «Далькокеан-1»	2004	03.10–08.12	55°12'–57°55', 147°25'–154°03'	199	48	4 611	Ванюкова Н.С.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2004	06.09–25.10	55°25'–56°30', 147°49'–151°06'	247	63	9 079	Метелев Е.А.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2004	27.10–26.12	55°19'–58°52', 149°02'–156°32'	203	43	3 372	Карасёв А.Н.
РТМ «Далькокеан-1»	2005	13.09–25.10	56°14'–56°43', 150°27'–151°24'	22	18	518	Родионова А.П.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

1	2	3	4	5	6	7	8
РТМ «Дальокеан-2»	2005	08.10–27.12	54°57'–56°00', 151°13'–152°10'	20	20	127	Ванюкова Н.С., Карпинский М.Г.
СРТМ-К «Хасан»	2005	30.05–23.11	57°27'–58°28', 149°31'–154°07'	412	112	13 264	Михайлов А.И.
СРТМ-К «Анатолий Лавров»	2005	03.11–27.12	57°19'–57°50', 149°37'–151°50'	180	36	3 778	Вакатов А.В.
СРТМ «Перевальск»	2005	06.10–29.12	57°18'–57°45', 149°38'–152°36'	161	24	2 537	Таболин А.П.
СРТМ-К «Сантана»	2005	03.10–30.12	55°53'–57°16', 148°20'–150°28'	327	32	3 284	Карасёв А.Н.
СРТМ-К «Александр Шалин» (трубачеловное судно)	2005	05.05–26.07	58°00'–60°29', 152°07'–159°21'	–	54	1 978	Метелев Е.А.
СРТМ-К «Залив Ольги»	2005	12.11–27.12	57°22'–57°42', 150°12'–151°53'	98	19	2 014	Тюрнин В.Б.
СРТМ-К «Вилига»	2005	18.05–29.06	57°16'–57°57', 150°06'–153°05'	202	39	4 314	Жарникова В.Д.
СРТМ-К «Афелий»	2006	03.06–05.06	55°45'–55°50', 150°16'–150°23'	7	3	232	Клинушкин С.В.
СРТМ-К «Капитан Асауленко»	2006	04.05–25.10	56°02'–57°58', 149°12'–153°05'	313	64	7 082	Шапиро П.Б.
СТР «Авачинский»	2006	07.06–09.10	57°45'–58°20', 153°04'–153°30'	148	28	2 846	Таболин А.П.
КРПС «Капитан Басов»	2006	09.10–11.10	57°11'–57°20', 155°25'–155°26'	2	2	202	Еньков А.М.
РШ «Профессор Фролов»	2006	09.11–09.12	57°40'–58°02', 153°25'–153°30'	4	4	412	Бережной К.Ю.
СРТМ-К «Сантана»	2006	01.05–19.09	55°42'–56°36', 148°38'–150°59'	326	79	8 509	Мушаев А.М.
КРПС «Тигиль»	2006	05.12–22.12	57°50'–57°54', 153°22'–153°29'	4	4	423	Зенюков З.З.
РШ «Доброволец»	2006	01.10–16.10	57°46'–58°18', 153°20'–153°30'	8	8	573	Вакатов А.В.
СРТМ-К «Сантана»	2007	26.04–09.09	55°42'–56°36', 148°38'–150°59'	686	64	6 792	Карасёв А.Н.
СТР «Сарань»	2007	23.06–23.08	56°06'–58°05', 149°54'–152°47'	191	49	5 227	Витвер А.А.
СТР «Шипунский»	2007	17.04–17.06	55°49'–56°30', 149°39'–150°56'	12	12	1 243	Мушаев А.М.
СТР «Стрежевой»	2007	21.04–22.07	56°07'–57°05', 142°18'–145°39'	329	71	7 810	Григоров В.Г.
РШ «Доброволец»	2007	07.07–25.07	57°32'–58°05', 149°21'–152°54'	66	11	1 196	Таболин А.П.
ВСЕГО: 153 рейса				12 467	5 785	592 526	

Примечание. Серым цветом отмечены рейсы с участием автора.



Батиметрическая карта северной части Охотского моря, построенная по многочисленным многолетним данным ловушечного и тралового лова

Параметрическая характеристика индексов (%) морфологических измерений самцов *S. orilio* из шести участков обитания в северной части Охотского моря

Характеристика	Зд/ШК	ДВ/ШК	ПД/ШК	ВКл/ШК	ДКл/ШК	ШКл/ШК	ДМ1/ШК	ШМ1/ШК	ДМ2/ШК	ШМ2/ШК
Залив Шелихова										
Среднее	98.39	94.79	83.57	25.09	49.54	22.41	101.50	20.57	100.71	19.66
95 % интервал	98.08	94.46	83.30	24.81	48.93	22.13	100.28	20.37	99.50	19.48
средней	98.70	95.13	83.83	25.38	50.16	22.70	102.72	20.77	101.91	19.85
Минимум	95.79	91.83	81.43	22.98	45.46	20.44	92.31	18.84	91.10	17.92
Максимум	101.41	97.73	86.19	27.91	55.45	25.27	110.21	22.25	110.88	21.35
Стандартное отклонение	1.118	1.228	0.997	1.068	2.186	1.010	4.359	0.689	4.350	0.662
Стандартная ошибка	0.157	0.172	0.134	0.145	0.316	0.146	0.623	0.102	0.615	0.095
N	51	51	55	54	48	48	49	46	50	49
Северо-восточный участок										
Среднее	99.14	95.54	84.44	25.84	50.55	23.25	104.50	20.75	103.62	19.75
95 % интервал	98.85	95.27	84.02	25.55	50.11	22.96	103.58	20.58	102.72	19.60
средней	99.43	95.82	84.85	26.13	50.99	23.54	105.42	20.92	104.52	19.90
Минимум	96.31	92.62	82.22	22.72	45.04	20.73	95.41	19.40	95.96	18.34
Максимум	101.51	98.51	86.16	28.11	54.13	25.36	116.76	22.32	116.83	21.43
Стандартное отклонение	1.241	1.198	1.099	1.205	1.803	1.186	3.738	0.690	3.645	0.620
Стандартная ошибка	0.147	0.141	0.212	0.149	0.224	0.147	0.467	0.086	0.459	0.078
N	71	72	28	65	65	65	64	64	63	63
Пригауйский участок										
Среднее	98.98	95.05	84.08	25.94	50.60	23.26	104.57	20.59	104.20	19.73
95 % интервал	98.60	94.64	83.73	25.55	49.94	22.90	103.14	20.39	102.76	19.55
средней	99.36	95.46	84.43	26.33	51.25	23.61	105.99	20.78	105.64	19.92
Минимум	96.73	92.65	81.79	23.40	46.94	21.30	97.99	19.64	97.32	18.68
Максимум	101.28	97.52	86.61	29.82	57.44	26.40	113.97	22.15	114.82	21.32
Стандартное отклонение	1.193	1.279	1.107	1.229	2.059	1.108	4.351	0.578	4.532	0.566
Стандартная ошибка	0.194	0.208	0.180	0.199	0.334	0.182	0.725	0.098	0.735	0.093
N	38	38	38	38	38	37	36	35	38	37

