



Федеральное агентство по рыболовству  
(Росрыболовство)  
ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ  
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ  
(ФГБНУ «ВНИРО»)



**Е.А. МЕТЕЛЁВ**

**РАВНОШИПЫЙ КРАБ  
СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ  
ОХОТСКОГО МОРЯ**

**Москва  
Издательство ВНИРО  
2024**

**E.A. METELYOV**

**GOLDEN KING CRAB  
LITHODES AEQUISPINUS  
OF THE NORTHERN PART  
OF THE SEA OF OKHOTSK**

**VNIRO  
2024**

УДК 595.384.2(265.53)  
ББК 47.2

Ответственный редактор: Колпаков Н.В., доктор биологических наук

*Рецензенты:*

А.А. Смирнов, главный научный сотрудник отдела морских рыб Дальнего Востока Департамента морских и пресноводных рыб России ФГБНУ «ВНИРО», доктор биологических наук,

Д.О. Сологуб, начальник отдела промысловых беспозвоночных и водорослей ФГБНУ «ВНИРО», кандидат биологических наук,

Н.И. Селин, старший научный сотрудник Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, кандидат биологических наук.

**Метелёв Е.А.**

М 54 Равношипый краб северной части Охотского моря / Е.А. Метелёв. М.: Издательство ВНИРО. 2024. 176 с.

ISBN 978–5–85382–540–6

Впервые получены и обобщены многолетние фактологические материалы по различным аспектам биологии: размерно-массовому составу, плодовитости, питанию, травмированности и др.; пространственному и вертикальному распределению, срокам наступления половозрелости и нерестовым циклам равношипного краба — одного из основных промысловых видов крабов северной половины Охотского моря. Приведены данные по мечению и миграционной активности, установлены основные векторы перемещения. Исследованы такие важные характеристики вида как морфологическая изменчивость, функциональная структура популяции и степень обособленности североохотоморской популяции по отношению к другим известным группировкам вида. Дана оценка промыслового запаса, приведены данные промыслового использования. Разработаны меры регулирования промысла, обосновано применение статистической модели для прогноза промыслового запаса, удовлетворяющей принципам рационального ведения промысла, установлены биологические ориентиры правила регулирования промысла. Исследован состав паразитофауны равношипного краба, приведены оценки экстенсивности инвазии, дана оценка влияния паразитов на состояние популяции. Данная монография интересна тем, что представляет собой первую научную сводку по равношипному крабу, обитающему на огромной акватории северной части Охотского моря. Книга предназначена для специалистов-карцинологов рыбохозяйственных организаций, работников природоохранных органов, заповедного дела, преподавателей и студентов биологического профиля, рыбопромышленников.

Ключевые слова: равношипый краб, распределение, структура популяции, воспроизводство, миграции, численность, запас, промысел.

ISBN 978-5-85382-540-6

© ФГБНУ «ВНИРО», 2024  
© Метелёв Е.А., 2024

**Metelyov E.A.**

M51 Golden king crab *Lithodes aequispinus* of the northern part of the sea of Okhotsk. M: VNIRO, 2024. 176 p.

ISBN 978-5-85382-540-6

For the first time long-term observation materials on various aspects of biology have been obtained and summarized, such as, size and mass, fertility, nutrition, injury, etc.; spatial and vertical distribution, sexual maturity timing and spawning cycles of the golden king crab — one of the main commercial species of crabs in the northern part of the Sea of Okhotsk. Data on eggs laying and migration activity, major relocation vectors are shown. Such important characteristics as morphological changes, functional population structure and northern okhotomorsk golden king crab population isolation towards other groups of the species are studied.

Commercial stocks are calculated; data on fishing capacity are given. Measures of fishing regulation are formulated; reasons to application of statistic model of commercial stock forecast satisfying the concepts of rational fishing are provided, as well as biological rules of commercial fishing regulation are set.

The composition of the parasitic fauna of the golden king crab is studied; the extent of invasion is calculated, and the influence of parasites on the state of the population is researched. The monograph represents the first scientific report on the king crab living in the vast water area of the northern part of the Sea of Okhotsk. The book is intended for carcinology specialist of fishery industry, workers of environmental authorities, reserve management, teachers and students of biology, and fishing industry.

Keywords: golden king crab, distribution, population structure, reproduction, migration, abundance, stock, commercial fishing.



## Введение

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

В написании окончания латинского видового названия равношипого краба и дате его описания в конце прошлого и начале текущего столетия существовала некоторая неясность. Причина противоречия между датами опубликования связана с тем, что сборник под названием «*Proceeding of the United States National Museum*», включающий описание равношипого краба, представляет собой собрание отдельных статей с различными датами опубликования. Несмотря на то, что на титульной странице сборника стоит дата 1895 г., это не означает, что она относится ко всем статьям, некоторые из них были опубликованы в 1894 г. Недоразумение, скорее всего, связано с тем, что в колонтитуле статьи Бенедикта стоит «1894», одновременно с этим © в оглавлении сборника указано, что статья была напечатана 29 января 1895 г. Копии каждой статьи были опубликованы отдельно, ещё до выхода всех его томов в свет (Shirley, 2002).

Причина неразберихи с написанием видового названия менее очевидна. Через год после описания равношипого краба Бенедиктом, Эжен Л. Бувьё (1896) по неясным причинам изменил его на *L. aequispina*. С тех пор ошибки в датировке и написании видового названия являлись спорным вопросом, ввиду того, что они укоренились в многочисленных отечественных и зарубежных публикациях и таксономических изданиях.

Томас С. Ширли (2002), проанализировав правомерность двух точек зрения, пришел к следующему выводу (цит.): «Изначально этому виду краба было присвоено название *L. aequispinus*, и, по сути, причины для изменения видового названия не существуют». Позже в публикации «*American*

*Fisheries Scientific*» появится аннотация, в которой будет сказано, что название *Lithodes aequispina* является неправильным, равно как и год его опубликования 1894. Таким образом, правильным научным названием равношипного краба и датой его опубликования является *Lithodes aequispinus* Benedict, 1895.

Исследуемый объект относится к крупному систематическому роду *Lithodes* (Latreille, 1806), в который в настоящее время входят 54 вида крабов (данные сайтов «World Register of Marine Species» <http://marinespecies.org/>, «Integrated Taxonomic Information System» <http://itis.gov/>, «Encyclopedia of Life» <http://eol.org/> и некоторых других). Следует отметить, что в последние годы этот список пополняется в основном видами из Антарктики (Бирштейн, Виноградов, 1967, 1972; Аносов, 2012). Первые сведения о равношипном крабе из Охотского моря приводятся в таксономических и обобщающих работах по исследованиям ракообразных (Макаров, 1938; Виноградов, 1941, 1947, 1950).

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

Добыча равношипного краба началась в 1968 г. в центральной части Охотского моря в рамках межправительственного соглашения, заключённого с японской стороной. За более чем полувековой период промысловой эксплуатации дважды происходило истощение запасов краба на уже ставших к тому времени традиционными участках добычи. Для рационального использования и сохранения запасов применялись различные меры регулирования его промысла: увеличение промысловой меры, снижение коэффициента промыслового изъятия, введение запрета на промышленный лов на локальной акватории. Комплекс своевременных предпринятых мер позволил сохранить запасы равношипного краба на уровне, обеспечивающем в настоящее время широкомасштабный промысел.

Мясо равношипного краба несколько уступает по вкусовым свойствам камчатскому *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) и синему *P. platypus* (J.F. Brandt in von Middendorf, 1851) крабам, однако также обладает превосходными гастрономическими качествами. Продукция из него длительный период пользуется стабильно высоким спросом на мировых рынках: значительная часть продукции из равношипного краба поставляется на североамериканский рынок (США, Канада) и, в меньшей степени, в страны юго-восточной Азии (Япония, Ю. Корея, КНР). В 2017 г. объём российского



экспорта только в США составил около 2 тыс. т крабов (<http://fishnet.ru>). В последние годы наблюдается устойчивая тенденция увеличения мировых цен на продукцию из равношипого краба: стоимость готовой продукции на североамериканском рынке в 2017–2018 гг. в среднем составляла около 25–28 долларов США за один кг. В 2022–2023 гг. стал наблюдаться стремительный рост поставок равношипого краба на международные рынки в живом виде и, в первую очередь, в Китайскую Народную Республику.

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

Равношипый краб — один из самых массовых видов крабов-литодид, обитающих в Дальневосточных морях. Он широко распространён в Северной Пацифике: встречается у центральной Японии, в Охотском и Беринговом морях, распространён до берегов Британской Колумбии (Канада) (Родин, 1970; Слизкин, 1974; Низяев, 1992; Клитин, 1993; Butler, Hart, 1962; Hiramoto, Sato, 1970; Sloan, 1985a; Wolotira et al., 1993; Blau et al., 1996).

Исследуемый объект — один из немногих видов крабов, часть ареала которого занимает обширную площадь материкового склона северной части Охотского моря, в центральной и северо-западных частях моря (на глубинах от 250 до 350 м) он обитает совместно с крабом-стригуном опилио *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788). Оба вида образуют плотные скопления, на которых часто ведётся их двувидовой промысел (Афанасьев и др., 2000). В северо-восточной части моря край ареала равношипого краба пересекается с таковыми синего *P. platypus* и камчатского *P. camtschaticus* крабов. В глубоководной части материкового склона равношипый краб обитает вместе с крабом-стригуном ангулятусом *C. angulatus* Rathbun, 1924.

В северной части Охотского моря обитает самая многочисленная группировка краба, на которой более полувека базируется промысел. В Северо-Охотоморской рыбопромысловой подзоне (далее — СОМ), большая часть которой располагается в северной части моря, равношипый краб занимает второе место по объёмам вылова после краба-стригуна опилио, а среди крабов-литодид — первое. Доля североохотоморского краба в структуре

общего допустимого улова (далее — ОДУ) всего дальневосточного рыбохозяйственного бассейна составляет 65%. В добыче равношипного краба ежегодно участвуют до 15 судов-краболовов. Ресурсы краба обеспечивают рабочие места, а также налоговые отчисления, которыми пополняются бюджеты разных уровней.

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

В российских водах наиболее полно исследована биология равношипного краба, обитающего в районе Курильских островов (Клитин, Низяев, 1999; Низяев, Клитин, 2002; Низяев, 2002а, б, 2005 и др.). Имеются сведения о его пространственном распределении на материковом склоне Охотского моря (Родин, 1970; Низяев, 1992) и в северо-западной части Берингова моря (Слизкин, Сафронов, 2000). В северной части Охотского моря изучены особенности биологии, размерный состав, влияние декомпрессии на смертность крабов, заражённость паразитами и условия его обитания (Михайлов, Овсянников, 1984; Афанасьев и др., 1998; Долженков, Жигалов, 2001; Журавлёв, Крылов, 1998, 2001; Слизкин, 2002; Михайлов и др., 2003; Живоглядова, 2004; Михайлов, Посвятовская, 2004; Васильев, 2009).

Несмотря на имеющийся объём исследований, без детального изучения пространственного распределения размерно-функциональных групп краба, выяснения миграционной активности, весьма сложно сформировать целостное представление о жизненном цикле исследуемого объекта. Понимание биологии равношипного краба и функциональной структуры ареала позволят оценить репродуктивные возможности и более эффективно управлять его промыслом.

Цель настоящей работы: изучить функциональную структуру ареала равношипного краба, обитающего в северной части Охотского моря. В задачи исследования входило: изучить распределение равношипного краба, с уточнением границ скоплений различных размерно-функциональных групп; оценить миграционную активность крабов, выявить особенности генеральных перемещений; определить линейные размеры достижения половой зрелости, плодовитость, описать нерестовый и линочные циклы, найти параметры группового роста крабов, изучить спектр питания, провести визуальный учёт инвазированных крабов и оценить их распространённость; выяснить функциональную структуру ареала равношипного краба в северной части Охотского моря; дать практические рекомендации по совершенствованию промыслового использования промысловых запасов исследуемой популяции.

# Глава 1.

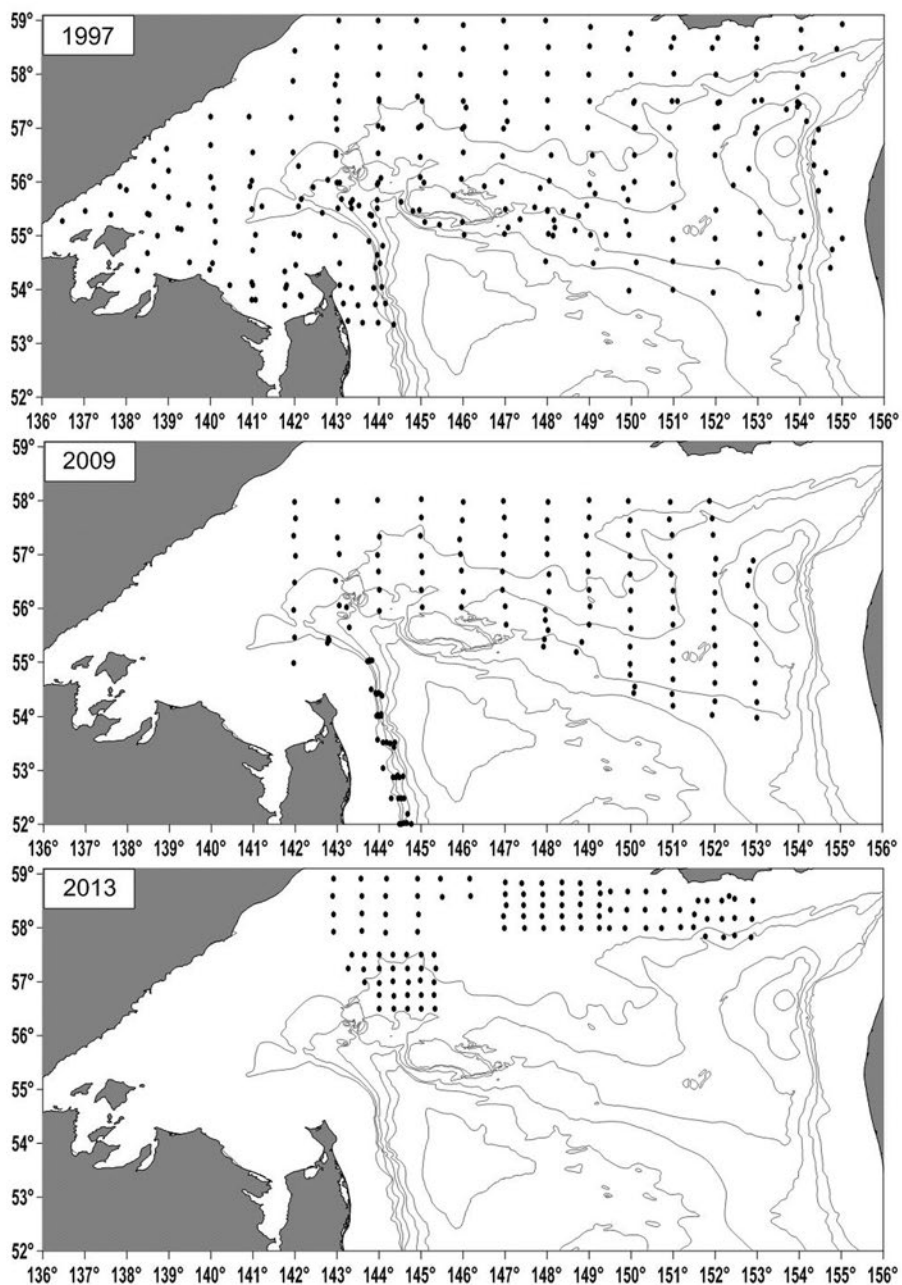
## Материал и методика исследований

### МЕТОДЫ СБОРА ДАННЫХ

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

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

Судно	Год и сроки работ	Район работ	Кол-во станций	Кол-во экз.
РТМ «Магадан»	1997 24.07–06.08	55°00'–59°00' с. ш., 142°59'–155°04' в. д.	85	184
СТМ «ТИНРО»	1997 24.08–25.09	53°28'–58°27' с. ш., 137°59'–154°46' в. д.	113	250
СТР «Дмитрий Песков»	1997 9.07–19.07	53°21'–56°05' с. ш., 136°28'–149°53' в. д.	64	46
СТМ «ТИНРО»	2009 1.08–11.09	51°36'–58°01' с. ш., 141°57'–153°01' в. д.	156	682
РКМРТ «Акваресурс»	2013 1.08–30.09	56°29'–58°56' с. ш., 142°52'–152°56' в. д.	110	148



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

Траловые съёмки 1997 г. были организованы ТИНРО-Центром (ныне Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»)) в рамках комплексного изучения экосистемы Охотского моря и проводились одновременно

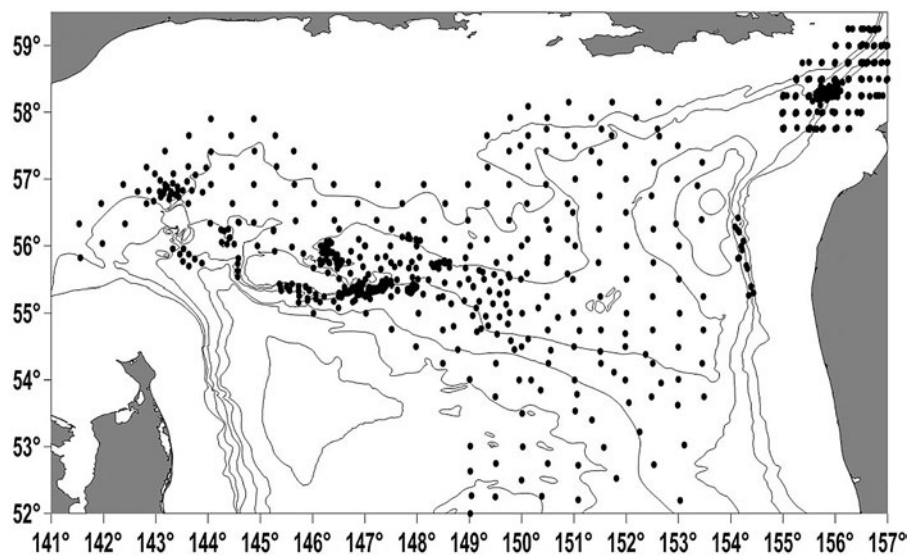
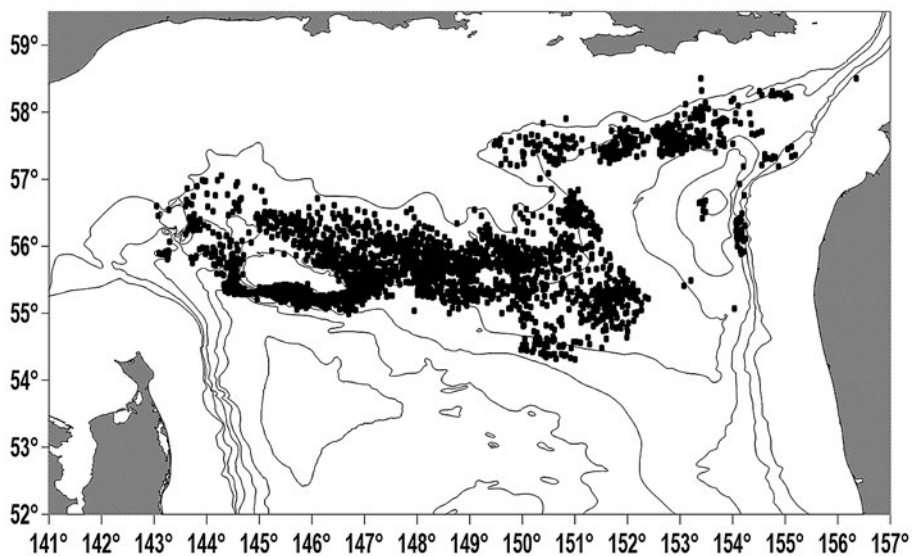


Рис. 2. Схема станций ловушечных съёмов, выполненных в 2008, 2010–2015, 2017–2018 гг.

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

Судно	Год и сроки работ	Район работ	Кол-во станций	Кол-во экз.
НИС «Зодиак»	2008 8.07–22.11	55°16'–56°22' с. ш., 144°14'–148°38' в. д.	181	3678
	2010 9.06–28.06, 7.09–17.09	55°09'–56°44' с. ш., 144°34'–154°42' в. д.	68	8060
	2011 12.09–6.10, 29.11–8.12	55°40'–57°45' с. ш., 149°58'–154°19' в. д.	10	361
	2012 12.07–6.08, 11.10–2.11	55°35'–58°23' с. ш., 141°32'–152°38' в. д.	106	1138
	2014 24.10–10.12	53°45'–57°30' с. ш., 146°00'–153°30' в. д.	82	4207
	2015 16.10–6.11	51°30'–55°36' с. ш., 148°41'–150°30' в. д.	27	750
	2018 25.05–16.07	50°21'–55°57' с. ш., 143°19'–153°25' в. д.	85	5973
СКЯМ «Сивинд», СКЯМ «Одиссей-1»	2013 2.05–7.05	57°45'–59°16' с. ш., 154°58'–157°22' в. д.	55	134
	2014 30.04–6.05	57°45'–59°16' с. ш., 155°00'–157°31' в. д.	55	209
СКЯМ «Сивинд», СРТМ «Спарта»	2015 12.04–11.06	57°45'–59°15' с. ш., 155°00'–157°30' в. д.	145	225
СРТМ «Угулан»	2017 2.04–10.04	57°44'–59°01' с. ш., 154°59'–157°31' в. д.	36	761



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

на нескольких судах. Траловая съёмка 2009 г. также выполнялась специалистами ТИНРО-Центра. Донная траловая съёмка 2013 г. осуществлялись сотрудниками МагаданНИРО.

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

В то же время, вследствие сравнительно редкой сетки траловых станций (как правило, большая часть тралений выполнялась с шагом около 30 морских миль) и весьма дискретного распределения крабов, оценённые запасы на некоторых участках материкового склона оказались заниженными. Кроме того, выполнение тралений в районах со сложным рельефом дна (например, склоны банки Кашеварова), а также на жёстких и задёвистых грунтах сложная, а в некоторых случаях — невыполнимая задача. Также при малом количестве крабов в траловых сборах (всего проанализировано в трёх траловых съёмках 1310 экз.) сложно судить о размерно-половом составе или других биологических особенностях изучаемого объекта. Ловушечные сборы при массовости полученного материала (проанализировано более 297 тыс. экз.) позволяют более детально увидеть пространственно-временные особенности в распределении

крабов, получить подробную информацию о биологических особенностях изучаемого объекта. Основное достоинство ловушечных сборов при изучении равношипного краба — возможность сбора данных на сложных для выполнения донных тралений грунтах. Однако ловушечные сборы также имеют свои недостатки, наиболее значимый из которых — селективность собираемого материала в зависимости от физиологического состояния крабов (облавливаются только активно питающиеся крабы). Кроме того, немаловажную роль играет ограниченность максимальных уловов, обусловленная конструктивными особенностями ловушек (при оценке плотностных показателей) (Низяев, 2005).

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

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

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

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

Результаты ловушечного лова представлены в экземплярах на одну конусовидную ловушку. Для достижения единообразия и удобства анализа представляемого материала, уловы из ловушек двух конструкций были приведены к одному знаменателю (конусовидной) с учётом соотношения их эффективных площадей облова (прямоугольной — 16100 м<sup>2</sup>, конусовидной — 3300 м<sup>2</sup>) (Михайлов и др., 2003; Мельник и др., 2014).

В качестве приманки в ловушках чаще всего использовалась свежемороженая сельдь, которая в измельчённом или рубленом виде помещалась

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

Для проведения биологических анализов на ловушечных станциях в период выполнения съёмки, мониторинга и промыслового лова отбиралось не менее 100 крабов и весь улов — на траловых станциях. Каждая проба крабов бралась из нескольких последовательно идущих друг за другом ловушек. Для большей части ловушечных сборов указывались количество отобранных для анализа ловушек, а также точные координаты и глубина их постановки. Биологический анализ проводился по общепринятой на Дальнем Востоке методике (Родин и др., 1979) с некоторыми дополнениями, касающимися травмированности, учёта паразитов, комменсалов, стадий репродуктивного цикла самок и др. Все измерения производились штангенциркулем. Биологический анализ включал:

- определение пола (визуально по форме абдомена: у самцов он имеет выраженную симметричную треугольную форму, у самок — несимметричную овальную форму);
- измерение ширины карапакса (ШК) самцов и самок с точностью до 1 мм;
- измерение высоты большей клешни у самцов, расположенной преимущественно с правой стороны тела, с точностью до 0,1 мм;
- взвешивание с точностью до 10–50 г на весах пружинного типа, при возможности использовались судовые морские электронные весы с демпферным устройством с точностью до 2–5 г («Marel 1100» (Исландия));
- определение стадий линочного цикла (сокращённо СЛЦ) у самцов и самок;
- определение стадий репродуктивного цикла самок;
- точное положение отсутствующих и регенерированных конечностей;
- регистрация паразитов; по наличию эктосомы (или экстерны, представляющей собой объёмистый мешочек вытянутой фасолевидной формы и выполняющей функцию размножения паразита (Марченков, 2001)) под абдоменом краба или её корешка, отмечали заражённость особей корнеголовым ракообразным *Briarosaccus callosus* Boschma, 1930, также регистрировалась стадия развития и количество эктосом паразита (Приложение 2);
- при визуальном определении в полости тела крабов сгустков творожистой консистенции белого цвета, видимых через покровы тела, или



наличие белёсых мышечных волокон, отмечали особей, заражённых тканевыми паразитами *Thelohania* sp. (Sprague et al., 1992; Brown, Adamson, 2006, Рязанова, Метелёв, 2010) и *Ameson* sp. (Sprague et al., 1968; Vivares, Azevedo, 1988; Canning et al., 2002; Метелёв, Рязанова, 2013), принадлежащими к отряду Microsporidia.

– проводился осмотр жаберной полости на предмет присутствия кладок рыб семейства Liparidae (Приложение 3).

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

– к 1-й СЛЦ относились линяющие особи с мягким панцирем, в ловушечных уловах крабы на этой стадии, как правило, отсутствовали;

– во 2-й СЛЦ крабы имели тонкий и хрупкий панцирь, мерусы не выдерживали массы тела, ткани мышц сильно обводнены, наполнение конечностей мясом минимальное;

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

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

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

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

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

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

- «яйца оранжевые» (ЯО) — на плеоподах присутствуют новые яйца оранжевого или желтоватого цвета без глазков эмбрионов;
- «яйца оранжевые с глазком» (ЯОГ) — на плеоподах присутствуют яйца, внутри которых видны малозаметные глазки эмбрионов;
- «яйца глазчатые» (ЯГ) — на плеоподах присутствуют яйца с развитыми личинками, глазок эмбриона хорошо различим;
- «выпуск личинок» (ВЛ) — кратковременная стадия, на плеоподах имеются яйца с развитыми эмбрионами, а также оболочки лопнувших яиц, которые вместе с волосками плеопод образуют тёмно-зелёную массу;
- «личинки выпущены» (ЛВ) — на плеоподах присутствует густая масса, образованная волосками плеопод и остатками оболочек яиц;
- «межнерестовая стадия» (МС) — на плеоподах нет яиц, волоски плеопод жёлто-зелёного или зелёно-коричневого цвета, волоски могут быть как густые, так и редкие, внутренняя гонада развита (Приложение 5).

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

- «ювенильная самка» (ЮВ) — волоски плеопод жёлтого цвета, короткие; abdomen тесно прижат к телу;
- «яловая самка» (ЯЛ) — на плеоподах нет яиц, гонады полные и имеют белый цвет или вкрапления белого цвета (при определении яловости вскрывалась брюшная полость самки); у самок с подобными признаками начался процесс резорбции ооцитов;
- «псевдояловая самка» (ПЯ) — половозрелая самка с недавно сменившимся панцирем, внутренняя гонада белая, с неразвитыми ооцитами (при определении псевдояловости вскрывалась брюшная полость самки), abdomen чашеобразный, на плеоподах яйца отсутствуют, либо их крайне мало, волоски плеопод жёлтого цвета; у псевдояловой самки по какой-либо причине осыпались яйца, и она оказалась исключённой из процесса воспроизводства на следующий год;
- также регистрировались самки с неоплодотворёнными ооцитами и с погибшими эмбрионами (Приложение 6).

Для выявления характера и протяжённости миграций крабов проводилось их мечение на нескольких участках исследуемого района. При выполнении мечения использовались номерные пластиковые метки, которые на первом этапе работ ставились в правую жаберную область карапакса, а позже — в мускульный тяж, соединяющий карапакс и abdomen, с помощью специального устройства для маркировки товаров. Метки, поставленные в карапакс, были «временными», закреплённые в мускульный тяж при смене крабом панциря сохранялись (Метелёв, 2010, 2012а). Общий объём

помеченных метками разных типов крабов составил 8219 экз., повторно пойманных крабов с метками — 147 экз. (возврат 1,8%).

### МЕТОДЫ ОБРАБОТКИ ДАННЫХ

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

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

Для определения реализованной плодовитости равношипого краба использованы кладки яиц от 372 самок, собранные в типичных районах их обитания в 2007–2015 годах. Яйца отбиралась вместе с плеоподами. Для фиксации проб использовался 5%-ный формалин, в некоторых случаях пробы замораживались. Перед взвешиванием в лабораторных условиях яйца отделяли от плеопод и подсушивали на фильтровальной бумаге. Абсолютная реализованная плодовитость (АП) определялась весовым методом (Иогансен, 1955; Анохина, 1969; Спановская, Григораш, 1976), т. е. подсчитывалось количество яиц в небольшой навеске, с последующим пересчётом на всю массу кладки яиц. Массу яиц определяли на электронных балансировочных весах ELECTRONIC BALANCE ER-120 А, с точностью до 1 мг. Величина навески яиц в среднем составляла 1 г. Для определения размеров у части самок произвольно отбирали по 10 яиц, после чего определяли диаметр яиц в продольной и поперечной плоскостях под биноклем с помощью окуляра-микрометра (с точностью до 0,1 мм). Для этих работ использовались замороженные пробы.

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

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

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

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

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

где  $W_c$  — ширина карапакса (мм);  $a$ ,  $b$  — коэффициенты.

Материалом для исследования питания послужили желудки 30 крабов, собранных в ходе выполнения донной траловой съёмки в 2013 г. Обработка проб проводилась в соответствии с Методическим пособием по изучению питания рыб в естественных условиях (1974). Объёмное соотношение компонентов пищевого комка определялось визуально или путём взвешивания крупных фрагментов. Под пищевыми объектами подразумевались съедобные части, относящиеся к конкретному таксону, под пищевыми компонентами — съедобные части и несъедобные предметы (спикулы губок, песчинки и т. п.) согласно терминологии, предложенной Р.Н. Буруковским (2009). Идентификация таксономической принадлежности объектов питания проводилась в подавляющем большинстве случаев по их фрагментам (позвонкам, щетинкам и т. д.), за исключением

копепод и фораминифер, которые встречались незначительно повреждёнными. При анализе данных и определении интенсивности питания крабов отдельными компонентами использовались показатели частоты встречаемости (ЧВ), частоты доминирования (ЧД), а также частный (ЧИН) и общий (ОИН) индексы наполнения желудков (ИНЖ). Средний ИНЖ рассчитывался с учётом пустых желудков. Частота встречаемости рассчитывалась как процент желудков, в которых была встречена данная жертва или данный компонент от числа всех исследованных желудков с пищей. Частота доминирования определялась, как частота встречаемости тех желудков, в которых один из компонентов пищевого комка составлял более половины его объёма (Тарвердиева, 1979, 1981; Буруковский, 2009).

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

Для анализа пространственного распределения крабов использовали типичное выделение для крабоидов размерно-функциональных групп: непромысловые (менее 130 мм по ширине карапакса) и промысловые самцы, ювенильные и половозрелые самки (Низяев, 2005). Пространственное распределение инвазированных крабов корнеголовым раком *B. callosus* определялось отдельно для этой группы, так как отмечено, что подвергшиеся инвазии крабы имеют другие предпочтения в пространственном распределении, по сравнению со здоровыми особями (Sloan, 1985a, b).

Для сравнения размерного состава в пределах исследуемого района выделены несколько участков, географическое расположение которых в большей степени обусловлено особенностями геоморфологии дна (рис. 4):

1 – район банки Кашеварова, расположенный между двумя прогибами — Старицкий и каньоном, выходящим из впадины Дерюгина, и до восточного склона банки, до 147°30' в. д.;

2 – район материкового склона, простирающийся южнее 57°00' с. ш. и восточнее 147°30' в. д., до желоба Лебеда и впадины ТИПРО (северо-восточная возвышенность);

3 – северо-восточный участок, севернее 57°00' с. ш. (северо-охотская впадина) до горла залива Шелихова, включая западнокамчатский склон.

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

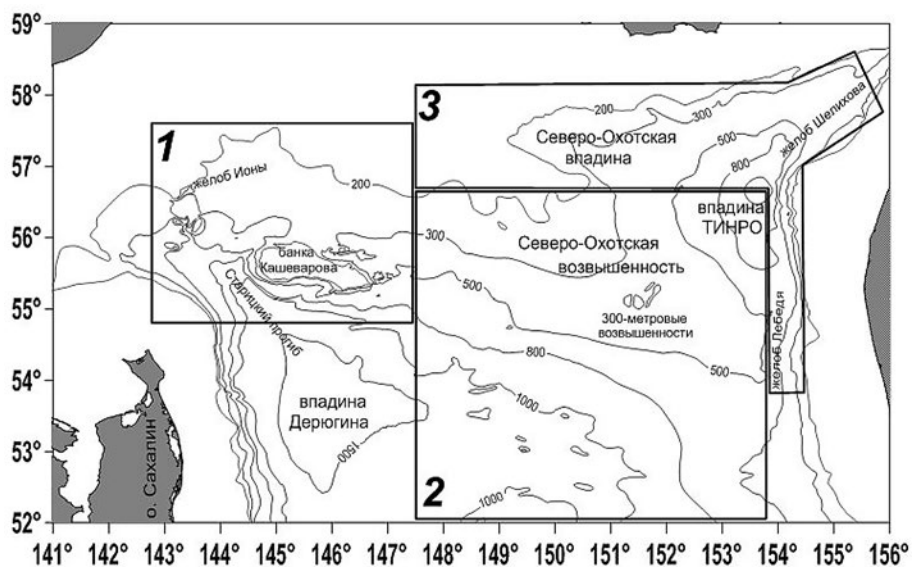


Рис. 4. Выделенные районы для сравнительного анализа размерного состава равношипного краба

Аквариальные наблюдения за поведением молоди равношипного краба выполнялись автором на НИС «Зодиак» в 2010 г. Для проведения работ на судне в затемнённой части цеха был размещён аквариум объёмом 100 л, к которому подводилась забортная проточная вода. Для воссоздания части субстрата в аквариум были помещены несколько экземпляров губок, поднятых в местах отлова крабов. Наблюдения проводились над 9 экз. равношипного краба с размерами ширины карапакса от 10 до 42 мм (Метелёв, 2011а).

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

Определение размера наступления половой зрелости самцов проводилось косвенным методом, для чего рассчитывалась ширина карапакса, при которой происходит переход на более высокий уровень аллометрии

клешни по отношению к карапаксу, т. е. определяли «морфометрическую половую зрелость». Для этого была использована формула простой аллометрии:  $y = bx^a$  (Hartnoll, 1974, 1978). По разбросу эмпирических данных выбирали участки до области пересечения линий регрессий и после неё, что следовало трактовать как 100%-ные неполовозрелые и 100%-ные половозрелые особи. Для этих участков находили коэффициенты регрессии, которые существенно различались по величине наклона  $y = a + bx$ . Общий объём выборки составил 4107 экз.

Размер массового (50%) созревания самок определяли путём аппроксимации S-образной логистической кривой эмпирических данных встречаемости половозрелых особей в размерных классах, коэффициенты которой находились согласно уравнению Ферхюльста (Лакин, 1990):

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

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

Относительная популяционная плодовитость (ОПП), под которой понималась средняя абсолютная плодовитость самок разного размера, вычисленная по относительной численности каждого размерного класса в пересчёте на одну «среднюю» самку (Никольский, 1974), определялась по формуле, предложенной В.Н. Иванковым (1974):

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

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

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

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

где  $t_{max}$  и  $t_{min}$  — возраст, рассчитанный по уравнению роста, соответствующий нижней и верхней границам разбиения размерного состава;  $i$  — номер размерного интервала;  $t_{dar} = (t_{min} + t_{max})/2/t_s$  — доля годового цикла, в течение

ние которой собирались данные. Поскольку материалы собирали с июля по октябрь, приняли  $t_s = 0,17$ . Рост описывали уравнением Берталанфи:

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

где  $W_A$  — ширина карапакса в возрасте  $A$  (мм);  $W_\infty$  — предельная ширина карапакса (мм);  $K, t_0$  — параметры уравнения.

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

$$W_{c_{A+1}} = p_A \Delta W_{c_A},$$

где  $\Delta W_c$  — прирост за одну линьку (мм). По полученным данным также оценили параметры уравнения Берталанфи.

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

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

В представленной работе таксономические названия наиболее массовых планктонных и бентосных организмов, а также рыб, приводятся с учётом современных представлений о систематическом положении видов с использованием ресурсов вышеобозначенных сайтов.

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

**Таблица 3.** Общий объём обработанного материала по равношипыму крабу

Методы исследований	Количество проанализированных экз.
Биологический анализ	288806
Мечение	8219
Аллометрический рост	4107
Размер 50% половой зрелости	9609
Патологоанатомические	327
Морфологический	1418



Окончание табл. 3

<b>Методы исследований</b>	<b>Количество проанализированных экз.</b>
Плодовитость	372
Размер яиц	300
Питание	30
Травмированность	16818
Прирост карапакса (мечение)	11
SLCA (Shepherd's length compositon analysis)	111733



## **Глава 2.**

# **Условия среды обитания равношипного краба в северной части Охотского моря**

Среда обитания равношипного краба — донные ландшафты Охотского моря, и чтобы выяснить основные условия формирования его биотопов, следует рассмотреть весь комплекс физических и биологических факторов, а также их взаимодействие между собой. Для этого был выполнен соответствующий литературный обзор, различные данные о факторах среды собраны воедино и рассмотрены с точки зрения того, как они влияют на пространственно-функциональную структуру, формирование численности поколений и реализацию жизненного цикла равношипного краба.

### **ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ**

Охотское море расположено в северо-западной части Тихого океана и по своему географическому положению относится к типу окраинных морей. От Тихого океана оно отделено полуостровом Камчатка и цепью Курильских островов, сообщение с ним происходит через сеть глубоководных проливов. С Японским морем связь осуществляется через проливы Невельского и Лаперуза. Площадь поверхности Охотского моря составляет 1603,2 тыс. км<sup>2</sup>, длина береговой линии 10,46 тыс. км, средняя глубина всего бассейна 821 м, наибольшая глубина — 3916 м, объём вод 1318 тыс. км<sup>3</sup>. Наибольшая протяжённость моря с юго-запада на северо-восток составляет около 2,5 тыс. км, с востока на запад — около 1,5 тыс. км (Леонов, 1960; Фролов, 1971; Добровольский, Залогин, 1982).

Береговая линия Охотского моря имеет сложное очертание, особенно на юго-западе и северо-востоке моря, где находится несколько довольно больших открытых заливов. В северо-восточной части моря находится самый крупный залив Охотского моря — Шелихова. В северо-западной части моря располагается Шантарский район, являющийся, по сути, также крупным заливом. На севере моря размещаются заливы Шельтинга,

Забияка, Бабушкина и Тауйская губа. Вдоль остальной части береговой линии заливы небольшие или совсем отсутствуют.

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

Охотское море расположено полностью в умеренных широтах северного полушария, однако ему свойственны многие особенности климата арктических морей. Основной фактор, формирующий климат моря, — его положение на границе Азиатского материка и Тихого океана, мощное влияние которого обуславливает многие региональные особенности климата. В результате климат северной части моря даже более суров, чем в Беринговом море.

## ГЕОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ДНА

Большую часть северной половины моря занимает шельф, который преимущественно повторяет очертания береговой линии (рис. 5). На северо-востоке острова Сахалин ширина шельфа не превышает 70 км и резко увеличивается в районе одноимённого залива. К востоку от острова Сахалин уклон дна не превышает  $4^\circ$ , на глубине около 1600 м постепенно переходит во впадину Дерюгина.

Североохотоморский шельф на всём своём протяжении равнинный (уклон около  $1^\circ$ ), без каких-либо значительных понижений и возвышенностей, за исключением района острова Ионы и располагающейся севернее него банки, которые являются вершинами крупной субмеридиональной возвышенности (хребет Ионы). Между островом и банкой располагается одноимённый жёлоб с максимальной глубиной 550 м. Ширина североохотоморского шельфа в среднем составляет 180–200 км (Астахов и др., 1998). Переход от шельфа к материковому склону ясно не выражен, условная граница шельфа пролегает по изобате 200 м (Фёдоров, 1997).

Материковый склон представляет собой продолжение шельфа. Крутизна склона на севере не превышает  $2^\circ$ . Дно центральной части моря представляет собой систему нескольких поднятий и ложбин с резко меняющимися глубинами. В северо-восточной части моря расположена Северо-Охотская впадина, которая на юго-востоке переходит во впадину ТИНРО. Склон в районе впадины ТИНРО имеет крутизну  $0,2-0,3^\circ$ , а дно впадины слабо наклонено в сторону полуострова Камчатка и имеет максимальные глубины чуть более 1 км. В районе впадины ТИНРО ширина шельфа приблизительно одинакова на всём своём протяжении. В центральной части моря имеется хорошо

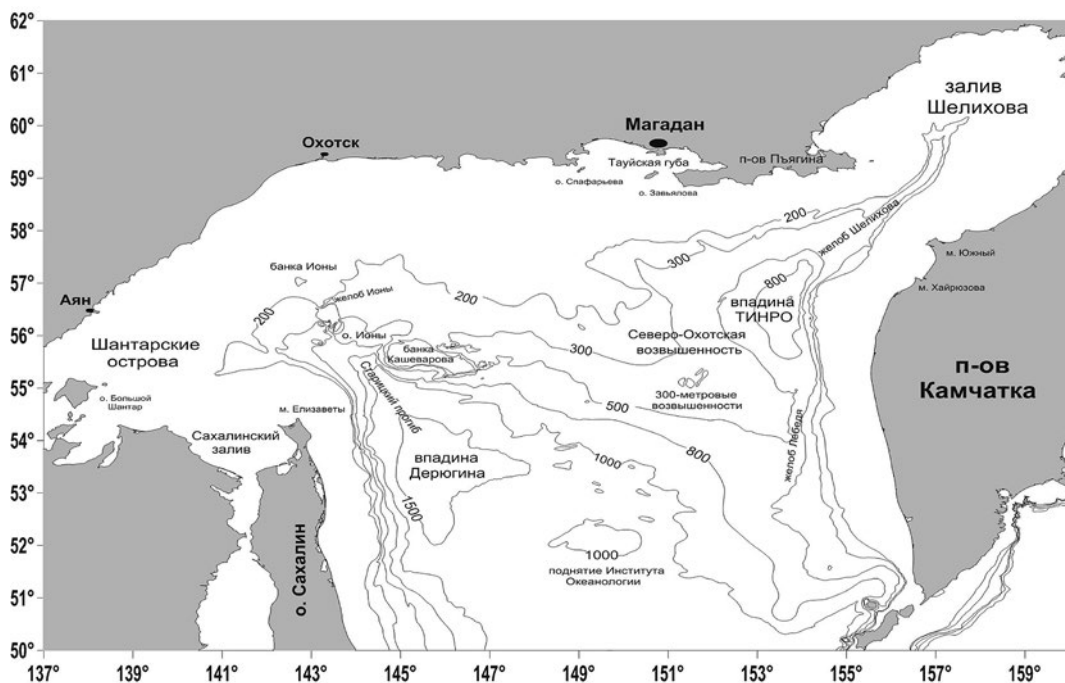


Рис. 5. Карта северной части Охотского моря, нанесены географические названия и изобаты: 200, 300, 500, 800, 1000 и 1500 м

выраженная складка шельфа — Северо-Охотская возвышенность, которая сопряжена с одноимённой впадиной и вытянута на 650 км в юго-восточном направлении к жёлобу Лебедя (Астахов и др., 1998).