Характеристика	ЗД/ШК	ДВ/ШК	ПД/ШК	ВКл/ШК	ДКл/ШК	ШКл/ШК	ДМ1/ШК	ШМ1/ШК	ДМ2/ШК	ШМ2/ШК
Центральный участок										
Среднее	99.38	95.44	84.64	25.44	49.89	22.31	105.89	20.36	105.25	19.43
95 % интервал	98.96	95.17	84.40	25.27	49.43	22.04	105.12	20.14	104.61	19.25
средней	99.80	95.71	84.88	25.60	50.35	22.57	106.66	20.59	105.88	19.62
Минимум	93.60	92.31	81.60	22.16	45.46	19.28	93.37	19.01	94.11	17.88
Максимум	104.13	99.16	87.50	28.63	53.33	24.83	122.06	21.61	118.99	21.53
Стандартное отклонение	1.700	1.252	1.148	1.155	1.903	1.119	4.866	0.626	4.482	0.785
Стандартная ошибка	0.214	0.139	0.122	0.083	0.232	0.137	0.393	0.116	0.323	0.094
N	63	81	88	195	67	67	153	29	193	70
Северо-западный участок										
Среднее	98.09	94.53	83.80	25.57	49.97	23.56	106.75	20.88	106.23	20.10
95 % интервал	97.44	93.94	83.36	25.38	49.31	23.15	105.68	20.67	105.09	19.81
средней	98.73	95.11	84.24	25.75	50.62	23.97	107.82	21.09	107.36	20.39
Минимум	93.73	90.81	81.66	22.41	46.17	20.36	92.63	19.94	90.98	18.85
Максимум	101.64	96.84	85.82	29.04	53.45	25.43	124.88	22.20	124.88	21.45
Стандартное отклонение	1.841	1.666	1.245	1.069	1.870	1.160	6.062	0.630	6.292	0.821
Стандартная ошибка	0.331	0.299	0.224	0.096	0.336	0.208	0.547	0.106	0.579	0.147
N	32	32	32	125	32	32	123	36	118	32
Акватория к северо-востоку от о.Сахалин										
Среднее	100.26	96.13	84.93	25.49	49.91	22.62	103.22	20.38	101.73	19.43
95 % интервал	99.70	95.56	84.46	25.09	49.03	22.18	101.83	20.09	100.44	19.16
средней	100.82	96.70	85.39	25.90	50.79	23.05	104.61	20.67	103.02	19.71
Минимум	98.16	93.49	82.81	22.92	45.23	19.87	97.35	19.02	96.21	18.30
Максимум	102.11	97.87	86.32	27.11	53.40	24.08	110.44	21.58	108.90	20.92
Стандартное отклонение	1.311	1.329	1.104	0.968	2.111	1.040	3.248	0.682	3.091	0.659
Стандартная ошибка	0.286	0.290	0.235	0.206	0.450	0.222	0.709	0.149	0.659	0.141
N	21	21	22	22	22	22	21	21	22	22

Примечание. ШК – ширина карапакса, ЗД – зоологическая длина карапакса, ДВ – длина карапакса до выемки рострума, ИД – промысловая длина карапакса, ВКл – высота клешни, ДКл – длина клешни, ШКл – ширина клешни, ШМ1 и ДМ1 – ширина и длина меруса 2-й перейоподы, ШМ2 и ДМ2 – ширина и длина меруса 3-й перейоподы.

ЛИТЕРАТУРА

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.

Анохина Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб. М.: Наука. 1969. 295 с.

Аржанова Н.В., Зубаревич В.Л. Химическая основа биопродуктивности Охотского моря // В: Комплекс. исслед. экосист. Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО. 1997. С. 86–92.

Астахов А.С., Леонова Т.д., Старичевский А.С., Сибеккина Н.М. Физико-географический очерк // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 9. Охотское море. Вып. 1. С.-Пб.: Гидрометеоздат. 1998. С. 6–24.

Безруков П.Л. О распределении органического вещества в осадках Охотского моря // Докл. АН СССР. 1955. Т. 103. № 2. С. 287–290.

Безруков П.Л. Донные отложения Охотского моря // Тр. ИО АН СССР. 1960. Т. 32. С. 15–95.

Беклемишев В.Н. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюллетень МОИП, отд. биологии. 1960. Т. 65. Вып. 2. С. 41–50.

Бирштейн Я.А., Виноградов Л.Г. Новые данные по фауне десятиногих ракообразных (Decapoda) Берингова моря // Зоол. журн. 1953. №2. С. 215–228.

Бруевич С.В., Богоявленский А.Н., Мокиевская В.В. Гидрохимическая характеристика Охотского моря // Тр. ИО АН СССР. 1960. Т. 42. С. 123–198.

Васильев А.Г. Программа для ЭВМ «Е1 Мара» как средство расчета запасов и построения карт распределения // Региональное природопользование и управление морскими биоресурсами: экосистемный подход: Тез. докл. Междунар. конф., 23–26 сентября 2003 г. Владивосток: ТИНРО–Центр. 2003. С. 99–101.

Верхунов А.В. Развитие представлений о крупномасштабной циркуляции Охотского моря // Комплекс. исслед. экосист. Охотского моря. М.: ВНИРО. 1997. С. 8–19.

Виноградов Л.Г. Камчатский краб. Владивосток: ТИНРО. 1941. 94 с.

Виноградов Л.Г. Десятиногие ракообразные Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1947. Т. 25. С. 67–124.

Виноградов Л.Г. Определитель креветок, раков и крабов Дальнего Востока // Изв. ТИНРО. 1950. Т. 33. С. 179–358.

Волков А.Ф., Ефимкин А.Я. Современное состояние планктонного сообщества эпипелагиали Охотского моря // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 130, ч. I. С. 355–407.

Горбатенко К.М. Состав, структура и динамика планктона Охотского моря: Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО. 1997. 255 с.

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 // Изв. ТИНРО. 2001. Т. 128. С. 611–619.

Жигалов И.А. Характеристика и особенности океанологических условий североохотоморского шельфа осенью 2004 г. // Изв. ТИНРО. 2005. Т. 142. С. 203–213.

Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. М.: АН СССР. 1963. 739 с.

Иванков В.Н. К методике определения плодовитости пойкилотермных животных // Гидробиологический журнал. 1974. Т. 10. Ч. 1. С. 99–102.

Иванов Б.Г. Первое совещание Международной рабочей группы по крабам–майидам (Париж, 10–12 ноября 1993 г.) // *Arthropoda Selecta*. 1994. Т. 3. Вып. 1–2. С. 135–136.

Иванов Б.Г. Потери ног у крабов (*Crustacea*, *Decapoda*: *Brachyura* *Majidae*, *Anomura* *Lithodidae*) в западной части Берингова моря // В: Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. Сб. науч. тр. под ред. Б.Г. Иванова. М.: Изд-во ВНИРО. 2001а. С. 180–205.

Иванов Б.Г. Проблемы промыслового использования крабов–стригунов *Chionoecetes* spp. в дальневосточных морях России // В: Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы II научной конференции. Петропавловск–Камчатский, 9–10 апреля 2001 г. Петропавловск–Камчатский: Изд-во Камшат. 2001б. С. 170–172.

Иванов Б.Г. Некоторые проблемы промысловой гидробиологии в России // Тез. Докл. VI Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным, г. Калининград (пос. Лесное), 3–6 сентября 2002 г. М.: Изд-во ВНИРО. 2002. С. 17–20.

Иванов Б.Г., Карпинский М.Г. Смертность крабов в ловушках: краб–стригун в северной части Охотского моря // Вопросы рыболовства. 2003. Т. 4. № 4(16). С. 590–607.

Иванов Б.Г., Соколов В.И. Краб–стригун *Chionoecetes opilio* (*Crustacea* *Decapoda*, *Brachyura* *Majidae*) в Охотском и Беринговом морях // *Arthropoda Selecta*. 1997. Т. 6, вып. 3–4. С. 63–86.

Иоганзен Б.Г. Плодовитость рыб и определяющие ее факторы // Вопросы ихтиологии. 1955. Вып. 3. С. 57–68.

Исупов В.В. Размер половозрелости самок краба–стригуна *Chionoecetes opilio* в Анадырском заливе Берингова моря // Изв. ТИНРО. 1999. Т. 126. С. 117–119.

Исупов В.В. Предварительные результаты изучения плодовитости краба–стригуна опилио в Анадырском заливе Берингова моря // «Рыбохозяйственная наука на пути в XXI век. Тез. докл. Всероссийской конференции молодых ученых». Владивосток, 21–23 мая 2001 г. Владивосток: ТИНРО–Центр. 2001. С. 27–28.

Каменкович В.М., Кошляков М.Н., Монин А.С. Синоптические вихри в океане. Л.: Гидрометеиздат. 1987. 511 с.

Карасёв А.Н. Перспективы промыслового освоения запасов краба–стригуна *Chionoecetes opilio* (Fabricius) в северной части Охотского моря // Составление и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря: сборник научных трудов МагаданНИРО. Магадан: МагаданНИРО. 2004. Вып. 2. С. 83–97.