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

В центральной части моря — между о. Сахалин, северным побережьем Охотского моря и п-овом Камчатка расположено Центральное-Охотское краевое плато. Площадка плато неровная, в пределах её границ выделяется впадина Дерюгина, возвышенности Института океанологии и Академии наук СССР, а также разделяющая эти возвышенности низменность. Курильская

котловина занимает обширное пространство между Центрально-Охотским краевым плато и Большой Курильской грядой. Дно её предельно выровнено и располагается в среднем на глубине 3300 м (Астахов и др., 1998).

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

## ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА

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

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

- поверхностные охотоморские воды не проникают глубже горизонта 40 м. Характеристики поверхностных вод сильно изменчивы, так как они формируются в зонах интенсивного тепло- и влагообмена моря. Кроме того, в особую группу выделяются прибрежные воды, подверженные влиянию материкового стока. В зависимости от модификации вод (весенней, летней и осенней) для них характерны солёность 32,5‰ с температурой вод от  $-1,8$  до  $+18,0$  °С и максимальное насыщение кислородом;

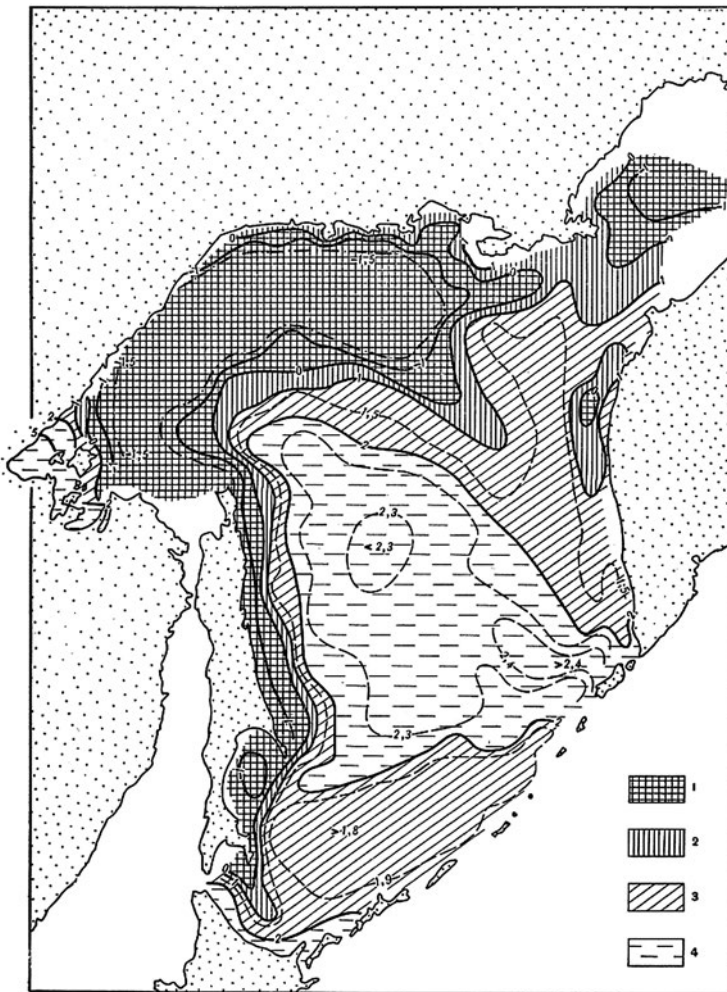
- охотоморская водная масса формируется осенне-зимней конвекцией и охватывает слой от 40 до 150 м. Представляет собой холодный промежуточный слой с температурами от  $-1,8$  до  $0$  °С, солёностью 32,7–33,8‰ и с содержанием кислорода 7,0–7,5 мл/л;

- промежуточная водная масса расположена между охотоморской и глубинной тихоокеанской водными массами на горизонтах от 100–150 до 400–700 м с температурой  $+1,5$  °С и солёностью 33,7‰. Содержание кислорода в этом слое с глубиной снижается до 1,2–1,5 мл/л;

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

- водная масса Южной котловины расположена от горизонта 1350 м до дна моря. Характеризуется снижением водообмена с океаном, понижением температуры до  $+1,8$  °С при увеличении глубины и солёностью 34,7‰. Содержание кислорода у дна повышается до 2,0–2,3 мл/л.

Распределение водных масс у дна наглядно иллюстрирует распределение придонной температуры (рис. 6). 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 залива Шелихова (на глубинах до 300–450 м) и местами к западу от центральной части Камчатки. В этих районах даже летом наблюдается придонная температура ниже  $-1,5^{\circ}\text{C}$ , а местами  $-1,8^{\circ}\text{C}$ . Охотоморская водная масса занимает придонные горизонты, создавая всесезонный холодный слой вод. Обширную область с температурами у дна от  $+2,0$  до  $+2,5^{\circ}\text{C}$  занимает глубинная тихоокеанская водная



**Рис. 6.** Придонная температура ( $^{\circ}\text{C}$ ) в Охотском море в летний период по данным многолетних наблюдений (Морошкин, 1966): 1 — ниже 0; 2 — от 0 до +1; 3 — от +1 до +2; 4 — выше +2

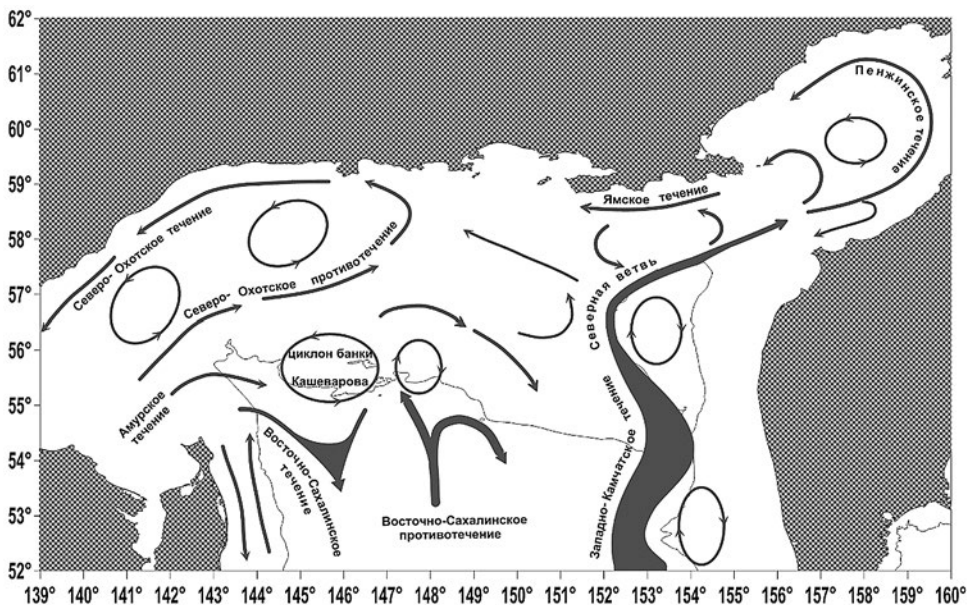
масса. Придонная температура промежуточной водной массы изменяется в зависимости от глубины в больших пределах — от 0–0,5 до +1,5–2,0 °С.

Температура поверхностных вод в летний период года (август) на акватории шельфа и материкового склона достигает +11 °С и выше. В безлёдный период температура может повышаться до +16,5 °С (Хен и др., 2002). Минимальные значения температуры в тёплый период года характерны для района Ямских островов (до +3 °С) и банки Кашеварова (до +4 °С) (Чернявский, 1984).

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

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

Макроциркуляционная система Охотского моря прослеживается в виде крупномасштабного круговорота, состоящего из широких (от 30 до 80



**Рис. 7.** Схема общей циркуляции вод поверхностных течений северной части Охотского моря в сентябре 2000 г. (по Хен и др., 2002). Тонкой линией изображена изобата 500 м



миль) течений вдоль берега: Западно-Камчатского, Пенжинского, Ямского, Северо-Охотского, Восточно-Сахалинского и замыкающего круговорот на юге моря Северо-Восточного течения (Чернявский, 1981) (рис. 7).

В макроциркуляционную систему входит Срединное течение, которое образуется в результате расхождения Западно-Камчатского течения при натекании его на Северо-Охотскую возвышенность, и Северо-Охотское противотечение (Чернявский, 1981). В холодные годы (например, 2000 г.) Срединное течение отсутствует, а на его месте отмечается антициклонический меандр, сформированный на восточной периферии северного течения. По своему положению он близок Восточно-Сахалинскому противотечению и играет важную роль в притоке трансформированных тихоокеанских вод в северо-западную часть Охотского моря (Хен и др., 2002).

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

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

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

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

Горизонтальные скорости течений незначительно уменьшаются с увеличением глубин. Согласно исследованиям К.В. Морошкина (1966) в северном районе центральной части Охотского моря (к югу от 55° с. ш.) преобладает зона поднятия вод. Порядок вертикальных скоростей в зонах подъёма и опускания вод составляет  $10^{-4}$ – $10^{-3}$  см/с между горизонтами 300 и 500 м.

Циклонические круговороты характеризуются подъёмом вод и увеличением концентраций биогенных элементов в эвфотическом слое, способствующих развитию фитопланктона. В антициклонических кругово-

ротах, напротив, происходит заглублиение органических форм биогенных элементов в нижние горизонты, что должно способствовать развитию гетеротрофов (Грузевич и др., 1997).

## БИОГЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ И ПЛАНКТОН

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

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

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

Создание первичного органического вещества с использованием солнечной энергии путём фотосинтеза осуществляется в морях и океанах, главным образом фитопланктоном. Начало развития фитопланктона в северной части моря непосредственно связано со вскрытием льдов и проникновением солнечного света в толщу воды. Во многих местах при таянии льда создаётся эффект ледовой кромки, который чрезвычайно важен для потребления фитопланктоном накопленного за зимний период большого запаса биогенных элементов (Шунтов, 2001). Концентрации хлорофилла в подобных местах могут достигать 10–14 мкг/л (Мордасова, Метревели, 1997).

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

Области высокой биомассы фитопланктона хорошо согласуются с особенностями циркуляции водных масс Охотского моря и содержанием биогенных элементов в поверхностных слоях. Так, весной средняя биомасса сетного фитопланктона составляет в прибрежье 902 мг/м<sup>3</sup>, в надшельфовом сообществе — 849, в открытых водах — 915, в районе банки Кашеварова — 16800, а между Шантарским и Ионским районами — 21640 мг/м<sup>3</sup>. К концу лета развитие клеток начинает затухать и биомасса сетного фитопланктона, особенно в надшельфовых сообществах, снижается многократно (Горбатенко, 1997).

Однако в районах с интенсивным сбросом пресных вод и в районах апвеллингов высокие биомассы фитопланктона встречаются регулярно.

К примеру, концентрация хлорофилла в августе над банкой Кашеварова может достигать величины 8–9 мкг/л, чему способствует постоянный вынос вод богатых биогенными элементами в этом районе (Смирнова, 1959; Карпушин и др., 1997; Мордасова, Метревели, 1997).

В летние месяцы, когда истощаются весенние запасы биогенных элементов, создание первичной продукции происходит также за счёт их рециклинга (Агатова, Лапина, 1996, 1997; Аржанова, Забуревич, 1997а, б; Налетова и др., 1997). В отдельных случаях на её долю могут приходиться до 70–80% первичной продукции (Шунтов, Дулепова, 1997). Благодаря вовлечению продуктов деструкции органического вещества весь период фотосинтеза значительно продлевается.

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

Основу биомассы зоопланктона неритической зоны составляют планктеры среднего и крупного размеров (*Pseudocalanus minutus* (Krøyer, 1845), *Calanus glacialis* Jaschnov, 1955, *Thysanoessa raschii* (M. Sars, 1863), *Parasagitta elegans* (Verrill, 1873) и др.), в весенне-летний период важным компонентом прибрежного сообщества становится меропланктон (пелагические личинки Polychaeta, Decapoda, Bivalvia и т. д.) (Лубны-Герцык, 1959; Макаров, 1969; Кун, 1975; Горбатенко, 1997). Слагающие основу биомассы виды неритической зоны доминируют и в надшельфовом сообществе, в открытых водах начинают фигурировать и океанические виды: *T. longipes* (Brandt, 1851), *Neocalanus plumchrus* (Marukawa, 1921), *Metridia okhotensis* Brodsky, 1950 и т. д.

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

Одной из важных гидрологических структур, лежащих в основе формирования высокой продуктивности вод северной половины Охотского моря, является циклонический круговорот вокруг банки Кашеварова. Он обуславливает локальный подъём вод с разрежением ледового покрова в зимний период (Ковшов, Синюрин, 1982; Кузьмина, Скляров, 1984; Карпушин и др., 1997; Лучин и др., 1998; Жигалов, 2005; Alfultis, Martin, 1987; Martin et al., 2004). Так, толща вод в этом районе отличается значительной однородностью характеристик по вертикали (Akiba et al., 1959; Kitani, Shimazaki, 1971; Kitani, 1973), а гидрологические особенности вод над банкой поддерживаются приливным перемешиванием и апвеллингом вод с промежуточных горизонтов (Жигалов, Матвеев 1992; Чернявский, 1992; Alfultis, Martin, 1987).

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

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

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

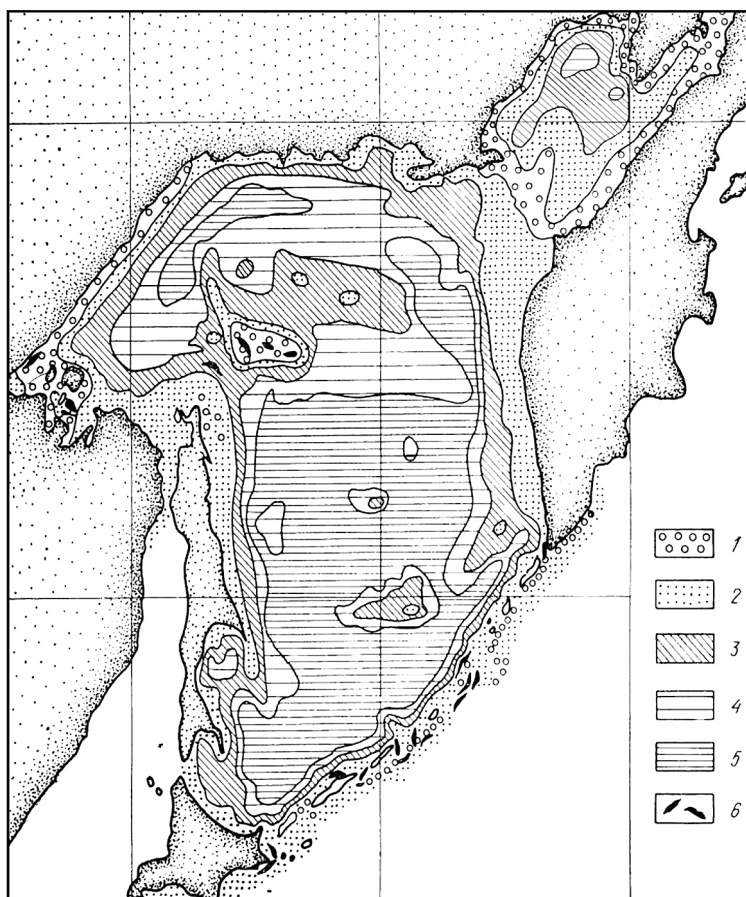
### ДОННЫЕ ОСАДКИ

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

Основную роль в формировании донных отложений играет биогенное осадконакопление. Часть осадочного материала поступает со стороны суши с речным стоком и, в меньшей степени, в растворённом виде или в виде взвеси с океаническими или глубинными течениями. В меньшей степени осадочный материал поступает в море в результате действия волновой и ледовой абразии. Ещё одним важным источником осадконакопления Охотского моря является деятельность вулканов п-ова Камчатки, Курильских о-ов, о-ва Хоккайдо (Безруков, 1960).

Вдоль прибрежной зоны моря простирается пояс песчаных отложений, который у северо-восточного Сахалина, в северо-западной части моря, а также в заливе Шелихова сменяется участками с преобладанием валунно-гравийно-галечных отложений (рис. 8). После песчаных отложений по направлению вглубь моря следует пояс алевритов, который сменяется алевритово-глинистыми диатомовыми илами. В глубоководной части моря залегают глинистые диатомовые илы.

Наличие в северо-западной части моря подводной возвышенности — банки Кашеварова и системы постоянных и приливо-отливных течений приводят к формированию вокруг неё зонального распределения грунтов в такой же последовательности, как и от береговой линии по направле-



**Рис. 8.** 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

нию вглубь моря. В результате значительную часть района, расположенного северо-восточнее банки Кашеварова, занимает пояс жёстких грунтов (крупных алевритов).

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

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

## БЕНТОС

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

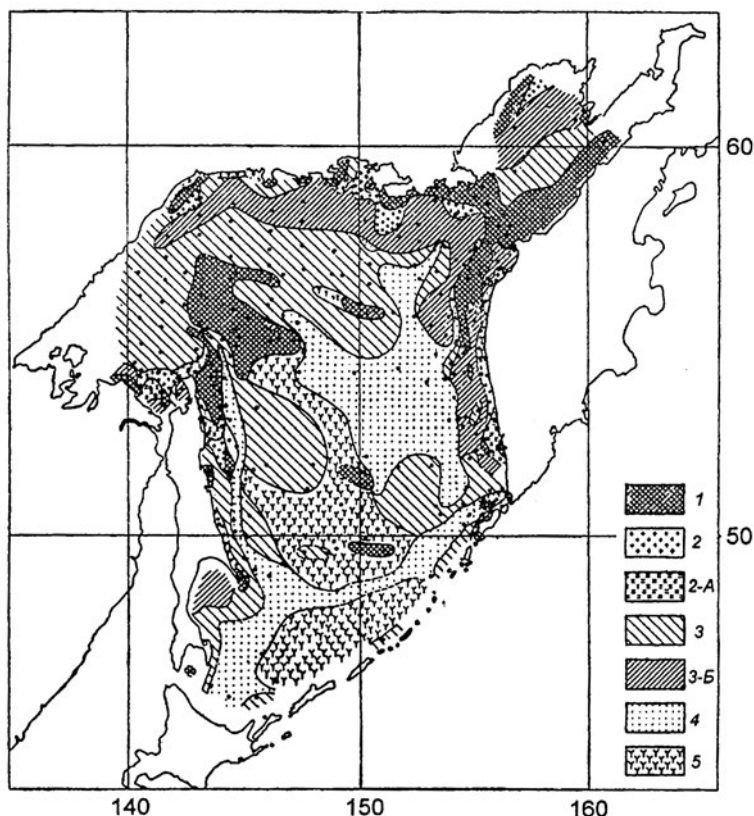
Наиболее высокие показатели биомассы приходятся на прибрежное мелководье, где на галечно-каменистых грунтах развитие получает фауна обрастаний (неподвижные сестонофаги). Максимальные величины биомассы зарегистрированы у п-вов Кони 3000 г/м<sup>2</sup> (Савилов, 1961) и Пьягина 3500 г/м<sup>2</sup> (Павлючков,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

Сильные прибрежные течения, хорошая аэрация придонных слоёв воды, а также обильный вынос сестона, создают благоприятные условия для развития многочисленных видов губок, гидроидов, баянусов и мшанок. У прилегающих к заливу Шелихова берегов Камчатки фауна обрастаний, представленная такими видами как *Chirona evermanni* (Pilsbry, 1907) и *Stylasteridae* Gray, 1847, опускается на глубину 400–500 м (Савилов, 1957).

С увеличением глубины и снижением интенсивности течений, где осадконакопление начинает превалировать над переносом органики, преобладающим типом донных осадков становятся крупные алевриты и алевритово-глинистые илы. Здесь на значительных площадях шельфа существенное развитие получают различные виды *Bivalvia* (*Ciliatocardium ciliatum* (O. Fabricius, 1780), *Serripes groenlandicus* (Mohr, 1786), *Liocyma fluctuosa* (A. Gould, 1841) и др.), сменяющиеся собирающими детритофагами (*Macoma calcarea* (Gmelin, 1791), *Megayoldia thraciaeformis* (Storer, 1838), *Yoldia limatula* (Say, 1831), *Nuculana pernula* (O.F. Müller, 1779) и др.) (Савилов, 1961; Павлючков, 1987; Фёдоров, 1997).

При усилении заиленности грунта доминирующими формами фаунистических группировок становятся мелкие двустворчатые моллюски, офиуры, полихеты (Савилов, 1961; Фёдоров, 1997) (рис. 9).

Вдали от прибрежного мелководья на внешней кромке шельфа и верхней части материковой отмели неподвижные сестонофаги появляются вновь. Вокруг о. Ионы на галечно-каменистых грунтах руководящую роль в фаунистических группировках получают многочисленные виды губок, гидроиды и мшанки с общей биомассой 694 г/м<sup>2</sup>. В составе развитой фауны обрастателей между о. Ионы и банкой Кашеварова встречаются крупные иглокожие (*Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F. Müller, 1776), *Ophiopholis*



**Рис. 9.** Распределение донных трофических зон в Охотском море (Савилов, 1961): 1 — зона подавляющего развития неподвижных сестонофагов жёсткого субстрата (*Spongia*, *Hydroidae*, *Alcyonaria*, *Bryozoa*, *Cirripedia*, *Brachiopoda*, *Ascidia*); 2 — зона преобладающего развития подвижных сестонофагов рыхлого субстрата (*Cardiidae*, *Astartidae*, *Macluridae*, *Veneridae*, *Ampeliscidae*, *Echinarachnius*); 2-A — подзона преобладающего развития плоских ежей (*Echinarachnius parma*); 3 — зона преобладающего развития собирающих детрит форм (*Tellinidae*, *Nuculidae*, *Ledidae*, *Terebellidae*, *Ampharetidae*, *Ophiura sp.sp.*); 3-B — зона преобладающего развития собирающих детрит *Bivalvia* (*Macoma calcarea*, *Yoldia thraciaeformis*, *Y. limatula*, *Leda sp.sp.*, *Nucula sp.sp.*); 4 — зона преобладающего развития заглатывающих грунт форм (*Maldanidae*, *Capitellidae*, *Brisaster*, *Ctenodiscus*, *Molpadiidae*); 5 — зона преобладающего развития неподвижных сестонофагов рыхлого субстрата (*Pavonaria*, *Umbellula*, *Radicipes*, *Crinoidae*, *Potamilla symbiotica* и др. *Sabellidae*, *Culeolus*, *Lamellisabella zachsi*)

*aculeata* (Linnaeus, 1767)), моллюски (*Nudibranchiata*, *Nucula*, *Gastropoda*), полихеты (*Oweniidae*, *Nereis*, *Onuphis*, *Polynoinae*, *Sabellidae*), ракообразные и множество видов креветок. Особенно мощное развитие фауна обрастаний получает на грубообломочных, с выходом коренных пород, грунтах банки Кашеварова. Как и в заливе Шелихова, здесь появляются усонogie раки (*C. evermanni*) и колонии *Stylasteridae*. Общие показатели биомассы бентоса в этом районе составляют более 1000 г/м<sup>2</sup> (Савилов, 1957).

На крутых склонах впадины Дерюгина и Старицкого прогиба фауна неподвижных сестонофагов продолжает доминировать над другими группами животных, значительно обедняясь, опускается на глубину более 1000 м. От обширной области вокруг о. Ионы и банки Кашеварова фауна обрастаний распространяется неширокой полосой вдоль слабовыраженного материкового склона на восток вплоть до западного склона впадины ТИПРО. С появлением более мелких форм и существенно уменьшаясь в количественном отношении, фауна обрастаний продолжает сохранять видовое разнообразие на необычных для неё рыхлых песчано-илистых грунтах. Помимо неподвижных сестонофагов, существенное развитие получают иглокожие (в массе *Ophiura sarsii* Lütken, 1855 и др.), гастроподы (*Buccinum*, *Neptunea* и др.), двустворчатые моллюски (*Leda*, *Macoma* и др.) и полихеты (Maldanidae и др.) (Савилов, 1961).

Наиболее низкие показатели биомассы бентоса свойственны глубоководным районам: впадине Дерюгина (менее 10 г/м<sup>2</sup>) и району от жёлоба Лебедя (около 20 г/м<sup>2</sup>) до впадины ТИПРО (110 г/м<sup>2</sup>). Преобладающее развитие на мягких диатомовых илах получают питающиеся грунтом крупные иглокожие (*Brisaster latifrons* (A. Agassiz, 1898), *Ctenodiscus crispatus* (Bruzelius, 1805), *Trochostoma* и др.) и некоторые виды полихет (Савилов, 1957).

В формировании общей биомассы макробентоса играют роль высококалорийные и ценные для ракообразных в кормовом отношении объекты: моллюски — 26,1%, иглокожие — 22,4% и полихеты — 10,4%, суммарная доля которых от общей биомассы бентоса составляет около 60% (Павлючков, 1987).

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБ И ХИЩНИКИ

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

По данным середины прошлого века, ихтиофауна Охотского моря насчитывала 270 видов рыб (Шмидт, 1950), однако, по мере проведения исследований, количество зарегистрированных здесь таксонов постепенно увеличивалось. К концу 1990-х гг. только у побережья Камчатки было зарегистрировано уже 505 видов рыб (Шейко, Фёдоров, 2000), а ихтиофауна всего моря в настоящее время, по предварительным оценкам, насчитывает около 600 видов морских рыб (Фёдоров и др., 2003).

Донные шельфовые ихтиоцены северной части Охотского моря включают приблизительно 160 видов рыб из 18 семейств (Борец, 1997). Основу фауны образуют представители 8 семейств<sup>1</sup>: Stichaeidae (11), Lumpenidae (6),

---

<sup>1</sup> Систематика по Fricke, R., W.N. Eschmeyer & R. van der Laan (eds) (2023). ESCHMEYER'S CATALOG OF FISHES: GENERA, SPECIES, REFERENCES. Electronic version. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>



Zoarcidae (34), Psychrolutidae (35), Agonidae (17), Cyclopteridae (12), Liparidae (15), Pleuronectidae (12). При этом наиболее подробные исследования видового состава наиболее холодной северо-западной части моря были произведены около 30 лет назад (Борец, 1990). По данным траловой съёмки 2013 г., выполненной в северо-западной части моря на глубинах от 81 до 301 м, зарегистрировано 69 видов донных рыб, в том числе на шельфе 54 вида из 11 семейств. В исследованном районе основу фауны составляли Zoarcidae (19), Liparidae (17), Cottidae (7), Pleuronectidae (7) и Cyclopteridae (5), а за счёт лучшей в настоящее время разработанности некоторых групп уточнён и дополнен список наиболее сложных в таксономическом отношении Zoarcidae и Liparidae (Савельев и др., 2019; Saveliev, Metelyov, 2021).

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

Минтай в Охотском море встречается повсеместно. Для него характерен зимне-весенний нерест, который в большинстве районов происходит над материковым склоном. Крупнейшие нерестилища минтая располагаются на шельфе Западной Камчатки (53–56° с. ш.) и в североцентральной части моря (возвышенность Лебеда). Зимовальные скопления половозрелого минтая в восточной части моря сосредоточены преимущественно от банки Лебеда до одноимённого желоба, а севернее 54° с. ш. скопления в основном состоят из неполовозрелых особей. Минтай, нерестящийся в североцентральной части Охотского моря, зимует на прилегающем материковом склоне от впадины Дерюгина до жёлоба Лебеда, в водных массах западной ветви Западно-Камчатского течения. Добыча минтая в период с 1978 по 1996 гг. в среднем составляла 1375 тыс. т в год, в последующие годы уловы этой важнейшей промысловой рыбы значительно снизились (Фадеев, 2005).

Тихоокеанская сельдь в северной половине моря формирует два наиболее крупных стада — охотское и гижигинско-камчатское. Ареал первого стада занимает всю северо-западную, второго — северо-восточную части моря. В период нагула охотская сельдь распространяется на акватории между о. Ионы и п-вом Кони, гижигинско-камчатская сельдь нагуливается в заливе Шелихова и прилегающих к нему участках (Науменко, 2001; Смирнов, 2014).

Промысел сельди в северной части Охотского моря начал интенсивно развиваться с середины 50-х годов прошлого века и достиг своего максимума в конце 60-х годов, когда ее добывалось более 350 тыс. т в год (Фадеев, 2005).

В обогащении донного биоценоза аллохтонной органикой, помимо естественной смертности рыб, немаловажную роль играют отходы рыбной промышленности. Практически вся выловленная сельдь идёт на изготовление мороженой продукции, поэтому отходы при её производстве

незначительны, чего нельзя сказать о минтае, вылов которого подвергается глубокой переработке с изготовлением продукции из обезглавленного минтая, филе, икры и т. д. Учитывая объёмы ежегодно изготавливаемой продукции, отходы при её производстве значительны. Помимо отходов при разделке рыбы, возвращаются обратно в море и объекты прилова (бычки *Psychrolutidae*, ликоды *Lycodes*, карепрокты *Careproctus* и т. д.), нежизнеспособные особи также обогащают донный биоценоз органикой.

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

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

\* \* \*

Основная часть особей равношипного краба северной части Охотского моря занимает материковый склон, который в центральной части моря имеет наименьшую крутизну и значительную площадь. Геоморфология дна здесь характеризуется отсутствием сложно преодолимых для перемещений краба препятствий. Из преград, которые могут препятствовать миграциям краба, в восточной части моря можно отнести впадину ТИПРО, а также жёлобы Лебеда и Шелихова, в западной части — впадину Дерюгина и прогиб Старицкий.

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

## Глава 3. Характеристики распределения равношипного краба в северной части Охотского моря

### ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

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

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

В последующие годы информация о пространственном распределении равношипного краба поступала в ходе его промысла японским флотом, однако после его закрытия (в 1984 г.) и до конца 80-х годов прошлого столетия сведений о нём не было. В мае — августе 1989 г. на НПС «Дарвин» впервые была выполнена единовременная донная траловая съёмка, позволившая получить общую картину распределения промысловых видов крабов в батиали Охотского моря (Долганов и др., 1989; Низяев, 1992).

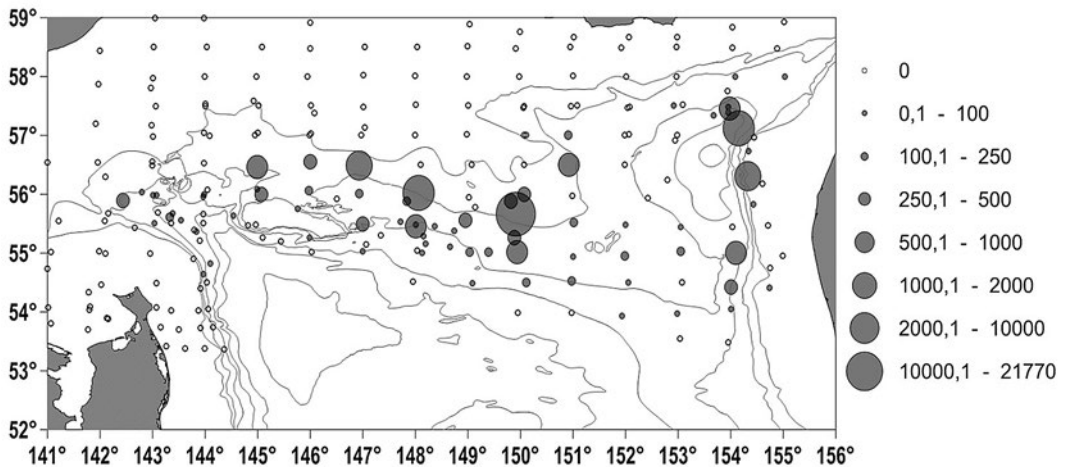
В начале 1990-х годов в Охотском море появились специально оснащённые суда, которые располагали оборудованием, позволявшим вести

промысел на значительных глубинах. С этого времени началось активное промышленное освоение равношипого краба в северной части Охотского моря, которое способствовало проведению планомерных исследований этого вида сотрудниками Магаданского отделения ТИНРО (МоТИНРО), позже — МагаданНИРО.

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

Траловыми съёмками 1997 г. обследована обширная часть шельфа и материкового склона северной части Охотского моря. Равношипый краб присутствовал в уловах на 73 станциях (27,9% от общего количества выполненных тралений). Наиболее плотные скопления отмечались на станциях, расположенных в центральной части моря и вдоль западнокамчатского шельфа (рис. 10). Температура придонных вод в местах поимок крабов колебалась от +1,0 до +2,6 °С (при среднем значении +1,8 °С), на участках морского дна, где отмечались скопления наибольшей плотности, температура вод изменялась от +1,5 до +1,8 °С.

Промысловые самцы распределялись на исследованной акватории наиболее равномерно и в основном концентрировались на глубинах от 200



**Рис. 10.** Распределение равношипого краба в северной части Охотского моря по данным траловой съёмки 1997 г. (экз./км<sup>2</sup>). Глубины, как на рис. 5

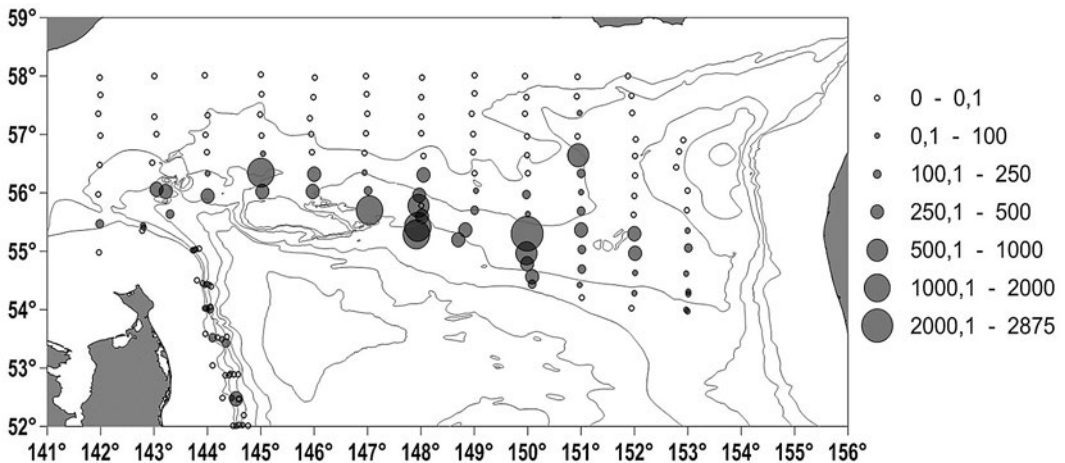
до 500 м. На большей части обследованного района плотность поселений крабов не превышала 50 экз./км<sup>2</sup>, в центральной части моря (55°40' с. ш.), в северной и южной частях западнокамчатского шельфа численность их была выше — 100 экз./км<sup>2</sup>.

Непромысловые самцы в основном концентрировались на двух участках материкового склона: у Западной Камчатки (в районе 57° с. ш.) и в центральной части моря (55°40' с. ш.), где плотность их скоплений достигала соответственно 2300 и 9400 экз./км<sup>2</sup>. Основные поселения самок краба были приурочены к тем же участкам, что и непромысловых самцов. Увеличение плотности скоплений самок наблюдалось и в центральной части моря в районе 148° в. д., здесь плотность их поселений достигала 1000 экз./км<sup>2</sup>.

Скопление крабов с максимальным значением плотности (21770 экз./км<sup>2</sup>) располагалось в центральной части моря на глубине 288 м, уловы в данном районе преимущественно (55,6%) состояли из мелкоразмерных самцов и самок с размерами карапакса от 35 до 94 мм.

Траловой съёмкой 2009 г. также была обследована обширная площадь морского дна северной части Охотского моря (рис. 11). Краб встречался на 68 станциях съёмки (43,6%). Максимальные уловы краба на час траления отмечались в районе впадины ТИНРО и северной части банки Кашеварова: для промысловых самцов — 13 экз., непромысловых самцов — 76 экз., самок — 74 экз./час траления.

Наиболее плотные скопления краб формировал на глубинах от 250 до 400 м, максимальная плотность промысловых самцов достигала 214 экз./км<sup>2</sup>, непромысловых — 1125 экз./км<sup>2</sup>, самок — 919 экз./км<sup>2</sup> (неполовозрелых — 367 экз./км<sup>2</sup>, половозрелых — 552 экз./км<sup>2</sup>). На глубинах от 400 до 500 м



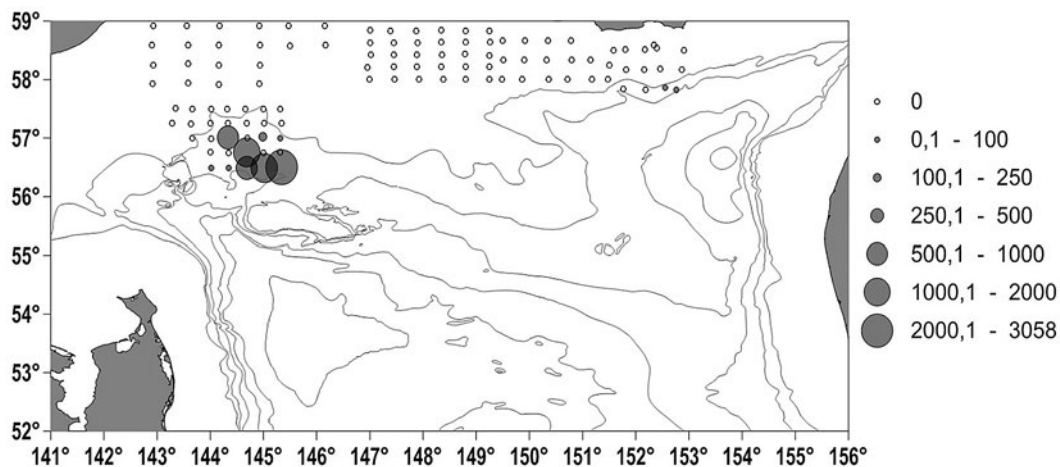
**Рис. 11.** Распределение плотности поселений равношипового краба (экз./км<sup>2</sup>) в северной части Охотского моря по данным траловой съёмки 2009 г. Глубины, как на рис. 5

плотность скоплений крабов уменьшалась, а в диапазоне глубин 500–650 м вновь возрастала, при этом плотность скоплений самок увеличилась до 1570 экз./км<sup>2</sup> (неполовозрелых — 1215 экз./км<sup>2</sup>, половозрелых — 356 экз./км<sup>2</sup>), доля непромысловых самцов при этом увеличилась незначительно.

Температура придонных вод в районах с наибольшими концентрациями крабов, изменялась от +1,5 до +2,3 °С, при этом в районах с максимальной плотностью непромысловых самцов и неполовозрелых самок она составляла +1,5 °С, в скоплениях промысловых самцов и половозрелых самок находилась в диапазоне от +1,7 до +2,3 °С.

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

Съёмкой 2013 г. преимущественно был охвачен шельф северо-западной части Охотского моря — из выполненных 110 донных тралений, 85 приходились на глубины 80–200 м (рис. 12). Краб присутствовал в уловах всего на 10 станциях съёмки. В северо-восточной части исследованного района краб в уловах присутствовал единично, а в районе, расположенном севернее банки Кашеварова, его уловы достигали 180 экз./час траления. В обозначенном районе плотностные показатели скоплений крабов были сопоставимы со значениями, полученными по данным траловой съёмки



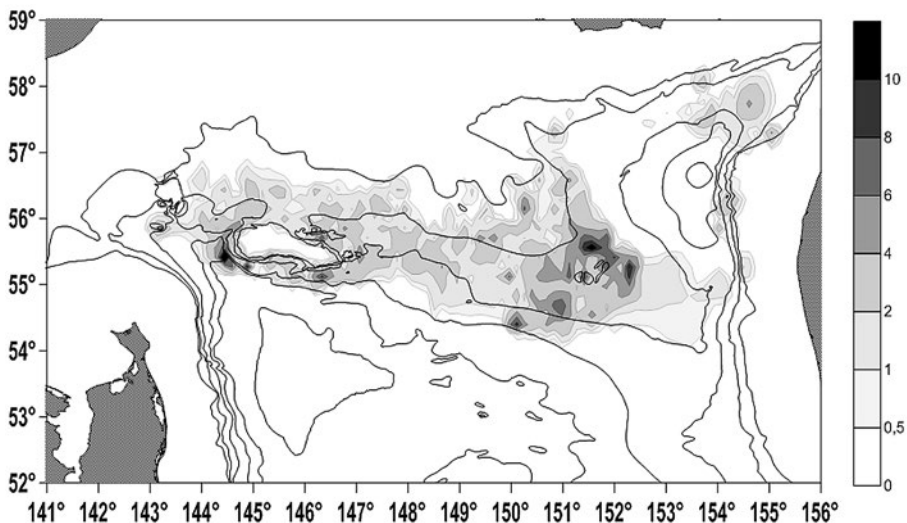
**Рис. 12.** Распределение плотности поселений равношипового краба (экз./км<sup>2</sup>) в северной части Охотского моря по данным траловой съёмки 2013 г. Глубины, как на рис. 5

2009 г. Наиболее плотные скопления краб формировал на глубинах от 270 до 290 м, максимальная плотность промысловых самцов достигала 510 экз./км<sup>2</sup>, непромысловых — 1104 экз./км<sup>2</sup>, половозрелых и неполовозрелых самок — 544 и 1529 экз./км<sup>2</sup> соответственно.

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

Если рассматривать распределение ловушечных уловов в направлении с юга на север и с востока на запад, то первое относительно плотное скопление промысловых самцов в исследованном районе наблюдалось у побережья Западной Камчатки — на участке акватории 56°04'–56°19' с. ш. и 154°08'–154°14' в. д. (рис. 13). По направлению к югу и северу от данного скопления плотность поселений промысловых крабов резко снижалась до нуля, однако небольшие скопления крабов наблюдались на некотором удалении от него — на северо-востоке впадины ТИНРО (жёлоб Шелихова) и в районе 55°00' с. ш.