Картавец Ю.Ф., Згуровский К.А., Федина Ж.М. Морфологическая изменчивость северной креветки *Pandalus borealis* в дальневосточных морях и ее сопряженность с популяционной структурированностью вида // Биол. моря. 1992. № 3–4. С. 53–61.

Клаудсли-Томпсон Д. Миграции животных. Пер. с англ. М.: Мир. 1982. 135 с.

Клитин А.К. Плодовитость дальневосточных крабоидов в водах Сахалина и Курильских островов // Вопросы рыболовства. 2003. Т. 3. № 3(11). С. 428–449.

Клитин А.К. Камчатский краб (*Paralithodes camtschaticus*) у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала. М.: Изд-во ФГУП «Нацрыбресурсы». 2003 г. 253 с.

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

Котляр Л.К. Особенности распределения планктона в заливе Шелихова в июне 1963 г. // Изв. ТИНРО. 1965. Т. 59. С. 55–70.

Котляр Л.К. Закономерности развития и количественного распределения зоопланктона как кормовой базы сельди в северо-восточной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1970. Т. 71. С. 59–73.

Котляр Л.К. Распределение и сезонные изменения зоопланктона в северо-восточной части Охотского моря. Автореф. дис. канд. биол. наук. Владивосток. 1971. 25 с.

Крындин А.Н. Сезонные и межгодовые изменения ледовитости и положение кромки льда на дальневосточных морях // Тр. ГОИН. 1964. Вып. 71. С. 5–82.

Кузнецов А.П. Экология донных сообществ Мирового океана (Трофическая структура морской донной фауны). М.: Наука. 1980. 244 с.

Кузьмин С.А. Новые данные о распределении краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (Fabricius) в Баренцевом море // В: Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. Сб. науч. тр. М.: Изд-во ВНИРО. 2001. С. 94–97.

Кузьмин С.А., Ахтарин С.М., Менис Д.Т. Первые находения краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (Fabricius) (Decapoda: Majidae) в Баренцевом море // Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 4. С. 489–491.

Кун М.С. Зоопланктон дальневосточных морей. М.: Пищ. промышленность. 1975. 148 с.

Кун М.С., Микулич Л.В. Состав пищи дальневосточных промысловых крабов в летний период // Изв. ТИНРО. 1954. Т. 41. С. 319–332.

Лаврентьев В.М., Лучин В.А., Яричин В.Г. Гидрологический режим // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 9. Охотское море. Вып. 1. С.-Пб.: Гидрометеиздат. 1998. С. 92–175.

Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа. 1990. 352 с.

Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря // Под ред. И.А. Черешнева и др. Владивосток: Дальнаука. 2006. 525 с.

Лапач С.М., Чубенко А.В., Бабич П.М. Статистические методы в медико-биологических исследованиях с использованием Excel. Киев: МОРИОН. 2001. 408 с.

Леонов А.К. Региональная океанография. Ч. 1. Л.: Гидрометеиздат. 1960. 766 с.

Лубны-Герцык Е.А. Состав и распределение зоопланктона в Охотском море // Тр. ИО АН СССР. 1959. Т. 30. С. 68–99.

Лучин В.А. Диагностический расчет циркуляции вод Охотского моря в летний период // Тр. ДВНИИ. 1982. Вып. 96. С. 69–77.

Лучин В.А. Непериодические течения // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 9. Охотское море. Вып. 1. С.-Пб.: Гидрометеоиздат. 1998. С. 233–256.

Лучин В.А. Циркуляция вод Охотского моря и особенности ее внутригодовой изменчивости по результатам диагностических расчетов // Тр. ДВНИИ. 1987. Вып. 36. С. 3–13.

Макаров В.В. Фауна Decapoda Берингова и Чукотского морей // Исследования дальневосточных морей СССР. М.-Л.: АН СССР. 1941. Т. 1. С. 111–163.

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

Малкин Е.М. Принцип регулирования промысла на основе концепции репродуктивной изменчивости популяций // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35. № 4. С. 537–540.

Микулич Л.В. О распределении планктона в северной части Охотского моря летом 1955 г. // Изв. ТИНРО. 1960. Т. 46. С. 41–64.

Милейковский С.А. Зависимость размножения и нереста морских шельфовых донных беспозвоночных от температуры воды // Тр. ИО АН СССР. 1970. Т. 88. С. 113–149.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука. 1976. 291 с.

Михайлов А.И., Журавлев В.М. Отчет по научно-экспериментальному промыслу крабов в северной части Охотского моря в июле–октябре 1991 г. СВ ЦИЛ «Охотскрыбвод», ВНИРО. 1992. 27 с.

Михайлов А.И., Овсянников В.П. Запасы равношипного краба Охотского моря // Рыбное хоз-во. № 11. 1984. С. 24–25.

Михайлов В.И. Руководство по определению фитопланктона Охотского моря. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 1990. 45 с.

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.

Мордасова Н.В., Метревели М.П. Фитопигменты в Охотском море // Комплекс. исслед. экосист. Охотского моря. М. ВНИРО. 1997. С. 199–205.

Мороз И.Ф. Особенности океанологических условий Охотского моря в годы экстремальной ледовитости: современное состояние вопроса // Изв. ТИНРО. 2003. Т. 132. С. 339–347.

Морошкин К.В. Новая схема поверхностных течений Охотского моря // Океанология. 1964. Т. 4. Вып. 4. С. 641–643.

Морошкин К.В. Водные массы Охотского моря. М.: Наука. 1966. 67 с.

Надточий В.А., Чучукало В.И., Кобликов В.Н. Питание краба-стригуна *Chionoecetes opilio* в Анадырском заливе Берингова моря в осенний период // Изв. ТИНРО. 2001. Т. 128. С. 432–435.

Налетова И.А., Сапожников В.В., Метревели М.П. Особенности распределения первичной продукции в летний период и оценка суммарной продукции в Охотском море // Комплекс. исслед. экосист. Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО. 1997. С. 98–103.

Неевина Н.С. Распределение, биологические показатели и перспективы

освоения колючего краба в прибрежье северной части Охотского моря // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. тр. МагаданНИРО. Магадан: МагаданНИРО. 2001. Вып. 1. С. 237–246.

Неевина Н.С., Хованский И.Е. Колючий краб северной части Охотского моря: особенности распределения, состояние и перспективы промысла // Прибрежное рыболовство – XXI век: Материалы межд. науч.-практич. конф. (Южно-Сахалинск, 19–21 сентября 2001 г.). Ч. 1. Южно-Сахалинск: Сахалинское областное кн. изд-во. 2002. С. 71–78.

Несис К.Н. Зоогеография Мирового океана: сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа (по головоногим моллюскам) // В: Морская биогеография. М.: Наука. 1982. С. 114–134.

Низяев С.А. Распределение и численность глубоководных крабов Охотского моря // В: Промыслово-биологические исследования промысловых беспозвоночных. Сб. науч. тр. М.: Изд-во ВНИРО. 1992. С. 26–37.

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.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М.: Пищевая промышленность. 1974. 447 с.

Одум Ю. Экология. Т. 2. Пер. с англ. М.: Мир. 1986. 376 с.

Орлов А.М. Материалы по питанию белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis* (Pleuronectidae, Pleuronectiformes) тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // В: Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. Сб. науч. тр. Южно-Сахалинск: Сах. обл. книж. изд-во. 1999. Т. 2. С. 136–142.

Отчет о рейсе на НИС «ТИНРО» в Охотском море по оценке биологических ресурсов в феврале-июне 1998 г. Владивосток: Архив ТИНРО-Центра. 1998. 534 с.

Павлов В.А. Новые данные о крабе-стригуне *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) Баренцева моря // Тез. докл. VII Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова). Мурманск, 9–13 октября 2006 г. М.: Изд-во ВНИРО. 2006. С. 109–111.

Павлючков В.А. Количественная характеристика зообентоса на шельфе северной части Охотского моря // В: Экология и условия воспроизводства рыб и беспозвоночных дальневосточных морей в северо-западной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО. 1982. С. 114–119.

Павлючков В.А. Макрозообентос североохотоморского шельфа и верхней части склона: Автореф. дис. канд. биол. наук. Владивосток. 1987. 20 с.

Первеева Е.Р. Предварительные результаты исследований репродуктивных особенностей самок краба-стригуна *Chionoecetes opilio* у побережья восточного Сахалина // В: Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. Сб. науч. тр. Южно-Сахалинск: Сах. обл. книж. изд-во. 1996. Т. 1. С. 83–89.

Первеева Е.Р. Распределение, условия обитания и динамика численности краба-стригуна *Chionoecetes opilio* у восточного Сахалина // В: Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных аква-

ториях: Сб. науч. тр. Южно-Сахалинск: Сах. обл. книжное изд-во. 1999. Т. 2. С. 100–106.

Первеева Е.Р. Распределение, особенности биологии и перспективы промысла стригуна ангулятуса в западной части Охотского моря // В: Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы II науч. конф. Петропавловск-Камчатский, 9–10 апреля 2001 г. Петропавловск-Камчатский: Изд-во Камшат. 2001. С. 238–239.

Первеева Е.Р. Размер половозрелости и терминальная линька у самок крабов-стригунов (*Brachyura*, *Majidae*) Сахалина и северных Курильских островов // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. Сб. науч. тр. Южно-Сахалинск: Сах. обл. книж. изд-во. 2002а. Т. 4. С. 202–211.

Первеева Е.Р. Плодовитость крабов-стригунов в водах Сахалина и северных Курильских островов // Вопросы рыболовства. 2002б. Т. 3. № 4 (12). С. 639–653.

Первеева Е.Р. Динамика состояния запаса краба-стригуна опилио и перспективы его освоения у берегов Сахалина // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки: Мат. первой межд. науч.-практич. конф. М.: Изд-во ВНИРО. 2002в. С. 79–83.

Первеева Е.Р. Распределение, условия обитания и функциональная структура популяции краба-стригуна опилио (*Brachyura*, *Majidae*) западного Сахалина // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях: Тр. СахНИРО. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО. 2003. Т. 5. С. 146–162.

Первеева Е.Р. Распределение и биология стригуна опилио *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) в водах, прилегающих к острову Сахалин: Автореф. дис. канд. биол. наук. М. 2005. 22 с.

Первеева Е.Р. Особенности полового созревания краба-стригуна опилио (*Brachyura*, *Majidae*) присахалинских вод // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. Сб. науч. тр. Южно-Сахалинск: Сах. обл. книж. изд-во. 2006. Т. 8. С. 155–169.

Переводчиков В.А. Аяно-Шантарская популяция камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius) // Методические и прикладные аспекты рыбохозяйственных исследований на Дальнем Востоке. Сб. науч. тр. ХоТИНРО. Хабаровск: Хабаровское книжное изд-во. 2003. 259 с.

Петряшов В.В., Сиренко Б.И., Рахор А., Хинц К. Распределение макробентоса в море Лаптевых по материалам экспедиций на г/с «Иван Киреев» и л/к «Polarstern» в 1993 г. // Научные результаты экспедиции ЛАПЭКС-93. СПб: Гидрометеоиздат. 1993. С. 277–288.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность. 1966. 375 с.

Радзиховская М.А. Водные массы Японского моря // В: Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. М.: Изд-во АН СССР. 1961. С. 108–122.

Риклефс Р. Основы общей экологии. Пер. с англ. М.: Мир. 1979. 424 с.

Родин В.Е., Мясоедов В.И. Биологическая характеристика популяции камчатского краба *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) в северо-западной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1982. Т. 106. С. 3–10.

Родин В.Е., Блинов Ю.Г., Мирошников В.В. Ресурсы крабов в российской экономической зоне дальневосточных морей // Рыбное хоз-во. 1997. № 6. С. 27–29.

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.

Савилов А.И. Биологический облик группировок донной фауны северной части Охотского моря // Тр. ИО АН СССР. 1957. Т. 20. С. 88–170.

Савилов А.И. Экологическая характеристика донных сообществ беспозвоночных Охотского моря // Биологические исследования моря (бентос). Тр. ИО АН СССР. 1961. Т. 46. С. 3–84.

Самко Е.В., Петрук В.М. Изменчивость термических условий в северо-западной части Охотского моря в весенний период 1996–2001 гг. // Тез. докл. 12-й междунар. конф. по промыс. океанологии. Калининград: АтлантНИРО. 2002. С. 216–217.

Сапелкин А.А., Федосеев В.Я. Строение половой системы самцов крабов-стригунов // Биол. моря. 1981. № 6. С. 37–43.

Слизкин А.Г. Особенности распределения крабов (Crustacea, Decapoda, Lithodidae et Majidae) в Беринговом море // Тр. ВНИРО. 1974. Т. 99. С. 29–37.

Слизкин А.Г. Распределение крабов-стригунов рода *Chionoecetes* и условия их обитания в северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. 1982. Т. 106. С. 26–33.

Слизкин А.Г. Распространение и экологическая характеристика крабов рода *Chionoecetes* северной Пацифики // Биологические проблемы Севера: Тез. X Всесоюз. симп. Магадан. 1983. С. 438.

Слизкин А.Г. Донные беспозвоночные животные // Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения: расширенные тез. докл. регион. науч. конф. «Северо-Восток России: прошлое, настоящее, будущее» (Магадан, 31 марта – 2 апреля 1998 г.): Т. 1. Магадан: ОАО Северовостокзолото. 1998. С. 121–122.

Слизкин А.Г. Некоторые черты биологии и проблемы рационального использования глубоководного краба-стригуна *Chionoecetes japonicus*: Автореф. дис. канд. биол. наук. Владивосток. 2008. 23 с.

Слизкин А.Г., Борисовец Е.Э., Згуровский К.А. Сравнительный анализ габитуса некоторых видов крабов рода *Chionoecetes* (Crustacea, Decapoda) // Изв. ТИНРО. 2001. Т. 128. Ч. 2. С. 582–610.

Слизкин А.Г., Долженков В.Н. К вопросу об изменении и установлении промысловой меры для некоторых видов крабов дальневосточных морей // Рыбное хоз-во. 1997. № 2. С. 43–44.

Слизкин А.Г., Мясоедов В.И. Некоторые вопросы биологии западнокамчатской популяции краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (Fabricius) // Исслед. по биол. рыб и промысл. океаногр. Владивосток: ТИНРО. 1979. Вып. 10. С. 44–51.

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

Смирнова Л.И. Фитопланктон Охотского моря и Прикурильского района // Тр. ИО АН СССР. 1959. Т. 30. С. 3–51.

Современный статус биологических ресурсов Охотского моря (результаты исследований комплексной экспедиции в 1997 г.). Владивосток. Архив ТИНРО-Центра. 1998. 421 с.

Соколов В.И. Таксономический статус япономорской и охотоморской форм краба-стригуна, *Chionoecetes opilio* (Decapoda, Majidae) // Зоол. журн. 2001. Т. 80. № 11. С. 1308–1314.

Спановская В.Д. Относительная плодовитость рыб (определение, использование как показателя разнокачественности самок). В кн.: «Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов». Ч. 2. Вильнюс: Мокслас. 1976. С. 63–69.

Спановская В.Д., Григораиш В.А. К методике определения плодовитости одновременно и порционно икроемечущих рыб. В кн.: «Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов». Ч. 2. Вильнюс: Мокслас. 1976. С. 54–62.

Тарвердиева М.И. Питание камчатского краба *Paralithodes camtschatica*, крабов-стригунов *Chionoecetes bairdi* и *C. opilio* в юго-восточной части Берингова моря // Биол. моря. 1976. № 1. С. 41–48.

Тарвердиева М.И. О питании крабов-стригунов *Chionoecetes opilio* и *Ch. bairdi* в Беринговом море // Зоол. журн. 1981. Т. 60. №7. С. 287–293.

Токранов А.М. Питание получешуйных бычков Джордана *Hemilepidotus jordani* Bean и Гильберта *Hemilepidotus gilberti* Jordan et Starks (Cottidae) у восточного побережья Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1985а. Т. 25. Вып. 1. С. 89–95.