В северо-восточном районе равношипый краб встречается довольно редко. Плотных скоплений крабов здесь практически не наблюдалось:



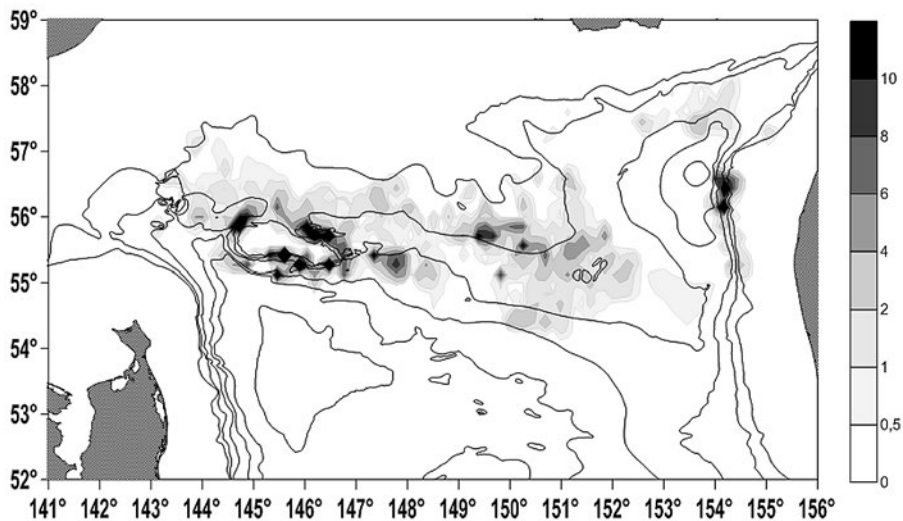
**Рис. 13.** Распределение уловов промысловых самцов равношипного краба (суммарное за все годы) в северной части Охотского моря, экз./лов. Глубины, как на рис. 5

единичное присутствие особей в уловах имело место на всём протяжении вдоль западного склона впадины ТИНРО.

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

Скопления непромысловых самцов встречались на разных участках исследованной акватории (рис. 14). В западнокамчатском районе их наиболее плотное скопление наблюдалось севернее  $56^{\circ}$  с. ш., где отмечалось поселение крупноразмерных самцов, и на севере впадины ТИНРО.

На протяжённом участке акватории между  $149^{\circ}01'$  и  $152^{\circ}57'$  в. д., в северо-западном направлении от 300-метровых возвышенностей непромысловые самцы формировали несколько плотных агрегаций. В центральной части моря между  $148^{\circ}30'$  и  $149^{\circ}00'$  в. д. и южнее  $56^{\circ}40'$  с. ш. мелкораз-

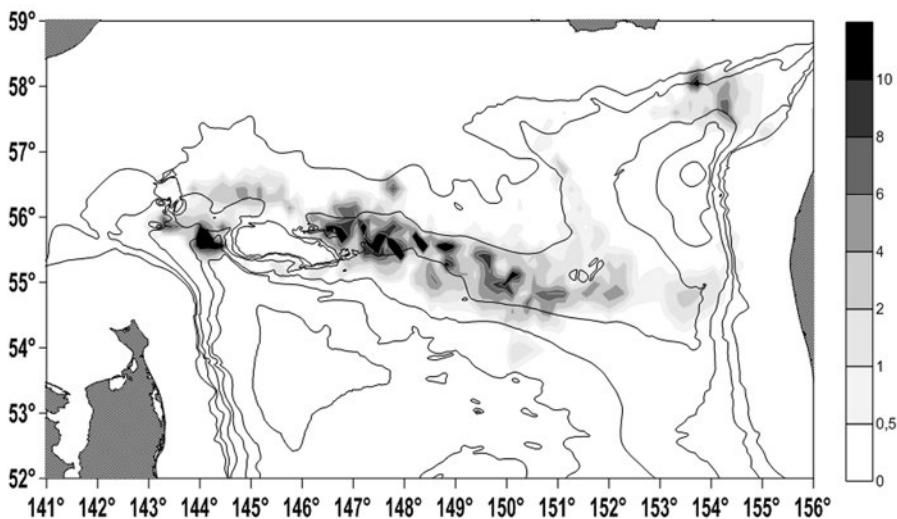


**Рис. 14.** Распределение уловов непромысловых самцов (суммарное за все годы) в северной части Охотского моря, экз./лов. Глубины, как на рис. 5



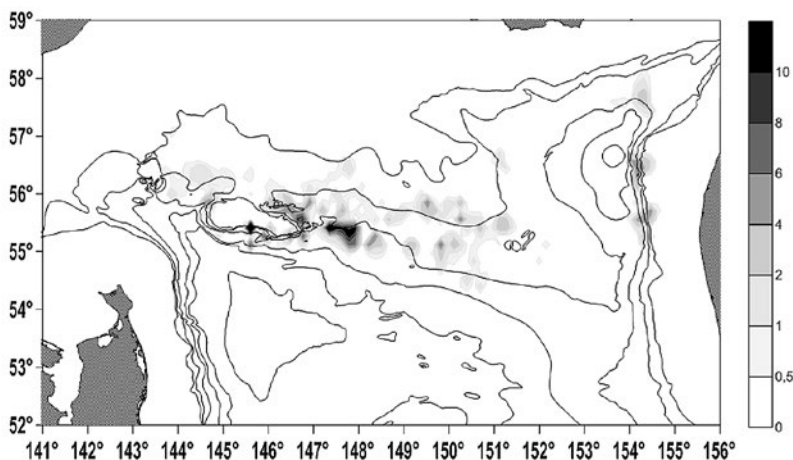
мерные самцы поселений не образовывали. Агрегации молоди отмечались на всех склонах банки Кашеварова. Наиболее плотные скопления крабов располагались на южном склоне возвышенности (минимальная глубина 168 м), расположенной северо-восточнее банки Кашеварова, а также на южных, юго-восточных и северо-западных склонах банки Кашеварова.

Самки на исследованной акватории распределялись компактней, чем самцы, и формировали более плотные скопления (рис. 15). Увеличение плотности поселения половозрелых самок в районе Западной Камчатки регистрировалось только на севере впадины ТИПРО, при этом единично они встречались на протяжении всего побережья. В районе северо-охотской возвышенности высокие уловы самок были приурочены к центральной части моря, вытягиваясь в западном направлении к северо-восточному склону банки Кашеварова, а также небольшое обособленное пятно располагалось на западном склоне банки Кашеварова — в верховьях Старицкого прогиба. На северо-западном склоне банки в районе понижения глубин также регистрировались небольшие по площади скопления самок.



**Рис. 15.** Распределение уловов половозрелых самок (суммарное за все годы) в северной части Охотского моря, экз./лов. Глубины, как на рис. 5

Неполовозрелые самки по акватории распределялись компактно, при этом вдоль западнокамчатского побережья они формировали, в отличие от половозрелых особей, несколько плотных скоплений (рис. 16). Повышение уловов также отмечалось в северо-западном направлении от 300-метровых возвышенностей, расположенных в восточной части североохотского района. Основные скопления крабов были расположены на вос-



**Рис. 16.** Распределение уловов неполовозрелых самок (суммарное за все годы) в северной части Охотского моря, экз./лов. Глубины, как на рис. 5

точном склоне банки Кашеварова и в центральной части моря, при этом скопления плотных агрегаций молоди самок находились в границах обитания половозрелых особей.

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

В районе северо-восточной возвышенности равношипый краб встречается наиболее широко. Регистрируемые здесь плотные скопления различных размерно-функциональных групп краба свидетельствуют о наличии благоприятных условий для его существования. Сложный рельеф банки Кашеварова и динамика вод вокруг неё способствуют образованию зон высокой продуктивности, которые становятся наиболее предпочтительными местами обитания краба.

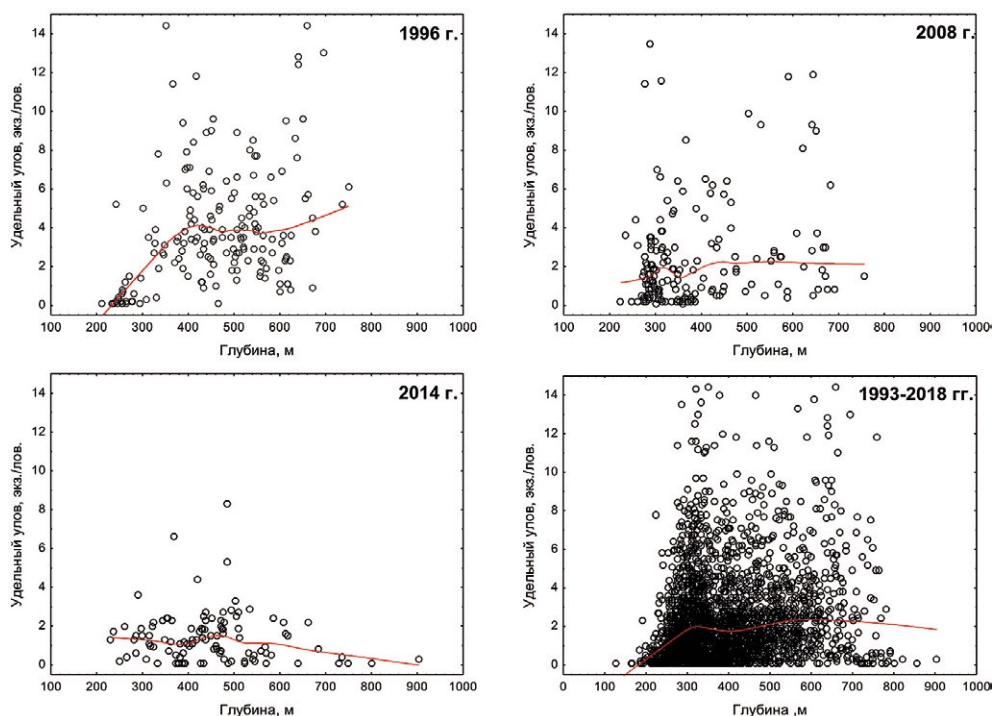
В центральной части материкового склона, восточнее банки Кашеварова, отмечается обширная зона преобладания самок над самцами, а присутствие здесь высоких концентраций половозрелых особей свидетельствует об обособленности данного района как одной из зон воспроизводства этого вида.

Равношипый краб в северной части Охотского моря обитает на значительной площади материкового склона от Восточного Сахалина до побережья Западной Камчатки. Согласно выполненным исследованиям, определены границы его встречаемости: от  $51^{\circ}36'40''$  до  $58^{\circ}00'20''$  с. ш. и от  $141^{\circ}59'30''$  до  $154^{\circ}59'60''$  в. д. На участках материкового склона с резким

свалом глубин краб встречался более узкой полосой, в отличие от центральной части моря где поселения краба представлены широко. Уточнена картина пространственного распределения его скопления, в которой выделяются зоны с преобладанием различных размерно-функциональных групп. Материалы траловых и ловушечных сборов дают примерно одинаковый результат по оконтуриванию границ встречаемости равношипого краба в исследованном районе и пространственному распределению его наиболее плотных агрегаций.

### ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

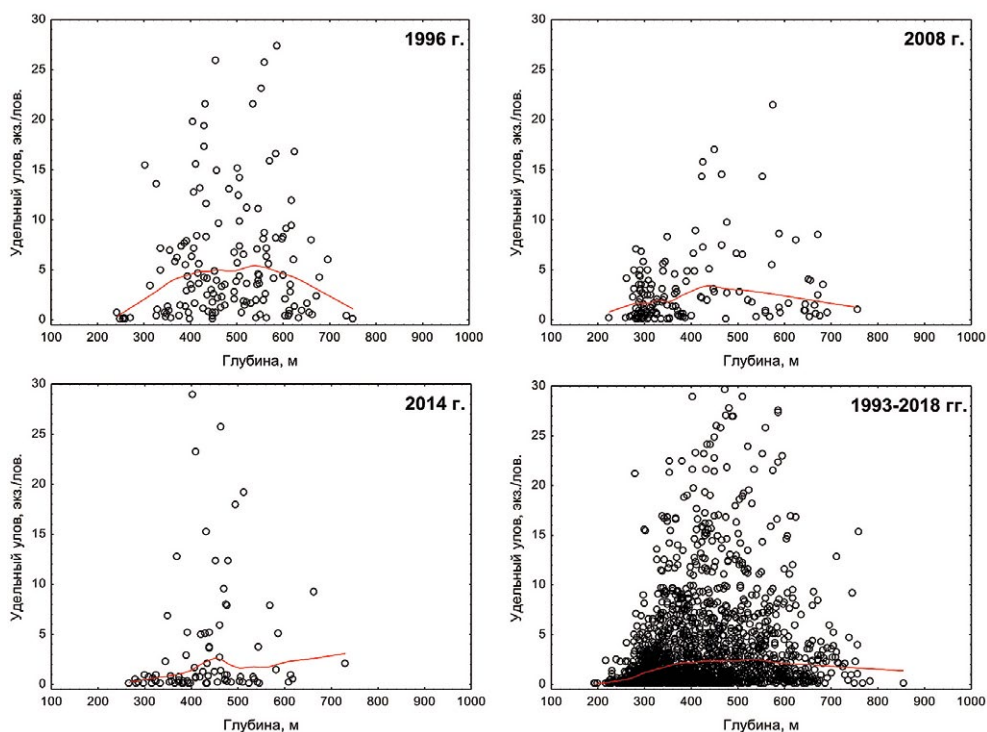
Будучи эврибатным видом, равношипый краб в различных районах Тихого океана встречается в широком диапазоне глубин. Так, в системе узких и взаимосвязанных глубоководных заливов (фиордов) Британской Колумбии (Канада) краб отмечен на глубинах 51–569 м (Jamieson, Sloan, 1985; Sloan, 1985a, b). У восточного побережья центральной части о. Хонсю (Япония) краб обитает на глубинах от 400 до 900 м (Hiramoto, Sato, 1970; Hiramoto, 1985). В районе Курильской гряды диапазон глубин его встречаемости более широк — 57–1010 м (Низяев, 2005). В экспедициях ТИНРО рав-



**Рис. 17.** Диаграммы рассеяния удельных уловов (экз./лов) промысловых самцов равношипного краба по глубинам в северной части Охотского моря по данным ловушечных уловов 1993–2018 гг.

ношипый краб регулярно регистрировался на западнокамчатском склоне и на 500-метровом срединном плато в северной части Охотского моря на глубинах от 185 до 500 м (Виноградов, 1947). По данным глубоководной траловой съёмки, проведённой ТИНРО в 1989 г. в батиали Охотского моря на НПС «Дарвин», краб отмечался на глубинах от 288 до 832 м (Долганов и др., 1989). Несмотря на то, что равношипый краб иногда регистрируется на глубинах менее 100 м, он относится к батимальным видам, т. к. плотные поселения он образует на глубинах более 300 м.

В ходе выполненных исследований равношипый краб обнаружен на глубинах от 126 до 987 м. В северо-восточной части исследованного района (во впадине ТИНРО и на шельфе, расположенном севернее) располагались места с наибольшей и наименьшей глубиной, где были пойманы крабы. Распределение уловов промысловых самцов в границах исследованного района характеризовалось относительной равномерностью в широком диапазоне глубин (рис. 17). Существенное снижение уловов наблюдалось вблизи границ батиметрического диапазона. Наиболее высокие значения удельных уловов (более 10 экз./лов.) регистрировались на глубинах от 280

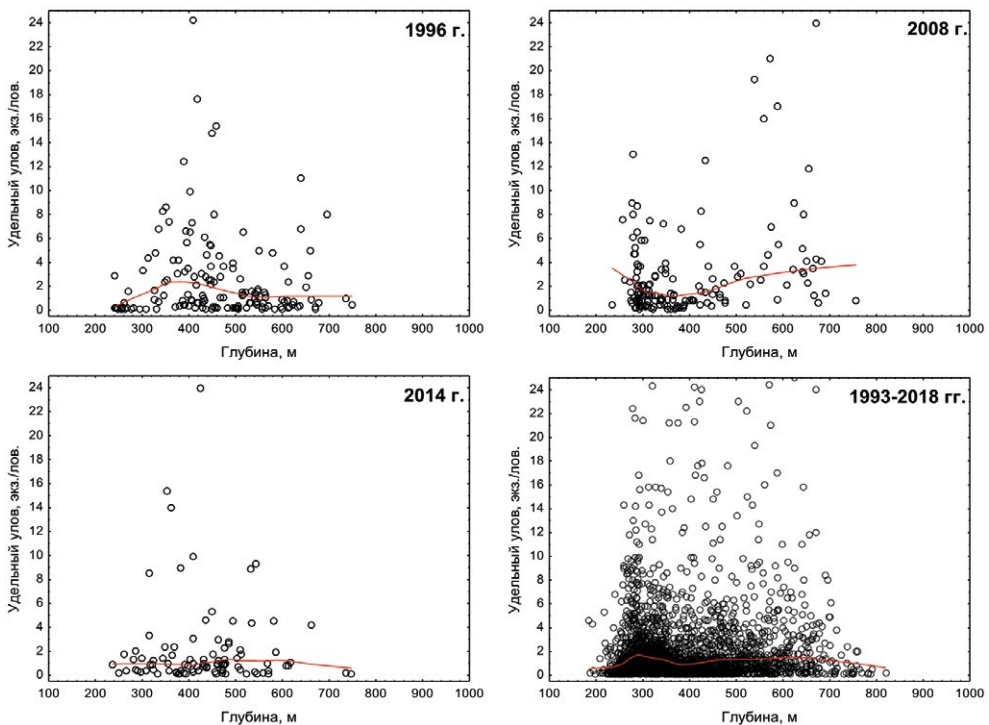


**Рис. 18.** Диаграммы рассеяния удельных уловов (экз./лов) половозрелых самок равношипного краба по глубинам в северной части Охотского моря по данным ловушечных уловов 1993–2018 гг.

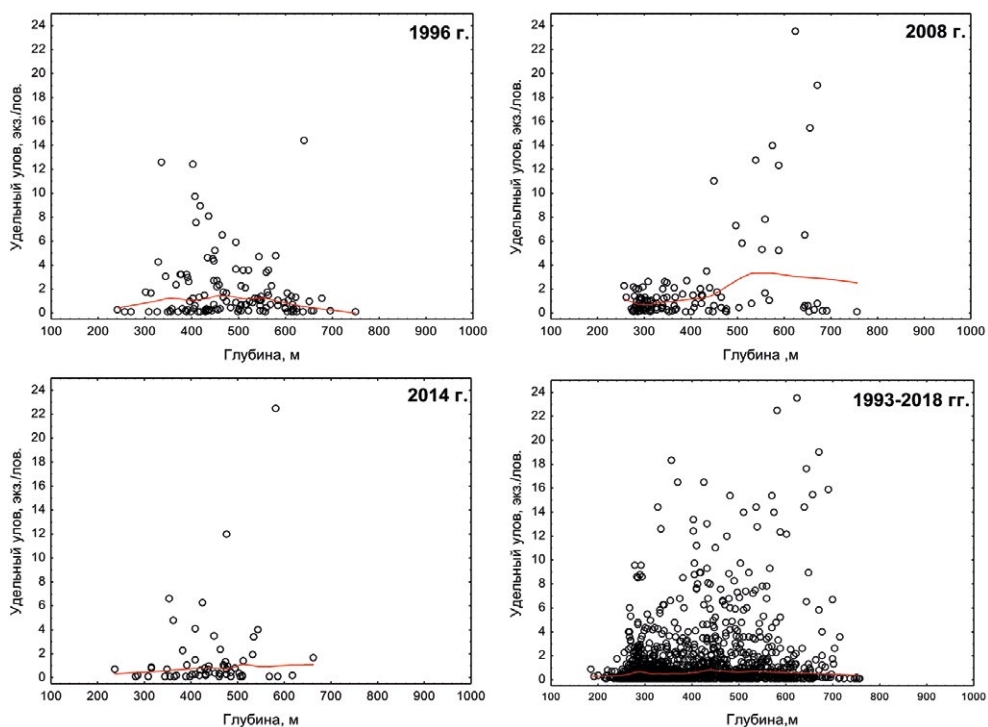
до 760 м, которые преимущественно приходились на район банки Кашеварова и центральную часть моря.

Половозрелые самки, как и промысловые самцы, встречались в широком диапазоне глубин (156–932 м), однако их распределение по глубинам было более компактным (рис. 18). Уловы более 10 экз./лов регистрировались на разных участках материкового склона от района банки Кашеварова до северо-восточной части моря в батиметрических границах от 280 до 760 м, уловы более 20 экз./лов преимущественно обнаруживались на глубинах 280–595 м. На глубоководных участках материкового склона (глубже 760 м) уловы самок резко снижались, аналогично уловам промысловых самцов.

Непромысловые самцы присутствовали в уловах практически на всех исследованных глубинах от 184 до 977 м (рис. 19), при этом на некоторых участках они могли формировать агрегации высокой плотности. Определённых предпочтений в батиметрическом распределении обозначенной размерно-функциональной группы не обнаружено. Высокие концентрации крабов отмечались на всех склонах банки Кашеварова, в центральной



**Рис. 19.** Диаграммы рассеяния удельных уловов (экз./лов) непромысловых самцов равношипного краба по глубинам в северной части Охотского моря по данным ловушечных уловов 1993–2018 гг.



**Рис. 20.** Диаграммы рассеяния удельных уловов (экз./лов) неполовозрелых самок равношипого краба по глубинам в северной части Охотского моря по данным ловушечных уловов 1993–2018 гг.

части моря и на западнокамчатском материковом склоне. Уловы более 10 экз./лов преимущественно обнаруживались на глубинах 260–745 м, более 20 экз./лов — на 280–745 м, более 30 экз./лов — на 285–745 м.

Удельные уловы неполовозрелых самок в границах исследованного района варьировали в диапазоне глубин 157–932 м (рис. 20). Самки, как и непромысловые самцы, формировали агрегации высокой плотности на разных участках материкового склона. Наиболее высокие показатели удельных уловов (более 10 экз./лов) были приурочены, главным образом, к глубинам 310–690 м.

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

обитают в экотопе материкового склона, формируя протяжённые поселения ленточного характера.