Токранов А.М. Питание рогатковых рода *Gymnacanthus* Swainson (Cottidae) // Вопросы ихтиологии. 1985б. Т. 25. Вып. 3. С. 433–437.

Токранов А.М. Питание многоиглого керчака *Muchocephalus polyacanthocephalus* Pallas и керчака-яока *M. jaok* (Cuvier) (Cottidae) в прибрежных водах Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1986. Т. 26. Вып. 6. С. 980–989.

Токранов А.М. Особенности питания донных хищных рыб на западно-камчатском шельфе // Вопросы ихтиологии. 1992. Т. 32. Вып. 2. С. 119–128.

Токранов А.М., Винников А.В. Особенности питания тихоокеанской трески *Gadus morhua macrocephalus* и ее место в трофической системе прибрежных вод Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1991. Т. 31. Вып. 2. С. 253–265.

Урбах В.Ю. Биометрические методы. М.: Наука. 1964. 415 с.

Ушаков П.В. Некоторые особенности фауны и гидрологического режима Охотского моря // Природа. 1934. №11. С. 67–72.

Ушаков П.В. Чукотское море и его донная фауна // Крайний Северо-Восток СССР. М.: Изд-во АН СССР. 1952. Т. 2. С. 5–82.

Ушаков П.В. Фауна Охотского моря и условия ее существования. М.: АН СССР. 1953. 459 с.

Федоров В.В. Некоторые черты донных ландшафтов северной части Охотского моря. // В: Комплекс. исслед. экосист. Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО. 1997. С. 220–224.

Федосеев В.Я. Длительность и продуктивность сперматогенеза у краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (волна сперматогенного эпителия) // В: Морские промысловые беспозвоночные. Сб. науч. тр. М.: Изд-во ВНИРО. 1988. С. 36–44.

Федосеев В.Я., Слизкин А.Г. Воспроизводство и формирование популяционной структуры у краба-стригуна *Chionoecetes opilio* в дальневосточных морях // В: Морские промысловые беспозвоночные. Сб. науч. тр. М.: Изд-во ВНИРО. 1988. С. 24–35.

Фигуркин А.Л. Океанологические условия шельфа и склона Охотского моря в холодную половину года и их влияние на нерест минтая: Дис. ... канд. геогр. наук. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2003. 157 с.

Фигуркин А.Л. Ледовитость как индикатор термического состояния придонных вод северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 2006. Т. 145. С. 259–270.

Хен Г.В., Ванин Н.С., Фигуркин А.Л. Особенности гидрологических условий в северной части Охотского моря во второй половине 90-х гг. // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 24–43.

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

Чернявский В.И. О причинах высокой биологической продуктивности северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1970а. Т. 71. С. 13–22.

Чернявский В.И. Гидрологический фронт северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1970б. Т. 71. С. 3–11.

Чернявский В.И. Циркуляционные системы Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1981. Т. 105. С. 13–19.

Чернявский В.И. О возможности прогнозирования термических условий в Охотском море // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток. ТИНРО-Центр. 1979. Вып. 10. С. 33–38.

Чернявский В.И. Термические характеристики северо-восточной части Охотского моря как основа для определения типа теплового состояния акватории // Изв. ТИНРО. 1984. Т. 109. С. 94–103.

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.

Чернявский В.И., Бобров В.А., Афанасьев Н.Н. Основные продуктивные зоны Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1981. Т. 105. С. 20–25.

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.: Гидрометеоиздат. 1993. С. 157–160.

Чучукало В.И., Лапко В.В., Кузнецова Н.А., Слабинский А.М., Напазаков В.В., Надточий В.А., Кобликов В.Н., Пущина О.И. Питание донных рыб на шельфе и материковом склоне северной части Охотского моря летом 1997 г. // Изв. ТИНРО. 1999. Т. 126. С. 24–57.

Шагинян Э.Р. Краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio* шельфа и материкового склона Западной Камчатки // Тез. докл. VI Всерос. конф. По промысловым беспозвоночным, Калининград (пос. Лесное), 3–6 сентября 2002 г. М.: Изд-во ВНИРО. 2002. С. 64–67.

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

Шунтов В.П. Новые данные о перестройках в пелагических экосистемах дальневосточных морей // Вестник ДВО. 1994. №2. С. 59–66.

- Шуитов В.П.** Биология дальневосточных морей России. Т. 1. Владивосток: ТИНРО-Центр. 2001. 580 с.
- Шуитов В.П., Лапко В.В., Надточий В.В., Самко Е.В.** Межгодовые изменения в ихтиоценах верхней эпипелагиали Сахалино-Курильского региона // Вопросы ихтиологии. 1994. Т. 34. № 5. С. 649–656.
- Шуитов В.П., Волвенко И.В., Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Шершенков С.Ю., Старовойтов А.Н.** Новые данные о состоянии пелагических экосистем Охотского и Японского морей // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 124. С. 139–177.
- Шуитов В.П., Бочаров Л.Н., Дуленова Е.П.** Результаты мониторинга и экосистемного изучения биологических ресурсов дальневосточных морей России (1998–2002) // Изв. ТИНРО. 2003. Т. 132. С. 3–26.
- Якунин Л.П.** Границы распространения дрейфующего льда // Атлас гидрометеорологических условий плавания судов морского флота. Северная часть Тихого океана. Л.: Изд-во ГУМО СССР. 1968. С. 161–172.
- Adams A.E.** The life history of the snow crab, *Chionoecetes opilio*. A literature review. Univ. Alaska Sea Grant Rep. 78–13. 1979. 157 pp.
- Alunno-Bruscia M., Sainte-Marie B.** Abdomen allometry, ovary development, and growth of female snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura, Majidae), in the northwestern Gulf of St. Lawrence // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1998. Vol. 55. P. 459–477.
- Brêthes J.-C., Coulombe F., Lafleur P.E., Bouchard R.** Habitat and spatial distribution of early benthic stages of the snow crab *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) off the north shore of the Gulf of St. Lawrence // J. Crustacean Biol. 1987. Vol. 7 (4). P. 667–681.
- Brêthes J.-C. F., Coulombe F.** Oriented movements of tagged male snow crabs (*Chionoecetes opilio* O. Fabr.) off the north shore of the Gulf of St. Lawrence // In: Proc. Int. Symp. king and tanner crabs. November 1989. Anchorage, Alaska. 1989. P. 193–206.
- Brêthes J.-C. F., Desrosiers G., Coulombe F.** Food of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) from the southwestern part of the Gulf of St. Lawrence (Chaleur Bay area) // In: Int. Symp. on the genus *Chionoecetes*. Alaska Sea Grant Program. Anchorage, Alaska. 1982. P. 319–335.
- Bouchard S., Brêthes J.-C. F., Desrosiers G., Bailey R.F.J.** Changes in the size distribution of snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the southwestern Gulf of St. Lawrence // J. Northw. Atl. Fish. Sci. 1986. Vol. 7. P. 67–75.
- Bouchard S., Sainte-Marie B., McNeil J.N.** Indirect evidence indicates female semiochemicals release male precopulatory behavior in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) // Chemoecology. 1996. Vol. 7. P. 39–44.
- Carls M.G., O'Clair C.E.** Responses of tanner crabs, *Chionoecetes bairdi*, exposed to cold air // Fish. Bull. 1995. V. 93. P. 44–56.
- Coulombe F., Brêthes J.-C. F., Bouchard R., Desrosiers G.** Ségrégation édaphique et bathymétrique chez le crabe des neiges *Chionoecetes opilio* (O. Fabr.) dans le sud-ouest du golfe de Saint-Laurent // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1985. Vol. 42 (1). P. 169–180.
- Comeau M., Conan G., Robichaud G., Jones A.** Life history patterns and population fluctuations of snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the fjord of Bonne Bay on the west coast of Newfoundland, Canada – from 1983 to 1990. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1991. No. 1817. 73 pp.

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.

Conan, G.Y., Maynard D.R. Estimates of snow crab (*Chionoecetes opilio*) abundance by underwater television – a method for population studies on benthic fisheries resources // J. Appl. Ichthyol. 1987. № 3. P. 158–165.