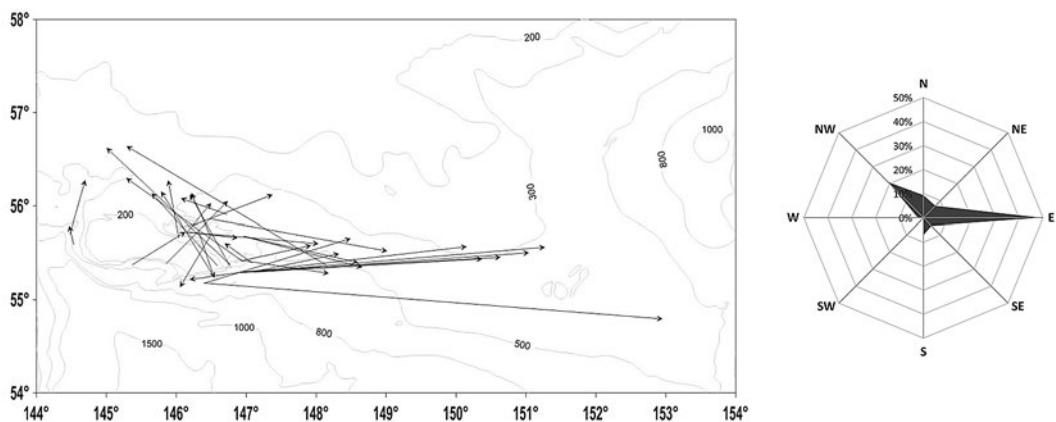
### МИГРАЦИИ ПО ДАННЫМ МЕЧЕНИЯ

Изучению особенностей формирования пространственной структуры равношипого краба в зависимости от рельефа дна посвящён ряд работ (Низяев, 2005; Клитин, Живоглядова, 2006, 2007). Наличие уступов или впадин в рельефе дна, которые являются своеобразными изоляционными барьерами, препятствует перемещению крабов, приводя к образованию отдельных группировок. Так, в условиях сложно-расчленённого подводного рельефа у берегов Курильских о-вов с многочисленными разломами и поднятиями континентального склона, которые существенно ограничивают свободное перемещение крабов, выделяются не менее девяти независимых популяций равношипого краба (Низяев, 2005). Исследования миграционной активности крабов здесь по данным мечения показали, что средняя скорость перемещений крабов составляет 0,04 км/сут., максимальная — 0,16 км/сут., а наибольшее удаление от мест выпуска не превышало 22 км (Живоглядова, 2006).

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

Для наглядного представления материалов карты с перемещениями крабов представлены в зависимости от участков их выпуска. Как показали выполненные исследования, направления передвижений крабов с метками на исследованной акватории были разнонаправленны: большая часть крабов, выпущенных на склонах банки Кашеварова, повторно выловлена в восточном (48,8%) и северо-западном направлениях (20,9%). В незначительном количестве крабы мигрировали в других направлениях, за исключением юго-западного (рис. 21).

Перемещения в сторону меньших глубин отмечено у 69,8% крабов. Основная часть выловленных крабов состояла из самцов (90,7%), из них на долю собей промыслового размера приходилось 84,6%. Период пребывания крабов в море варьировал от 3 до 2170 дней. Значительная часть крабов за этот период совершила протяжённые миграции: 90,7% регистрировались на расстоянии, превышавшем 20 км от места их выпуска, а наи-



**Рис. 21.** Перемещения по прямой меченых крабов, выпущенных в районе банки Кашеварова

большее удаление составило 420 км, которое было пройдено крабом за 632 дня. Скорость передвижения крабов в среднем составила  $0,32 \pm 0,04$  км в сутки при колебаниях от 0,03 до 0,91 км/сут. Наиболее протяжённые миграции (более 200 км) совершили самцы промыслового размера, находившиеся во время выпуска во 2 и 3 ранней СЛЦ, т. е. с неокрепшим после линьки панцирем и слабым наполнением конечностей мышечной тканью. Средняя скорость их передвижения составила  $0,77 \pm 0,04$  км/сут. при колебаниях от 0,66 до 0,91 км/сут.

Следует отметить, что перемещения крабов, восстановленные по данным вторичных поимок, не в полной мере отображают их миграционные пути в силу того, что крабы передвигаются по акватории более хаотично, чем построенные прямые, и путь их лежит по более удобным для перемещений участкам дна. Так, перемещения крабов с южных склонов банки Кашеварова в северо-восточном и в обратном направлениях, скорее всего, происходили вдоль её склонов, а не с преодолением возвышенности и выходом на глубины менее 200 м.

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

Из выпущенных крабов на западном склоне банки Кашеварова повторно выловлены две особи в точках, расположенных севернее мест их выпуска. Самец, выпущенный на глубине 600 м, по истечении 1,2 года повторно пойман на глубине 320 м. Состояние его панциря при выпуске по всем

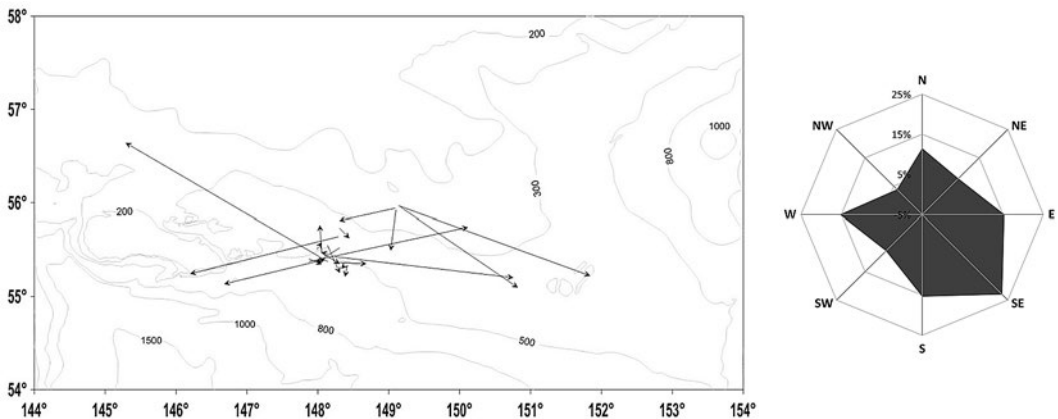


признакам относилось к 3 поздней СЛЦ, т. е. за период его пребывания в море у него произошла смена панциря. Второй самец краба, напротив, был выпущен на глубине 430 м (в 3 ранней СЛЦ), а спустя 6 месяцев он сместился на глубину 600 м в зону с преобладанием в уловах половозрелых самок. Самцы в 3 средней и 3 поздней СЛЦ в этом районе преимущественно (58,3%) мигрировали в сторону больших глубин, при этом их средняя скорость составляла  $0,21 \pm 0,06$  км/сут.

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

В центральной части моря крабы преимущественно выпускались на двух участках, один из которых находился в средних координатах  $56^{\circ}00'$  с. ш. и  $149^{\circ}00'$  в. д., второй располагался южнее ( $55^{\circ}30'$  с. ш.,  $148^{\circ}00'$  в. д.). Направления передвижений меченых крабов носили здесь, как правило, неупорядоченный характер (рис. 22). Наибольшая часть крабов (23,1%) мигрировала в юго-восточном направлении, и практически в равном количестве крабы перемещались во всех остальных направлениях.

Наиболее протяжённые миграции (более 100 км) совершили самцы промыслового и непромыслового размера, находившиеся во время выпуска во 2 и 3 ранней СЛЦ, при этом крабы мигрировали в равных долях,



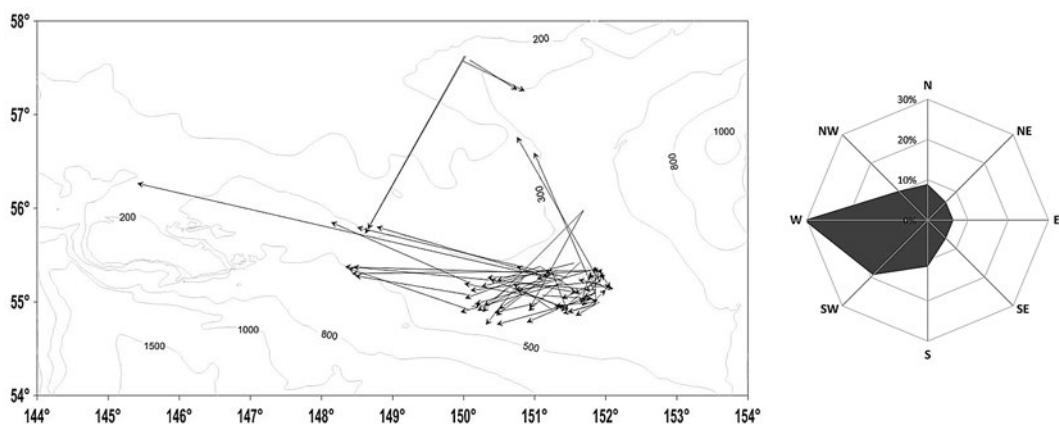
**Рис. 22.** Перемещения по прямой меченых крабов, выпущенных в центральной части моря

как на большие, так и на меньшие глубины. Средняя скорость их передвижения составила  $0,35 \pm 0,08$  км/сут., при колебаниях от 0,15 до 0,61 км/сут. Максимальное удаление крабов от мест мечения здесь не превышало 224 км (самец ШК 91 мм).

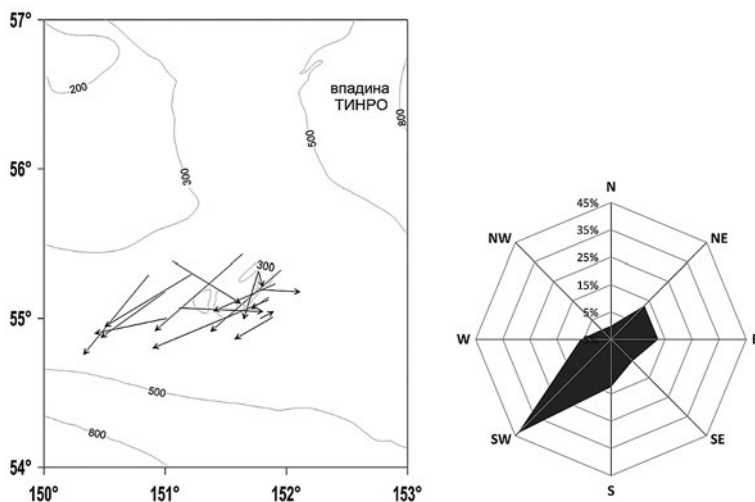
Глубина обитания в местах вторичных поимок крабов, выпущенных в северной части района, в среднем была больше (323 м), чем при мечении (252 м), при этом все самцы в период их выпуска находились во 2 СЛЦ. Здесь также отмечена миграция самца, инвазированного корнеголовым ракообразным *B. callosus*, в сторону увеличения глубин. Единственная повторно выловленная самка, которая несла под абдоменом свежее отложенные яйца, мигрировала в сторону меньших глубин (с 523 до 398 м).

Наибольшее количество вторично пойманных крабов было выпущено в восточной части исследованного района. Основная часть крабов мигрировала в восточном (30,1%) и юго-западном направлениях (19,2%). Крабы, выпущенные здесь, также совершали протяжённые перемещения, как и в других исследованных районах (рис. 23). Максимальное удаление от мест выпуска составило 391 км, которое было преодолено самцом промыслового размера за 1185 сут.

По материалам исследований короткопериодных осенне-зимних миграций крабов отмечено, что самцы промыслового размера, находившиеся во 2 и 3 ранней СЛЦ, выпущенные в сентябре–октябре в районе 300-метровых возвышенностей, спустя от 117 до 180 сут. сместились в более глубоководные участки материкового склона (рис. 24). Глубина обитания в местах вторичных поимок в среднем составляла 352 м, в местах мечения — 321 м. Курс перемещений находился в диапазоне от  $23^\circ$  до  $273^\circ$ , однако большинство самцов (43,8%) мигрировало в юго-западном направлении.



**Рис. 23.** Перемещения по прямой меченых крабов, выпущенных в восточной и северо-восточной частях района



**Рис. 24.** Перемещения по прямой меченых самцов крабов промышленного размера, выпущенных на 2 и 3 ранней СЛЦ в сентябре–октябре 2009 г. и выловленных в феврале–марте 2010 г.

Спустя 4–6 месяцев после выпуска крабов наполнение конечностей мышечной тканью у большинства из них достигало 60–70%. При повторном вылове крабов на промысловых судах все они шли на изготовление продукции, т. е. для наращивания мышечной массы тела крабов после смены панциря им было достаточно 6 месяцев. Подобные короткопериодные миграции крабов в сторону больших глубин наблюдались и на северо-восточном участке, при этом крабы мигрировали в юго-восточном направлении (рис. 23).

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

Средняя и максимальная скорости перемещений самцов равношипого краба во всех исследуемых районах составили, соответственно, 0,47 и 2,65 км/сут. При этом максимальные скорости перемещений регистрировались у особей с минимальными периодами между их выпуском и повторной поимкой, не превышающими 12 дней. Максимальная скорость передвижения крабов, пойманных более обозначенного периода, уже составляла 1,40 км/сут., при среднем значении 0,34 км/сут. Это свидетельствует о том, что крабы передвигались весьма интенсивно, но при этом оставались в одном районе.

Анализ миграционной активности крабов, в зависимости от стадии физиологического состояния, показал, что средняя скорость сам-

цов, выпущенных на 2 СЛЦ, составляла  $0,51 \pm 0,06$  км/сут., на 3 ранней СЛЦ —  $0,43 \pm 0,07$  км/сут., 3 средней СЛЦ —  $0,47 \pm 0,15$  км/сут., 3 поздней —  $0,40 \pm 0,15$  км/сут. Проверка непараметрическим критерием Манна-Уитни показала отсутствие между ними статистически значимых различий ( $p > 0,05$ ), т. е. эти характеристики не зависели от стадии линчного цикла особей, несмотря на тренд снижения средней скорости крабов при старении их панцирей.

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

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

В верхней части материкового склона, где повторно выловлена большая часть меченых особей, преобладающее развитие вдали от берега вновь получает фауна обрастаний на необычных для неё глубинах и рыхлых песчано-илистых и илистых грунтах. Руководящая роль в биоценозах здесь принадлежит многочисленным видам губок, гидроидам, гидрокораллам, асцидиям и мшанкам, а также седентарным полихетам

**Таблица 4.** Характеристика миграционной активности равношипого краба в северной части Охотского моря

Размерно-функциональные группы	Дальность перемещений, км	Скорость перемещений, км/сут.	Время в пути, сут.	№, экз.
Промысловые самцы	$\frac{0,9-419,7}{79,0 \pm 7,8}$	$\frac{0,03-2,62}{0,45 \pm 0,05}$	$\frac{3-2170}{347 \pm 39}$	105
Половозрелые самки	$\frac{31,7-160,8}{106,1 \pm 18,6}$	$\frac{0,25-0,81}{0,46 \pm 0,08}$	$\frac{39-405}{276 \pm 55}$	8
Непромысловые самцы	$\frac{2,6-259,8}{63,9 \pm 14,1}$	$\frac{0,01-2,65}{0,54 \pm 0,10}$	$\frac{2-1438}{275 \pm 53}$	28
Неполовозрелые самки	$\frac{62,6-67,8}{65,2 \pm 2,6}$	$\frac{0,06-0,20}{0,13 \pm 0,07}$	$\frac{345-1050}{698 \pm 353}$	2
Инвазированные самцы	$\frac{37,0-52,6}{25,2 \pm 11,4}$	$\frac{0,2-1,47}{0,57 \pm 0,30}$	$\frac{7-178}{93 \pm 48}$	4

*Примечание:* над чертой — пределы, под чертой — средняя арифметическая  $\pm$  ошибка средней

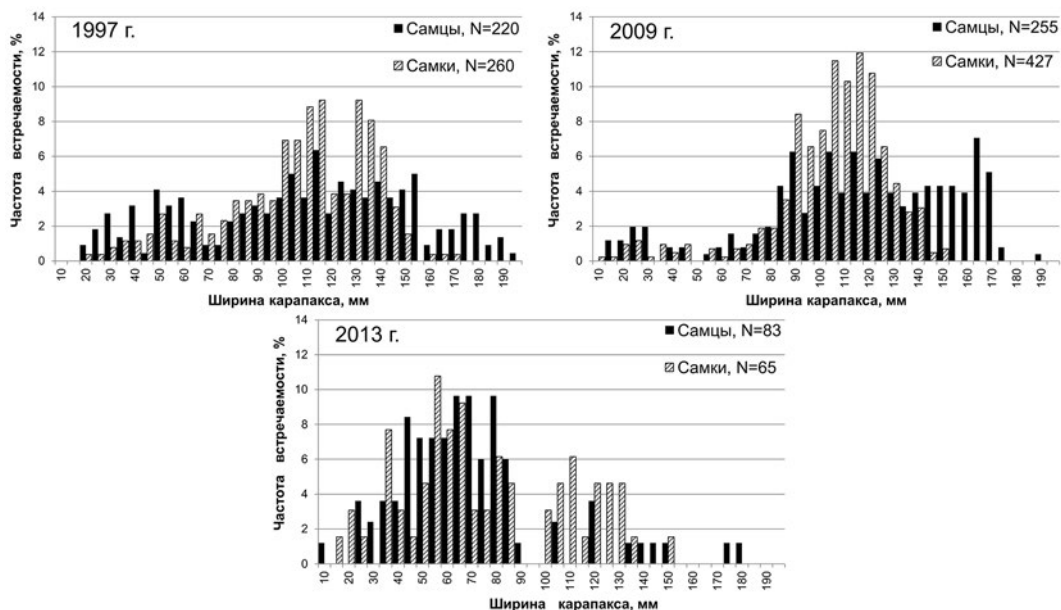
(сем. Sabellidae). В составе развитой фауны обрастателей с точки зрения трофических характеристик массово встречаются формы, собирающие детрит с поверхности дна (*Ophiura sarsii*, *O. leptoctenia*, *Ophiacantha bidentata* (кл. Ophiuroidea), *Nucula tenuis*, *Leda* sp., *Macoma* sp. (кл. Bivalvia), заглатывающих грунт (главным образом, Maldanidae), хищники и трупоеды (из Polychaeta) (Савилов, 1957, 1961).

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

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

## СОСТАВ УЛОВОВ И РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ

**Траловые сборы.** В уловах комплексной донной траловой съёмки 1997 г. ширина карапакса самцов равношипового краба изменялась от 20 до 196 мм. На графике вариационных рядов ширины карапакса самцов выделяются четыре размерные группы: 20–64, 80–114, 125–154 и 165–189 мм (рис. 25). Ширина карапакса самок варьировала от 20 до 170 мм, в их размерном составе также выделяются четыре группы. Основу уловов самок (более 63%) преимущественно составляли особи 100–139 мм. Модальный класс самцов и самок приходился на крабов одной размерной группы — 115–119 мм.



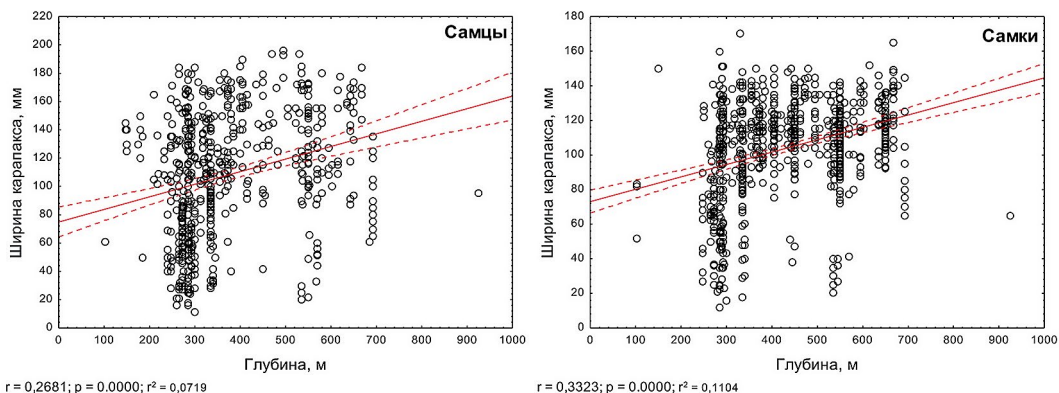
**Рис. 25.** Размерный состав равношипого краба из траловых уловов в северной части Охотского моря по данным 1997, 2009 и 2013 гг.

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

Съёмка 2013 г. характеризовалась наименьшим количеством тралений, где в уловах регистрировался краб, так как большая часть постановок тралов производилась на глубинах менее 200 м. Размеры самцов изменялись от 11 до 184 мм, самок — от 16 до 151 мм. Модальный класс самцов в этот год приходился на крабов размером 65–74, 80–84 мм, самок — на 55–59 мм.

Анализ изменения размерного состава крабов в зависимости от глубины показал, что размеры самцов и самок имели незначительную, но статистически значимую тенденцию к повышению с увеличением глубины (рис. 26).

Наибольшее количество крабов из траловых уловов было представлено мелкоразмерными особями, большая часть крабов выловлена на участке акватории, расположенном севернее банки Кашеварова, на глубинах от 270 до 300 м. Траления, в которых регистрировались крабы, выполнялись в зоне преобладания неподвижных сестонофагов. В уловах в значительном



**Рис. 26.** Диаграммы рассеяния показателя ширины карапакса (мм) самцов и самок равношипого краба в зависимости от глубины (м) по данным траловых съёмов 1997, 2009, 2013 гг. (прямой линией указана линия тренда, пунктирными — границы 95% доверительного интервала)

количестве присутствовали губки различных видов, уловы которых в нескольких случаях не позволяли выполнить полноценные 30-минутные траления. В лопасть губок находили укрывавшихся там самых мелких крабов с размерами от 11 до 30 мм по ширине карапакса (рис. 27).