Conan G., Comeau M., Moriyasu M., Cormier R. Reply to Donaldson and Johnson // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1988. Vol. 45. P. 1501–1503.

Conan G.Y., Starr M., Comeau M., Therriault J.-C., Maynou FX., Hernandez, Robichaud G. Life history strategies, recruitment fluctuations, and management of the Bonne Bay fiord Atlantic snow crab (*Chionoecetes opilio*) // In: High latitude crabs: Biology, management, and economics. University of Alaska Sea Grant, AK-SG-96-02, Fairbanks. 1996. P. 59–97.

Davidson K., Roff J.C., Elnor R.W. Morphological, electrophoretic, and fecundity characteristics of Atlantic snow crab, *Chionoecetes opilio*, and implications for fisheries management // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1985. V. 42. P. 474–482.

Dawe E.G., Taylor D.M., Beck P.C., Drew H.J. A photographic survey for snow crab (*Chionoecetes opilio*) in Conception Bay, Newfoundland. Can. Atl. Fish. Sci. Adv. Comm. Res. Doc. 88/4. 1988. 9 pp.

Dawe E.G., Taylor D.M., Hoenig J.M., Warren W.G., Ennis G.P., Hooper R.G., Donaldson W.E., Paul A.J., Paul J.M. A critical look at the idea of terminal molt in male snow crab (*Chionoecetes opilio*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. Vol. 48. P. 2266–2275.

Donaldson W.E., Johnson B.A. Some remarks on «Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio*» by Conan and Comeau // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1988. Vol. 45. P. 1499–1501.

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 pp.

Dutil J.-D., Munro J., Peloquin M. Laboratory study of the influence of prey size on vulnerability to cannibalism in snow crab (*Chionoecetes opilio* O. Fabricius, 1788) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1997. Vol. 212. P. 81–94.

Elnor R.W., Beninger P.G. The reproductive biology of snow crab, *Chionoecetes opilio*: a synthesis of recent contributions // Am. Zool. 1992. Vol. 32. P. 524–533.

Elnor R.W., Gass C.A. Observations on the reproductive condition of female snow crabs from northwest Cape Breton Island, November 1983. Can. Atl. Fish. Sci. Adv. Comm. Res. Doc. 84/14. 1984. 20 pp.

Ennis G.P., Hooper R.G., Taylor D.M. Functional maturity in small male snow crabs (*Chionoecetes opilio*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1988. Vol. 45. P. 2106–2109.

Foyle T.P., O'Dor R.K., Elnor R.W. Energetically defining the thermal limits of the snow crab // J. Exp. Biol. 1989. Vol. 145. P. 371–393.

Fukataki H. Occurrence and distribution of planktonic larvae of edible crabs belonging to the genus *Chionoecetes* (Majidae, Brachyura) in the Japan Sea // Bull. Jap. Sea. Reg. Fish. Res. Lab. 1969. №21. P. 35–54.

Gould St. J. Allometry and size in ontogeny and phylogeny // Biol. Rev. 1966. V. 41. № 4. P. 587–640.

Hartnoll R.G. The biology of Manx spider crabs // Proc. Zool. Soc. Lond. 1963. Vol. 141. P. 423–496.

Hartnoll R.G. Mating in the Brachyura // Crustaceana. 1969. № 16. P. 161–181.

- Hartnoll R.G.** Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda, Brachyura) // *Crustaceana*. 1974. Vol. 27 (2). P. 131–136.
- Hartnoll R.G.** The determination of relative growth in crustacean // *Crustaceana*. 1978. Vol. 34 (3). P. 281–293.
- Haynes E., Karinen J.F., Watson J., Hopson D.J.** Relation of number of eggs and egg length to carapace width in the brachyuran crabs *Chionoecetes bairdi* and *C. opilio* from the southeastern Bering Sea and *C. opilio* from the Gulf of St. Lawrence // *J. Fish. Res. Board Can.* 1976. V. 33 (11). P. 2592–2595.
- Hilborn R., Walters C.J.** Quantitative fisheries stock assessment. Choice, dynamics and uncertainty. New York; London: Chapman and Hall. 1992. 570 pp.
- Hoening J.M., Dawe E.G.** Relative selectivity of four sampling methods using traps and trawls for male snow crabs. CAFSAC Res. Doc. 91/32. 1991. 17 pp.
- Hoening J.M., Dawe E.G., O'Keefe P.G.** Molt indicators and growth per molt for male snow crabs (*Chionoecetes opilio*) // *J. Crust. Biol.* 1994. Vol. 14. P. 273–279.
- Hooper R.G.** A spring breeding migration of the snow crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius), into shallow water in Newfoundland // *Crustaceana*. 1986. Vol. 50 (3). P. 257–264.
- Huxley J.** Problems of relative growth. London. 1932. 276 pp.
- Ito K.** A few studies on the ripeness of eggs of zuwai-gani *Chionoecetes opilio* // *Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab.* 1963. №11. P. 65–76.
- Ito K.** Ecological studies on the edible crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius), in the Japan Sea. I. When do female crabs first spawn and how do they advance into the following reproductive stage // *Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab.* 1967. № 17. P. 67–84.
- Ito K.** Ecological studies on the edible crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius), in the Japan Sea. III. Age and growth as estimated on the basis of the seasonal changes in the carapace width frequencies and the carapace hardness // *Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab.* 1970. № 22. P. 81–116.
- Ivanov B.G.** Limb injuries in crabs in the western Bering Sea (Crustacea, Decapoda: Brachyura Majidae, Anomura Lithodidae) // *Arthropoda Selecta*. 1994. V. 3. № 3–4. P. 33–56.
- Jadamec L.S., Donaldson W.E., Cullenberg P.** Biological field techniques for *Chionoecetes* crabs. Fairbanks: Alaska Sea Grant College Program. 1999. 80 pp.
- Jensen G.C., Armstrong D.A., Williams G.** Reproductive biology of blue king crab, *Paralithodes platypus*, in the Pribilof Islands // *Proc. Int. King Crab Symp.* Anchorage, Alaska, Jan. 1985. 1985. P. 109–121.
- Jewett S.C.** Variations in some reproduction aspects of female snow crabs *Chionoecetes opilio* // *J. Shellfish Res.* 1981. № 1. P. 95–99.
- Jewett S.C.** Predation on crabs of the genus *Chionoecetes*: A literature review // In: *Proc. Int. Symp. genus Chionoecetes*. Lowell Wakefield Fish. Symp. Ser., Alaska Sea Grant Rep. 82–10. University of Alaska, Fairbanks, Alaska. 1982. P. 521–538.
- Jewett S.C., Powell G.C.** Summer food of the sculpins, *Myoxocephalus spp.* and *Hemilepidotus jordani*, near Kodiak Island, Alaska // *Mar. Sci. Commun.* 1979. № 5 (4–5). P. 315–331.
- Kanno Y.** Reproductive ecology of tanner crab in the South Western Okhotsk Sea // *Nippon Suisan Gakkashi*. 1987. V. 53. P. 733–738.

Kato G., Yamanaka I., Ochi A., Ogata T. General aspects on trawl fisheries in the Japan Sea // Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab. 1956. № 4. P. 1–331.

Kitani K. An oceanographic study of the Okhotsk Sea – Particularly in regard to cold waters // Bull. Far Seas Fish. Res. Lab. Hokkaido Univ. 1973. № 9. P. 45–76.

Kobayashi K. On spawning and hatching of water tank bred zuwai crabs and the process of growth of this species from the larval stage to adulthood // Saibaigyogyo Gijutsukaihatsu Kenkyu. 1983. Vol. 12 (1). P. 35–45.

Kon T. Fisheries biology of the Tanner crab. III. The density distribution and carapace width composition in relation to the depth // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1969. № 35 (7). P. 624–628.

Kon T. Fisheries biology of the Tanner crab. IV. The duration of the planktonic stages estimated by rearing experiments of larvae // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1970. № 36. P. 219–224.

Kon T. Studies on the life history of the zuwai crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius). Spec. Publ. Sado Mar. Biol. Stn., Niigata Univ. 1980. Ser. 2. 64 pp.

Kon T. On the planktonic larval life of the zuwai crab, *Chionoecetes opilio*, occurring along coasts of the Central Japan Sea // In: Proc. Int. Symp. genus *Chionoecetes*. Lowell Wakefield Fish. Symp. Ser., Alaska Sea Grant Rep. 82–10. University of Alaska, Fairbanks, Alaska. 1982. P. 137–156.

Kon T., Honma Y. Studies on the maturity of the gonad in some marine invertebrates – III. Seasonal changes in the ovary of the Tanner crab // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1970. № 36. P. 1021–1027.

Kon T., Nanba T. Some observations on the breeding of the tanner crab, *Chionoecetes opilio*, kept under laboratory conditions throughout a year // Aquaculture. 1968. Vol. 16. P. 137–143.

Kurata H. Larvae of Decapoda Crustacea of Hokkaido. II. Majidae // Bull. Hokk. Reg. Fish. Res. Lab. 1963. № 27. P. 25–31.

Lanteigne M. Distribution spatio-temporelle des larves de crabe appartenant aux genres *Chionoecetes* et *Hyas*, dans la baie des Chaleurs, Canada // M. Sc. Thesis, University of Moncton, Moncton. N.-B. 1985. 161 pp.

Lefebvre L., Brêthes J.-C. F. Food of early benthic stages of snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the southwestern Gulf of St. Lawrence // In: Proc. Int. Symp. king and tanner crabs. November 1989, Anchorage, Alaska. 1989. P. 273–282.

Lilly G.R. Interannual variability in predation by cod (*Gadus morhua*) on capelin (*Mallotus villosus*) and other prey off southern Labrador and northeastern Newfoundland // ICES Mar. Sci. Symp. 1991. V. 193. P. 133–146.

Livingston P.A. Interannual trends in Pacific cod, *Gadus macrocephalus*, predation on three commercially important crab species in the eastern Bering Sea // Fish. Bull. 1989. V. 87. № 4. P. 807–827.

Livingston P.A., Ward A., Lang G.M., Yang M. Groundfish food habits and predation on commercially important prey species in the eastern Bering Sea from 1987 to 1989 // NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-11. 1993. 192 pp.

Lovrich G.A., Sainte-Marie B. Cannibalism in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) (Brachyura: Majidae), and its potential importance to recruitment // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1997. V. 211. P. 225–245.

Lovrich G.A., Sainte-Marie B., Smith B.D. Depth distribution and seasonal movements of *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) in Baie Sainte-Marguerite, Gulf of Saint Lawrence // Can. J. Zool. 1995. Vol. 73. P. 1712–1726.

- MacGinitie G.E.** Distribution and ecology of the marine invertebrates of Point Barrow, Alaska // Smithsonian Miscell. Collect. 1955. V. 128. № 9. 201 pp.
- Maynard D.R., Robichaud D.A.** Short term movements of snow crabs (*Chionoecetes opilio*) in Bay of Islands, Newfoundland, as monitored by ultrasonic tracking // Can. Atl. Fish. Sci. Adv. Comm. Res. Doc. 1986. № 50. 15 pp.
- McBride J.** Tanner crab tag development and tagging experiments 1978–1982 // In: Proc. Int. Symp. genus *Chionoecetes*. Lowell Wakefield Fish. Symp. Ser., Alaska Sea Grant Rep. 82–10. University of Alaska, Fairbanks, Alaska. 1982. P. 383–403.
- Miller R.J.** Effectiveness of crab and lobster traps // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. Vol. 47. P. 1228–1251.
- Miller R.J., O'Keefe P.** Seasonal and depth distribution, size, and molt cycle of the spider crabs *Chionoecetes opilio*, *Hyas araneus*, and *Hyas coarctatus* in a Newfoundland bay // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1981. № 1003. 22 pp.
- Miller R.J., Watson J.** Growth per molt and limb regeneration in the spider crab, *Chionoecetes opilio* // J. Fish. Res. Board Can. 1976. Vol. 33. P. 1644–1649.
- Moriyasu M., Conan G.Y.** Aquarium observation on mating behavior of snow crab, *Chionoecetes opilio* // Int. Counc. Explor. Sea C.M. 1988. № 9. 20 pp.
- Moriyasu M., Mallet P.** Molt stages of the spider crab, *Chionoecetes opilio*, by observation of morphogenesis of setae on the maxilla // J. Crust. Biol. 1986. № 6. P. 709–718.
- Moriyasu M., Wade E., Sinclair A., Chiasson Y.** Snow crab, *Chionoecetes opilio*, stock assessment in the southwestern Gulf of St. Lawrence by bottom trawl survey // In: Proceedings of the North Pacific Symposium on invertebrates stock assessment and Management. Edited by G.S. Jamieson and A. Campbell. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 1998. № 125. P. 29–40.
- Motoh H.** Laboratory-reared zoeae and megalopae of zuwai crab from the Sea of Japan // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1973. № 39. P. 1223–1230.
- Motoh H.** The larval stages of the genus *Chionoecetes*: *C. opilio* and *C. japonicus* reared in the laboratory // In: Proceedings of the International Symposium on the Genus *Chionoecetes*, May 3–6, Anchorage, Alaska. Alaska Sea Grant Report No. 82–10. 1982. P. 119–136.
- O'Halloran M.J.** Moulting cycle changes and the control of moulting in the male snow crab, *Chionoecetes opilio* // M. Sc. thesis, Dalhousie University, Halifax, N.S. 1985. 183 pp.
- O'Halloran M.J., O'Dor R.K.** Moulting cycle of male snow crabs, *Chionoecetes opilio*, from observations of external features, setae changes, and feeding behavior // J. Crustacean Biol. 1988. Vol. 82. P. 164–176.
- Ogata T.** Studies on the population biology of the edible crab, *Chionoecetes opilio* O. Fabricius in the Japan Sea region // Kaiyo Kagaku (Mar. Sci. Mon.). 1973. Vol. 5 (3). P. 27–33.
- Orlov A.M.** The diets and feeding habits of some deep-water benthic skates (Rajidae) in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka // Alaska Fish. Res. Bull. 1998. № 5 (1). P. 1–17.
- Otto R.S.** Assessment of the eastern Bering Sea snow crab, *Chionoecetes opilio*, stock under the terminal molting hypothesis // In: Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 1998. № 125. P. 109–124.

Paul A.J., Adams A.E., Paul J.M., Feder H.M. Some aspects of the reproductive biology of the crab *Chionoecetes bairdi*. Univ. Alaska, Fairbanks, Sea Grant Rep. 83-1. 1983. 32 pp.

Pereyra W.T. The bathymetric and seasonal distribution, and reproduction of adult tanner crabs, *Chionoecetes tanneri* Rathbun (Brachyura: Majidae), off the northern Oregon coast // Deep-Sea Res. 1966. Vol. 13. P. 1185–1205.

Powles H.W. Observations on the biology of two species of spider crabs, *Chionoecetes opilio* and *Hyas araneus*, in the Gulf of St. Lawrence // Fish. Res. Board Can. MS Rep. 1966. Ser. 884. 36 pp.

Powles H.W. Distribution and biology of the spider crab *Chionoecetes opilio* in the Magdalen shallows, Gulf of St. Lawrence // Fish. Res. Board Can. MS Rep. 1968. Ser. 997. 106 pp.

Rathbun M.J. New species and subspecies of spider crabs // Proceed. U. S. Nat. Mus. Bull. 64. Art. 14. 1924. P. 1–5.

Rathbun M.J. The spider crabs of America // Bull. U. S. Nat. Mus. 1925. V. 129. P. 232–252.

Robichaud D. Ecologie du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) juvenile au large des cotes nord-ouest du Cap-Breton, et ses interactions avec la morue (*Gadus morhua*) et la raie (*Raja radiata*) // Thèse de maîtrise, Université de Moncton, Moncton, Canada. 1985. 168 pp.