Как показали дальнейшие исследования, в ловушечных сборах практически отсутствовали крабы размером до 60 мм. В этой связи важным представлялось рассмотрение пространственного распределения крабов по акватории в первые годы жизни. Мелкоразмерные крабы от 11 до 59 мм встречались в общей сложности на 38 станциях трёх траловых съёмов. Уловы молоди отмечались от побережья Западной Камчатки, севернее впадины ТИПРО, вдоль материкового склона в центральной части моря



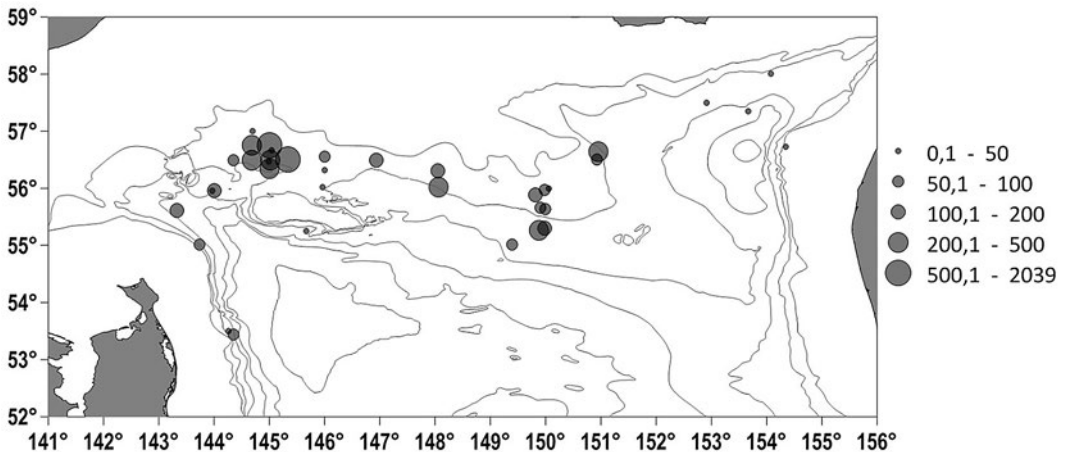
**Рис. 27.** Самец равношипого краба, укрывшийся в губке

и до Восточного Сахалина. Молодь регистрировалась в диапазоне глубин от 185 до 570 м. Наиболее часто молодь краба отмечалась на станциях, расположенных в центральной части моря и в районе северо-западной банки Кашеварова (рис. 28).

Наиболее плотные скопления крабов (более 300 экз./км<sup>2</sup>) обозначенной размерной группы отмечались к северо-западу от 300-метровых возвышенностей (55°16' с. ш., 149°53' в. д., 340 м), а также на станциях, расположенных севернее банки Кашеварова (56°30'–56°45' с. ш., 144°41'–145°21' в. д., 271–293 м). На станциях с максимальными показателями плотности скоплений молоди равношипового краба значительную часть уловов (иногда превышающую несколько тонн на часовое траление) составляли многочисленные виды губок.

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

Размеры самцов равношипового краба в североохотоморском районе по результатам съёмки 1989 г. изменялись от 5 до 205 мм, основу уловов составляли крупноразмерные самцы от 140 до 180 мм, с модой 160 мм. Сам-



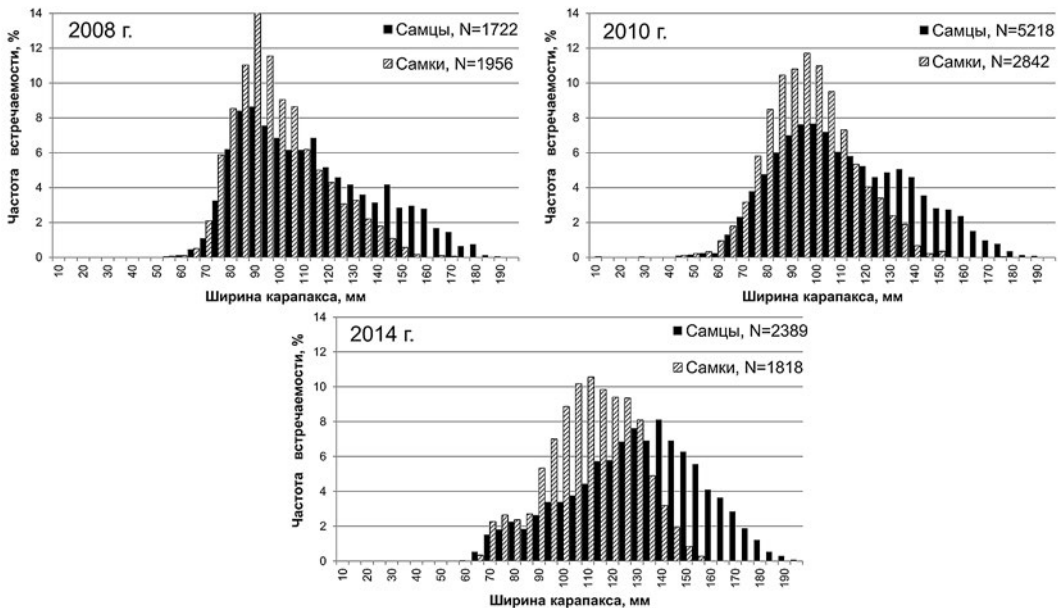
**Рис. 28.** Распределение равношипового краба (экз./км<sup>2</sup>) размерной группы 11–59 мм по ширине карапакса по данным траловых съёмок 1997, 2009, 2013 гг. Глубины, как на рис. 5



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

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

**Ловушечные сборы.** Крабы из ловушечных сборов были представлены особями широкого размерного диапазона: самцы от 10 до 216 мм, самки — от 18 до 185 мм по ширине карапакса. Частотное распределение самцов и самок за период исследований (1992–2015 гг.) представляло собой одновершинную кривую с модальным классом — 135–139 и 110–114 мм, соответственно. Более наглядное представление о размерной структуре крабов в ловушечных уловах дают результаты учётно-ловушечных съёмов, которые выполнялись по заранее намеченной сетке станций (рис. 29).



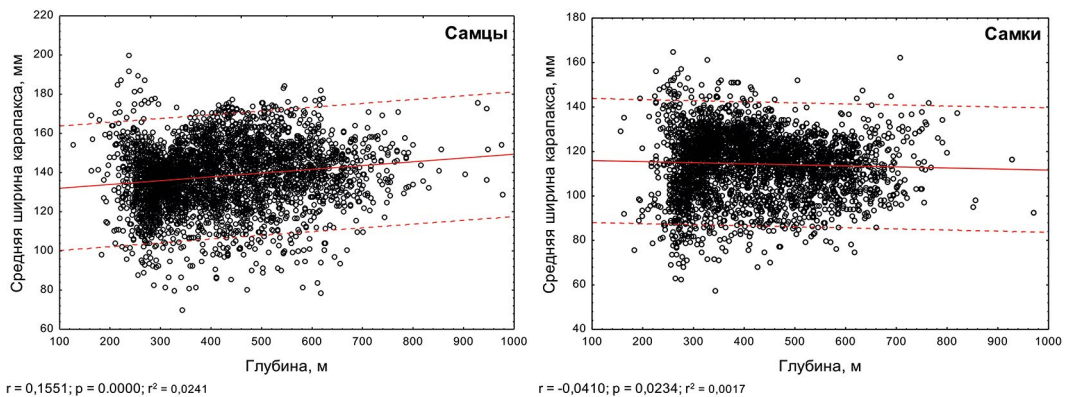
**Рис. 29.** Размерный состав равношипого краба из ловушечных уловов в северной части Охотского моря с использованием ловушек со стандартным размером сетного полотна (2008, 2014 гг.) и с мелкоячеистой делью (2010 г.)

Крабы в ловушечных сборах массово начинают облавливаться от 60 мм по ширине карапакса. В уловах преобладали средне- и крупноразмерные особи обоих полов. Низкая встречаемость мелкоразмерных крабов в ловушечных сборах связана как с размерами ячеи, которая на стандартных крабовых ловушках, как правило, составляет 50–60 мм между узлами сетки (при таких размерах сетного полотна молодь краба выскользывает сквозь него), так и одиночным образом жизни молоди крабов на первых годах их жизни.

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

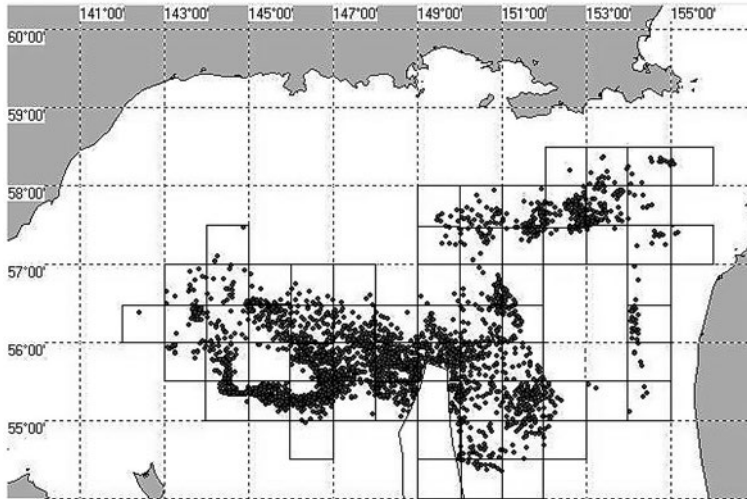
Естественно, что наилучшим образом картину облавливаемости различных размерных групп краба дало бы одновременное выполнение траловых и ловушечных работ в одних и тех же координатах. Однако сравнительный анализ не удалось выполнить в силу ограниченности имеющихся данных. В тех районах, где имелись близкие по координатам и срокам сборы из ловушечных уловов, поимки крабов в тралах были единичными, поэтому сопоставить имеющиеся материалы не представлялось возможным.

В отличие от данных траловых работ, по ловушечным сборам в нашем распоряжении имеется значительно больший массив данных. Анализ изменения размерного состава крабов в зависимости от глубины показал, что средние размеры самцов, так же, как и при траловых работах, имели статистически незначимую тенденцию к повышению, у самок же, напротив, наблюдалось некоторое снижение средних размеров с увеличением глубины (рис. 30).



**Рис. 30.** Диаграммы рассеяния средней ширины карапакса (мм) самцов и самок равношипного краба в зависимости от глубины (м) по данным ловушечных сборов 1992–2015 гг. (пунктирными линиями указаны границы 95% предсказательного интервала)

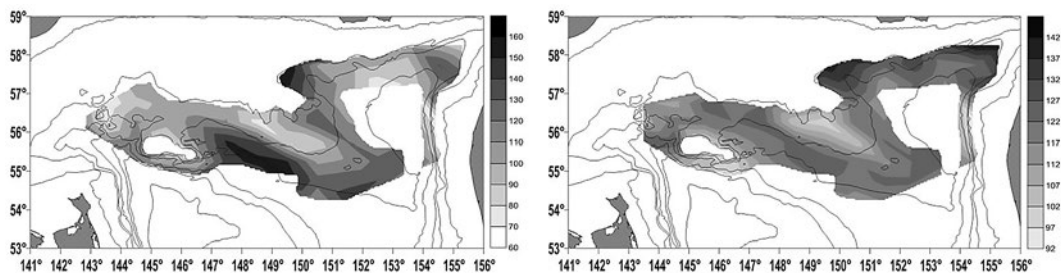
Общее количество анализируемых статистических квадратов составило 67 (рис. 31). Количество станций в этих квадратах существенно варьировало, однако в большей своей части число проанализированных крабов в каждом из статистических квадратов превышало 100 экз.



**Рис. 31.** Схема станций ловушечных сборов по размерному составу равношипого краба (по 30-минутным статистическим квадратам)

Распределение средних размеров самцов, построенное по статистическим квадратам, преимущественно отражало количественное распределение крупноразмерных крабов. Так, наиболее крупные крабы сосредотачивались в центральной части моря восточнее банки Кашеварова в зоне, где отмечается высокая плотность поселений половозрелых самок (рис. 32). Также увеличение средних размеров крабов отмечено на границе шельфа в районе северо-восточной впадины и северо-восточнее впадины ТИНРО. В этих районах самцы регистрировались в небольших количествах, однако большинство из них имело крупные размеры. Снижение размерных характеристик самцов наблюдалось в центральной части моря — вдоль 300-метровой изобаты.

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



**Рис. 32.** Распределение средних размеров самцов (А) и самок (Б) равношипового краба (мм) из ловушечных уловов, построенное по статистическим квадратам. Глубины, как на рис. 5

Уменьшение размерных характеристик самок и самцов в центральной части моря на глубинах от 200 до 300 м обусловлено увеличением доли молоди, создающей здесь плотные и устойчивые скопления.

Более объёмные и систематические данные начали поступать с 1994 г. (рис. 33).

В районе банки Кашеварова крабы были представлены в широком размерном диапазоне. В первые годы исследований размерный состав крабов чаще имел мономодальное распределение, а в некоторые годы отмечалось даже близкое к нормальному (1995 г.) с модой у самцов 140–144 мм, у самок — 105–109 мм.

Анализ динамики размерных характеристик крабов с 1994 по 1999 гг. показал отчётливое уменьшение доли крупноразмерных особей. Особенно резкое понижение наблюдалось в 1997 г., когда средний размер самцов снизился до 129 мм, а модальный класс составляли крабы 115–119 мм. Такое резкое изменение размерного состава самцов стало результатом активного промышленного освоения и изъятия крупноразмерных крабов. Это подтверждается отсутствием изменений в размерном составе самок краба, которые, как известно, запрещены для добычи. В результате промыслового изъятия наблюдалось снижение и плотности поселения самцов. На фоне неблагоприятных изменений в состоянии популяции краба было предложено ввести запрет на промышленный лов равношипового краба на акватории банки Кашеварова (55°00'–56°00' с. ш. и 144°30'–148°00' в. д.) и снизить объёмы рекомендованных к вылову квот (Афанасьев и др., 1998). Действие запрета в пределах обозначенных координат вступило в силу с 2000 г.

После закрытия промысла краба на акватории банки Кашеварова, исследования в этом районе носили непериодический характер, однако позволяли оценить наблюдавшиеся изменения в состоянии крабов. В первые годы после закрытия района (2002–2003 гг.) размерный состав крабов был близок к частотному распределению крабов, собранных в конце 90-х гг. прошлого столетия. Немного позже наблюдалась некоторая стабилизация

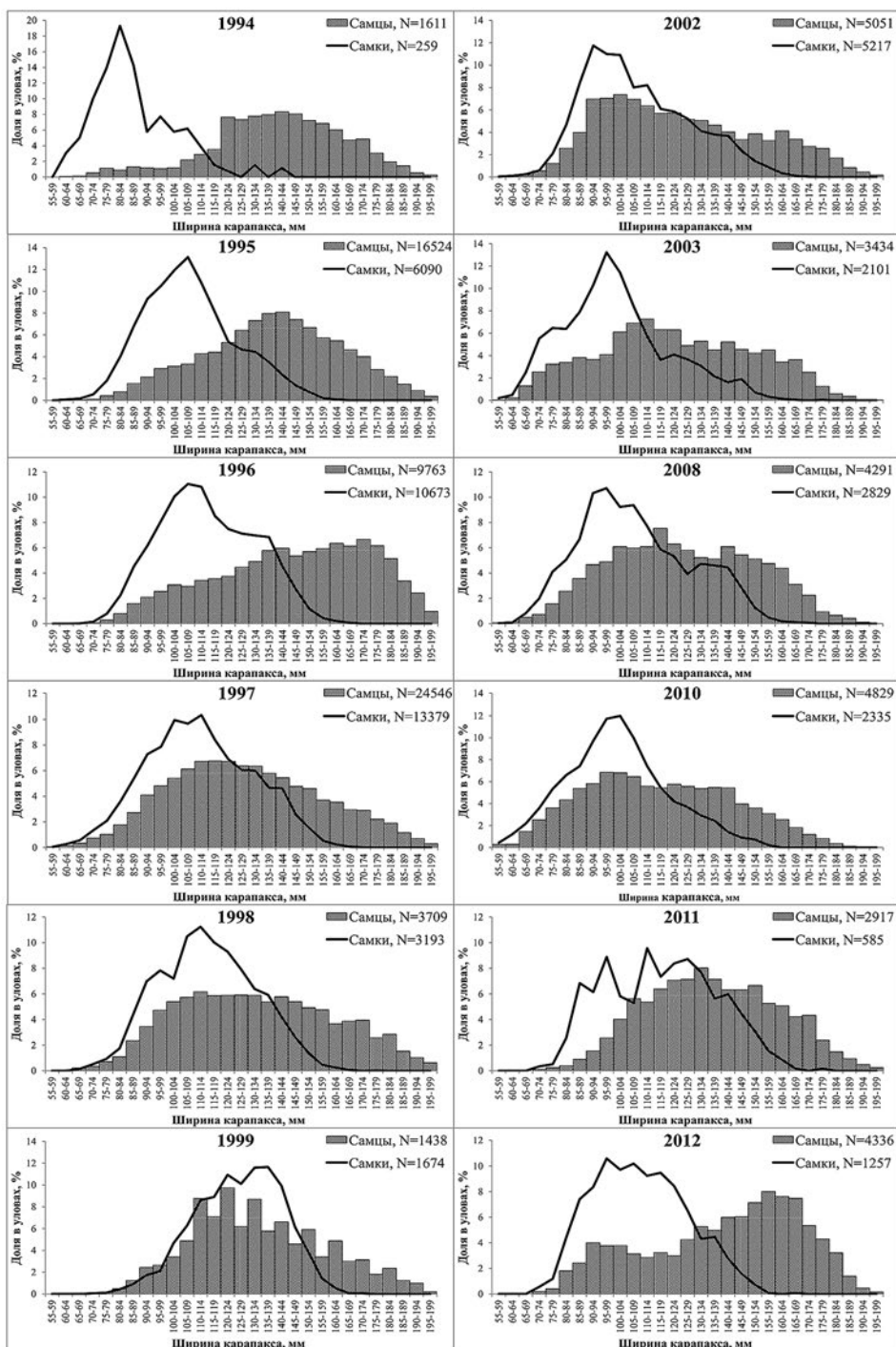


Рис. 33. Размерный состав самцов и самок равношипого краба на акватории банки Кашеярова по данным ловушечного лова

в размерном составе самцов и постепенное увеличение средних размеров промысловых крабов, за исключением 2010 г.

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

В отличие от самцов, у самок изменения в размерном составе были не столь существенными. Из года в год основу уловов составляли крабы от 90 до 115 мм, в некоторые годы отмечались резкие изменения размерного состава, однако в большей степени они были связаны с районом проведения работ. Так, в 1999 г. в целях поиска новых скоплений промысловых крабов исследованная площадь была значительно расширена, в её пределах были обнаружены поселения крупноразмерных самок.

Размерный состав самцов на материковом склоне центральной части моря так же, как на акватории банки Кашеварова, состоял из крабов разных размерных групп (рис. 34, 35). Накопленный за эти годы материал

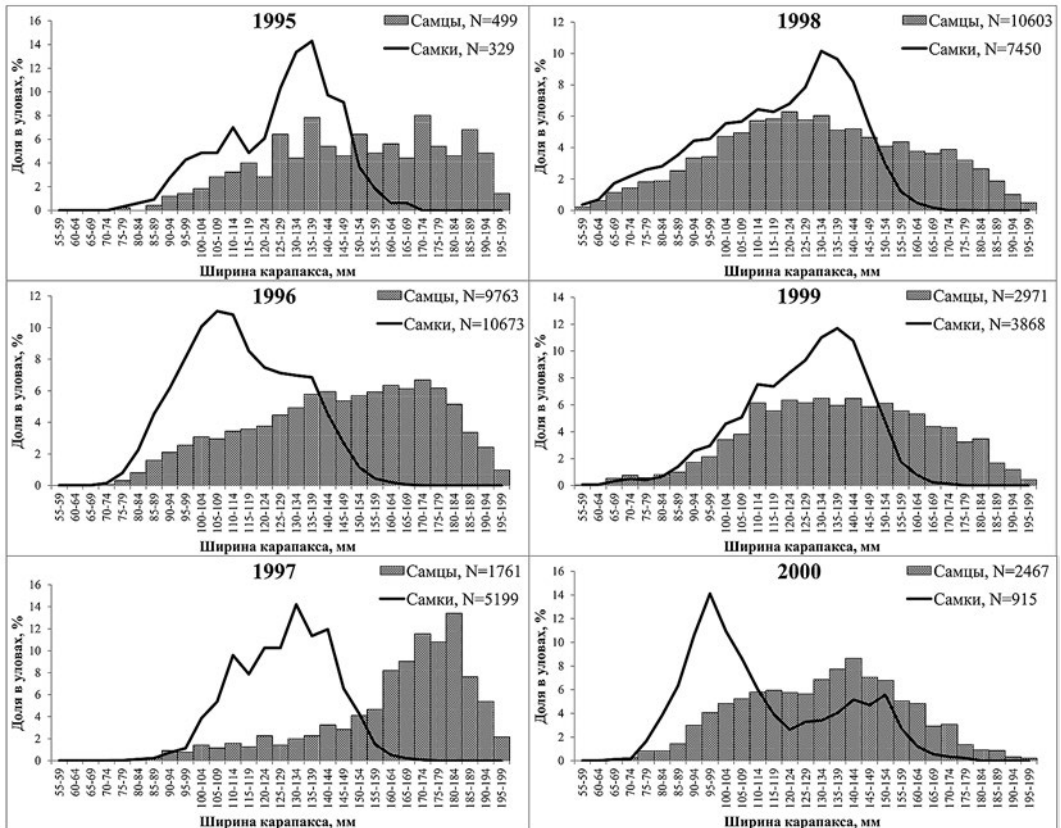


Рис. 34. Размерный состав самцов и самок равношипого краба на североохотоморском склоне по данным ловушечного лова в период с 1995 по 2000 гг.