Robichaud D.A., Elner R.W., Bailey R.F.J. Differential selection of crab *Chionoecetes opilio* and *Hyas spp.* as prey by sympatric cod *Gadus morhua* and thorny skate *Raja radiata* // Fish. Bull. 1991. № 89. P. 669–680.

Röhrs M. Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung // Z. wiss. Zool. 1959. V. 162. № 1. P. 1–95.

Röhrs M. Allometrieforschung und biologische Formanalyse // Z. Morphol. Anthropol. 1961. V. 51. P. 289–321.

Sainte-Marie B. Reproductive cycle and fecundity of primiparous and multiparous female snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the northwest Gulf of Saint Lawrence // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. Vol. 50. P. 2147–2156.

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

Sainte-Marie B., Dufour R., Desjardins C. Beaching of snow crabs (*Chionoecetes opilio*) on the north shore of the Gulf of Saint Lawrence // Nat. Can. (Que.). 1988. Vol. 115. P. 105–109.

Sainte-Marie B., Hazel F. Moulting and mating of snow crabs, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius), in shallow waters of the northwestern Gulf of Saint Lawrence // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1992. Vol. 49. P. 1282–1293.

Sainte-Marie B., Lovrich G.A. Delivery and storage of sperm at first mating of female *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) in relation to size and morphometric maturity of male parent // J. Crustacean Biol. 1994. Vol. 14 (3). P. 508–521.

Sainte-Marie B., Raymond S., Brêthes J.-C. Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. Vol. 52. P. 903–924.

Sainte-Marie G., Sainte-Marie B. Morphology of the spermatheca, oviduct, intermediate chamber, and vagina of the adult snow crab (*Chionoecetes opilio*) // Can. J. Zool. 1998. Vol. 76. P. 1589–1604.

Sainte-Marie G., Sainte-Marie B. Reproductive products in the adult snow crab (*Chionoecetes opilio*). I. Observations on spermiogenesis and spermatophore formation in the vas deferens // Can. J. Zool. 1999a. Vol. 77. P. 440–450.

Sainte-Marie G., Sainte-Marie B. Reproductive products in the adult snow crab (*Chionoecetes opilio*). II. Multiple types of sperm cells and of spermatophores in the spermathecae of mated females // Can. J. Zool. 1999b. Vol. 77. P. 451–462.

Sainte-Marie B., Rondeau A., Gilbert D. Temperature-dependent development of snow crab embryos // Crabs in cold water regions: biology, management, and economics. Abstracts 19th Lowell Wakefield Symposium. Anchorage, Alaska, USA. 2001. P. 62.

Sainte-Marie G., Sainte-Marie B., Sevigny J.-M. Ejaculate-storage patterns and the site of fertilization in female snow crabs (*Chionoecetes opilio*; Brachyura, Majidae) // Can. J. Zool. 2000. Vol. 78. P. 1902–1917.

Sainte-Marie B., Sevigny J.-M., Smith B.D., Lovrich G.A. Recruitment variability in snow crab (*Chionoecetes opilio*): pattern, possible causes, and implications for fishery management // In: High latitude crabs: Biology, management, and economics. University of Alaska Sea Grant, AK-SG-96-02, Fairbanks. 1996. P. 451–478.

Squires H.J. Decapod Crustacea of the Beaufort Sea and arctic waters eastward to Cambridge Bay, 1960–1965 // J. Fish. Res. Board of Can. 1969. Vol. 26. №7. P. 1899–1918.

Squires H.J. Decapod Crustacea of the Atlantic coast of Canada // Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 1990. №221. 532 pp.

Somerton D.A. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1980. Vol. 37. P. 1488–1494.

Somerton D.A. Bipartite breeding: a hypothesis of the reproductive pattern in Tanner crabs // In: Proc. Int. Symp. genus *Chionoecetes*. Lowell Wakefield Fish. Symp. Ser., Alaska Sea Grant Rep. 82–10. University of Alaska, Fairbanks, Alaska. 1982. P. 283–289.

Somerton D.A., Meyers W.S. Fecundity differences between primiparous and multiparous female Alaskan tanner crab (*Chionoecetes bairdi*) // J. Crustacean Biol. 1983. Vol. 3. P. 183–187.

Starr M., Therriault J.-C., Conan G.Y., Comeau M., Robichaud G. Larval release in a sub-euphotic zone triggered by sinking phytoplankton particles // J. Plank. Res. 1994. Vol. 16. P. 1137–1147.

Taylor D.M. A recent development in tagging studies on snow crab, *Chionoecetes opilio* in Newfoundland-retention of tags through ecdysis // In: Proc. Int. Symp. genus *Chionoecetes*. Lowell Wakefield Fish. Symp. Ser., Alaska Sea Grant Rep. 82–10. University of Alaska, Fairbanks, Alaska. 1982. P. 405–417.

Taylor D.M., Hoenig J.M. Growth per molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio*, from Conception and Bonavista Bays, Newfoundland // Fish. Bull. U. S. 1990. №88. P. 753–760.

Taylor D.M., Warren W.G. Male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788), weight-width relationships: An exercise in multi-source regression // J. Shellfish. Res. 1991. Vol. 10. P. 165–168.

Taylor D.M., Hooper R.G., Ennis G.P. Biological aspects of the spring breeding migration of snow crabs, *Chionoecetes opilio*, in Bonne Bay, Newfoundland (Canada) // Fish. Bull. 1985. №83. P. 707–711.

Urbani N., Sainte-Marie B., Seigny J.-M., Zadworny D., Kuhnlein U. Sperm competition and paternity assurance during the first breeding period of female snow crab (*Chionoecetes opilio*) (Brachyura: Majidae) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1998. V. 55. P. 1104–1113.

Vernet-Cornubert G. Biologie générale de *Pisa tetraodon* (Pennant) // Bull. Inst. Océanogr. Monaco. 1958. V. 1113. P. 1–52.

Watson J. Biological investigations on the spider crab, *Chionoecetes opilio* // In: Proceedings of Meeting on Atlantic crab fisheries development. Can. Fish. Rep. 1969. №13. P. 24–47.

Watson J. Maturity, mating, and egg laying in the spider crab, *Chionoecetes opilio* // J. Fish. Res. Board Can. 1970a. Vol. 27. P. 1607–1616.

Watson J. Tag recaptures and movements of adult male snow crab *Chionoecetes opilio* (O. Fabr.) in the Gaspé region of the Gulf of St. Lawrence // Fish. Res. Board Can. Tech. Rep. 1970b. № 204. 16 pp.

Watson J. Ecdysis of the snow crab, *Chionoecetes opilio* // Can. J. Zool. 1971. Vol. 49. P. 1025–1027.

Watson J. Mating behavior in the spider crab, *Chionoecetes opilio* // J. Fish. Res. Board Can. 1972. Vol. 29. P. 447–449.

Yamasaki A., Kuwahara A. The terminal molt of male snow crab in the Japan Sea // Nippon Suisan Gakkaishi. 1991. Vol. 57 (10). P. 1839–1844.

Yasuda T. Feeding habits of the zuwai-gani, *Chionoecetes opilio elongatus*, in Wakasa Bay. I. Specific composition of stomach contents // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1967. № 33. P. 315–319.

Yoshida H. On the reproduction of useful crabs in North Korea (II) // Suisan Kenkyushi. 1941. № 36. P. 116–121.

Yosho I., Nagasawa T., Konishi K. Larval distribution of *Chionoecetes* (Majidae, Brachyura) in the Sado Strait, Sea of Japan // In: High latitude crabs: Biology, management, and economics. University of Alaska Sea Grant, AK-SG-96-02, Fairbanks. 1996. P. 199–208.

А.Н. Карасёв

КРАБ-СТРИГУН ОПИЛИО СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ
(ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ, ЗАПАСЫ, ПРОМЫСЕЛ)

Корректор *А.К. Андреева*

Компьютерная верстка *Е.Ю. Устимчук*

Подписано в печать 26.03.2014 г. Формат 70×100/8. Бумага офсетная.
Гарнитура Times. Печать офсетная. Усл.-печ. л. 22,55. Тираж 100. Заказ № 2.
Отпечатано в ООО «Типография», 685000, г. Магадан, пл. Горького, 9.