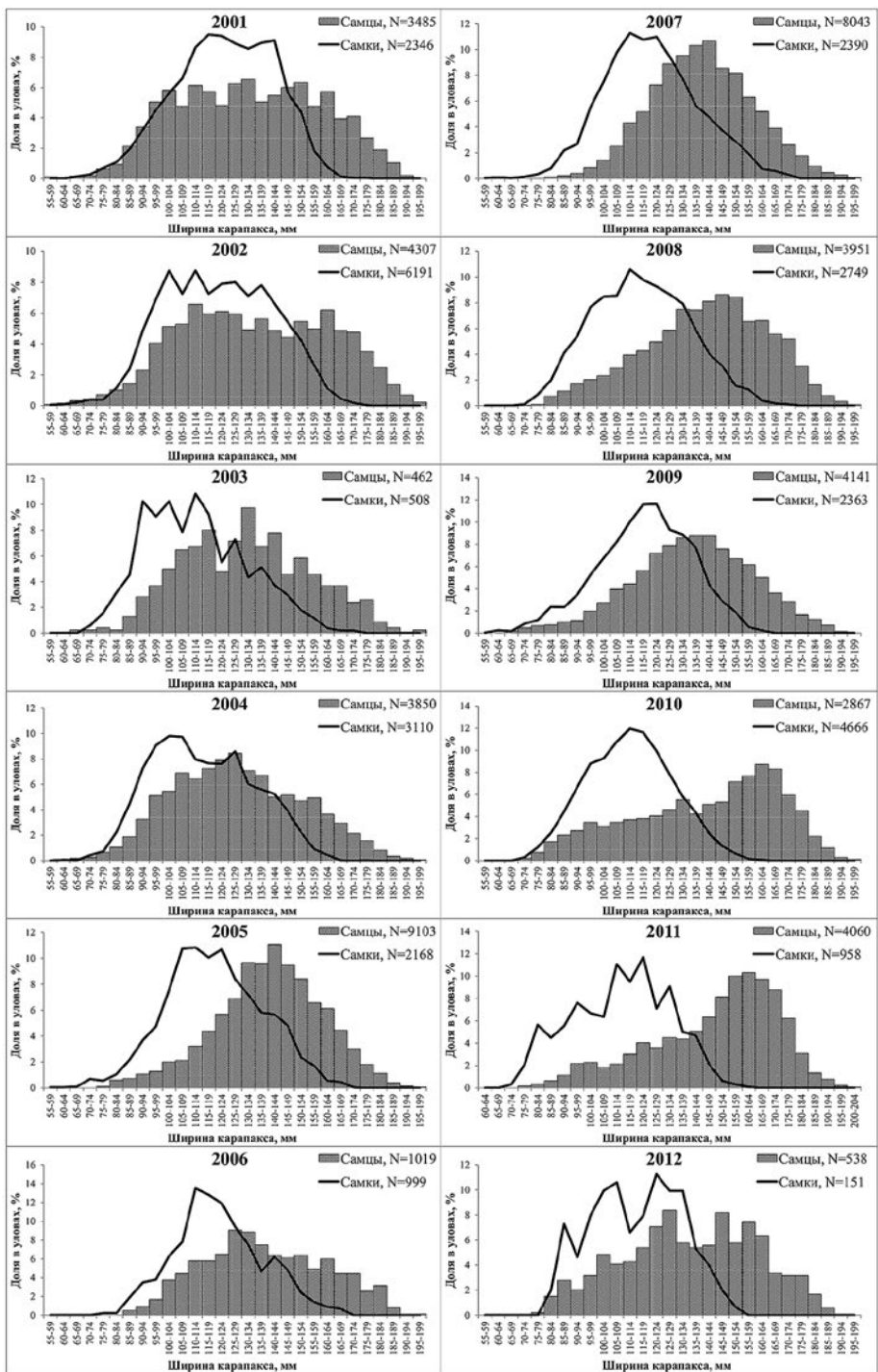


Рис. 35. Размерный состав самцов и самок равношипого краба на североохотоморском склоне по данным ловушечного лова в период с 2001 по 2012 гг.

демонстрировал преобладание в этой части моря в первые годы исследований (1995–2000 гг.) крупноразмерных крабов.

Отмечена существенная промысловая нагрузка на этот участок акватории, однако интенсивность её была менее значительной, чем на акваторию банки Кашеварова, по крайней мере, до 2000 г. Значительных изменений в размерном составе крабов в пределах обозначенного района не наблюдалось. Промысловое изъятие крупноразмерных крабов происходило на значительной по площади акватории, к тому же объёмы рекомендованных к вылову квот к этому времени значительно сократились. В поисках промысловых скоплений крабов исследовательские работы были значительно расширены в восточном направлении. Найденные в этой части поселения крабов были включены в промышленный оборот, тем самым промысловая нагрузка на североохотоморский район стала более равномерной.

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

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

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

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



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

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

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

## ЛИНОЧНЫЕ ПРОЦЕССЫ

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

Линочный цикл равношипного краба изучен недостаточно, однако сведения из литературных источников позволяют восполнить пробелы о биологии вида. Так, наблюдения за исследуемым объектом в лабораторных условиях показали, что продолжительность развития личинки от вылупления до 1 мальковой стадии (при температуре +3 °С и солёности 33–34‰) составляла в среднем 148 дней. Зависимость длительности периода

развития от температуры воды имела следующий вид: период развития (суток) =  $-35,82(^{\circ}\text{C}) + 1,96(^{\circ}\text{C})^2 + 238,6$ ;  $r^2 = 0,99$ . Каждый градус повышения температуры воды сокращал продолжительность периода их развития примерно на 9%. На первой мальковой стадии крабы имеют длину карапакса в среднем 2,5 мм и высоту клешни 0,57 мм. После смены панциря длина карапакса крабов размерной группы от 2 до 35 мм увеличивается в среднем на 28%, а высота клешни — на 33% (Paul, Paul, 1999, 2001б).

Закономерностей в доминировании крабов по стадиям линочного цикла в зависимости от времени года не обнаружено (рис. 36). Крабы в послелиночном и предлиночном состояниях встречались в незначительных количествах в течение календарного года. Изменения были несущественными и в большей степени зависели от района проведения работ, чем от времени года. Доля крабов с отвердевшим после линьки панцирем в 3 ранней стадии линочного цикла варьировала поквартально от 13 до 65%. Доля крабов в 3 средней и 3 поздней стадиях линочного цикла изменялась от 24 до 76% и от 3 до 59%, соответственно.

Анализ распределения равношипого краба по глубинам также не выявил горизонты, на которых преобладали крабы в какой-либо стадии линочного цикла. Крабы в послелиночном и предлиночном состояниях присутствовали во всём исследуемом диапазоне глубин. Однако к периферии батиметрических границ, где регистрировался исследованный объект, наблюдалось увеличение относительного количества особей с ещё неокрепшим после линьки панцирем, тогда как в среднем ди-

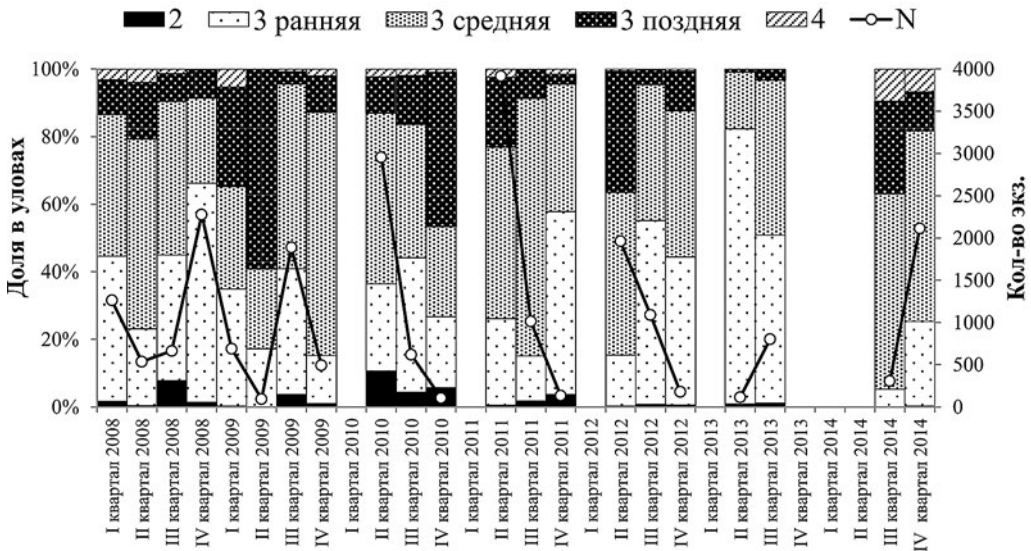


Рис. 36. Линочное состояние самцов равношипого краба промыслового размера поквартально с 2008 по 2014 гг.

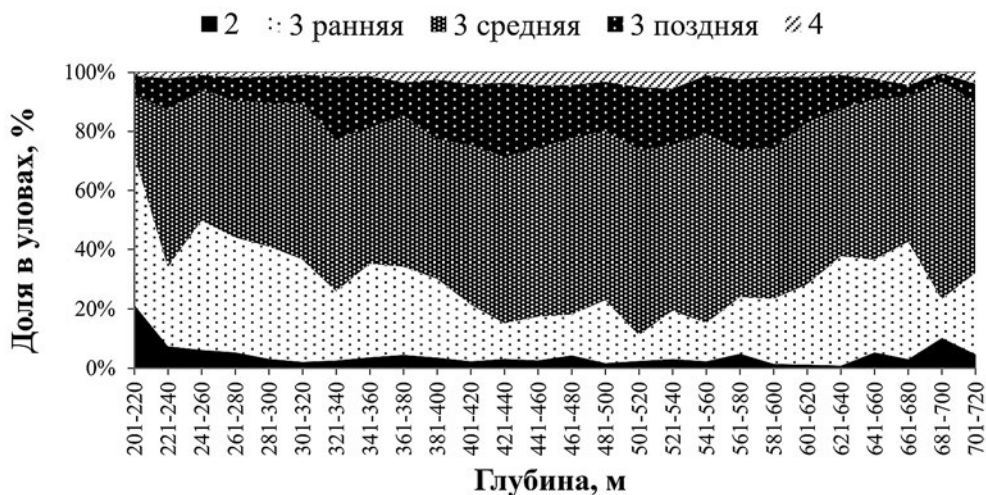


Рис. 37. Распределение промысловых самцов равношипого краба по глубинам, в зависимости от состояния панциря

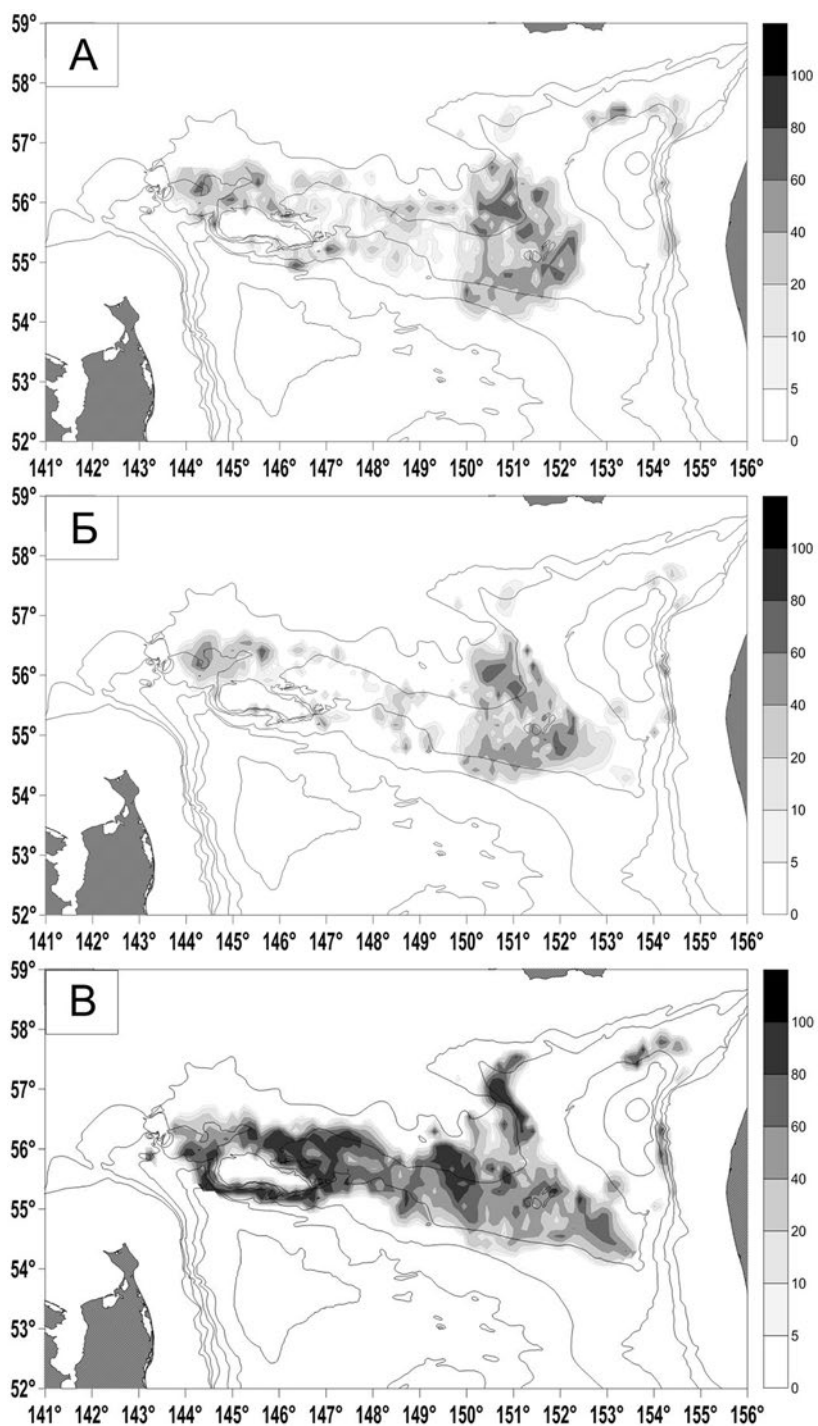
апазоне глубин в большей степени преобладали крабы с постаревшим панцирем (рис. 37).

Крабы в предлиночном состоянии преимущественно встречались в центральной части моря и распространялись широкой полосой от восточных склонов банки Кашеварова до 300-метровых возвышенностей. Повышение их доли в уловах также наблюдалось на различных участках материкового склона (рис. 38).

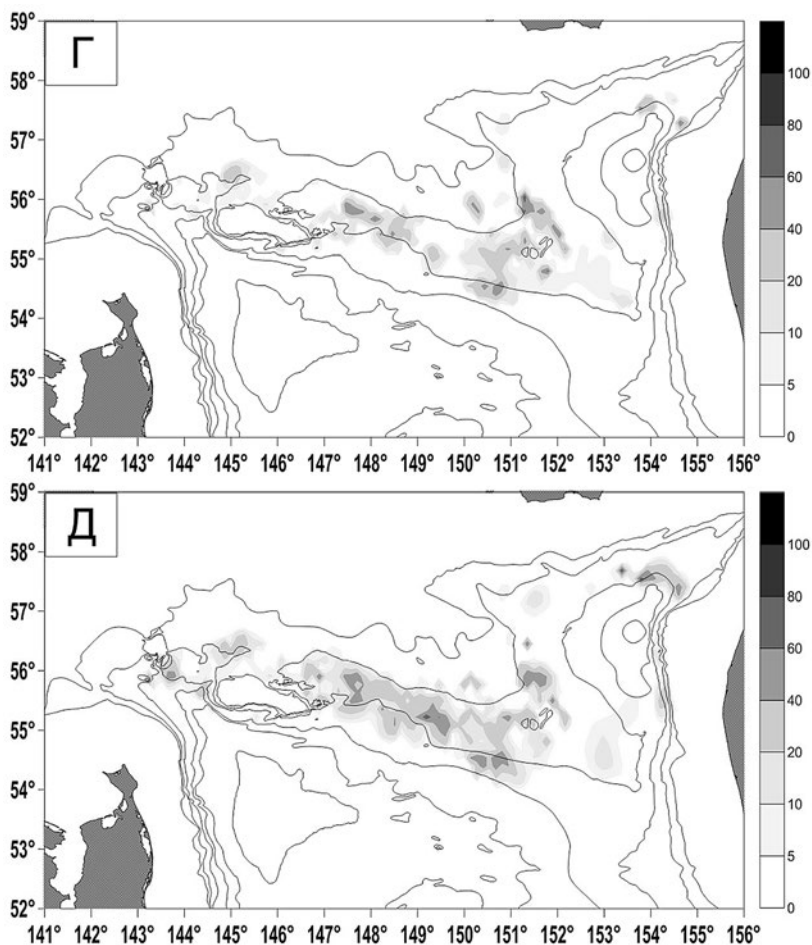
Крабы в послелиночном состоянии (во 2 СЛЦ) встречались на обширной акватории, а наибольшее их количество в пробах приходилось на восточную часть моря — в районе 300-метровых возвышенностей и северо-западнее банки Кашеварова. Также они присутствовали в центральной части моря у верхней границы материкового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

Самцы в предлиночном состоянии сосредотачиваются в зонах с повышенной концентрацией половозрелых самок (см. рис. 15), где, вероятно, и происходит их линька. После смены панциря особи активно мигрируют на участки с развитой эпифауной для нагула в пределах материкового склона, при этом они могут перемещаться от мест их линьки в сторону меньших глубин и на более глубоководные участки морского дна.

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



**Рис. 38.** Распределение промысловых самцов равношипого краба (А – 2 СЛЦ; Б – 3 ранняя СЛЦ; В – 3 средняя СЛЦ; Г – 3 поздняя СЛЦ; Д – 4 СЛЦ), %. Глубины, как на рис. 5



**Рис. 38** (окончание). Распределение промысловых самцов равношипого краба (А — 2 СЛЦ; Б — 3 ранняя СЛЦ; В — 3 средняя СЛЦ; Г — 3 поздняя СЛЦ; Д — 4 СЛЦ), %. Глубины, как на рис. 5

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

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

особенно в описаниях стадий состояния панциря. Результаты вторичных поимок крабов, выпущенных во 2 СЛЦ, представлены в табл. 5.

Первые крабы, панцирь которых был отнесён к 3 ранней стадии линочного цикла, регистрировались в уловах спустя 14 дней после их выпуска, а наибольший период для этой стадии составил 249 сут. (ШК — 159 мм) (рис. 39). Крабы в 3 средней стадии регистрировались в уловах спустя 201–565 сут. При этом у трёх особей по истечении 201–300 сут. состояние

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

Кол-во суток	Размерные группы, мм			
	113–129	130–149	150–169	170–193
< 20	2 СЛЦ — 1	2 СЛЦ — 3 3 ранняя СЛЦ — 1	2 СЛЦ — 2 3 ранняя СЛЦ — 1	3 ранняя СЛЦ — 3
21–59	—	3 ранняя СЛЦ — 1	—	—
60–119	3 ранняя СЛЦ — 1	—	3 ранняя СЛЦ — 1	—
120–179	—	3 ранняя СЛЦ — 5	3 ранняя СЛЦ — 1	3 ранняя СЛЦ — 3
180–239	—	3 ранняя СЛЦ — 2 3 средняя СЛЦ — 1	3 ранняя СЛЦ — 3 3 средняя СЛЦ — 2	3 ранняя СЛЦ — 2 3 средняя СЛЦ — 1
240–299	3 средняя СЛЦ — 1	3 средняя СЛЦ — 2	3 ранняя СЛЦ — 1 3 средняя СЛЦ — 1	—
300–359	—	3 средняя СЛЦ — 2	—	—
360–419	—	—	3 средняя СЛЦ — 1	—
420–479	—	3 средняя СЛЦ — 1	—	—
540–599	—	3 поздняя СЛЦ — 1 3 ранняя СЛЦ — 1 (Линял)	3 средняя СЛЦ — 2 3 поздняя СЛЦ — 1	—
600–659	3 ранняя СЛЦ — 1 (Линял)	3 поздняя СЛЦ — 1	—	—
840–899	—	3 поздняя СЛЦ — 1	—	—
1020–1079	3 средняя СЛЦ — 1 (Линял)	—	—	3 поздняя — 4 СЛЦ — 1
1140–1199	—	3 поздняя — 1 (Линял)	—	—
2170	—	—	3 поздняя СЛЦ — 1 (Линял)	—

*Примечание:* исключены периоды, в которых поимок крабов не было

карапакса оценивалось как переходное — от 3 ранней к 3 средней СЛЦ. В 3 поздней СЛЦ крабы отлавливались спустя 579 сут. Наибольший межлиночный период принадлежал крабу размером 176 мм, он составил 1022 суток. На момент поимки состояние панциря краба по всем признакам было отнесено к 3 поздней СЛЦ, переходящей к предлиночную стадию. Последующие поимки крабов больше этого срока повторно регистрировались, но уже без временных меток.

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

Для определения прямого прироста крабов в естественных условиях применялось мечение (табл. 6). Метки ставились крабам разных размерно-функциональных групп, однако большинство повторно пойманных осо-

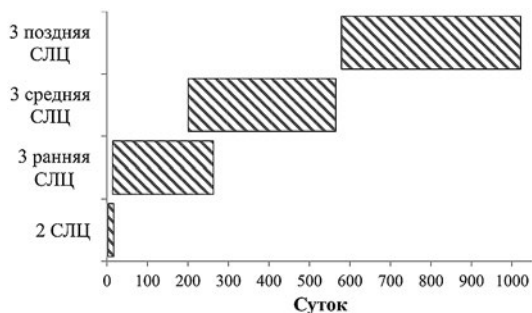


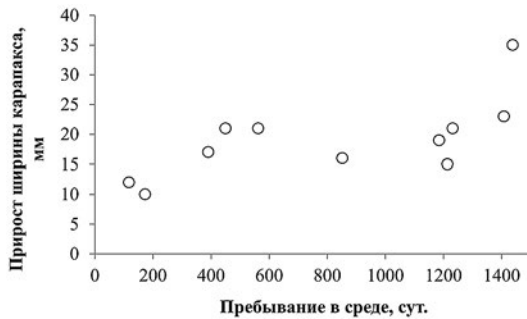
Рис. 39. Продолжительность стадий личиночного цикла у самцов равношипого краба по данным мечения

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

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

Примечание: ΔШК, ΔДК — приросты по ширине и длине карапакса, мм

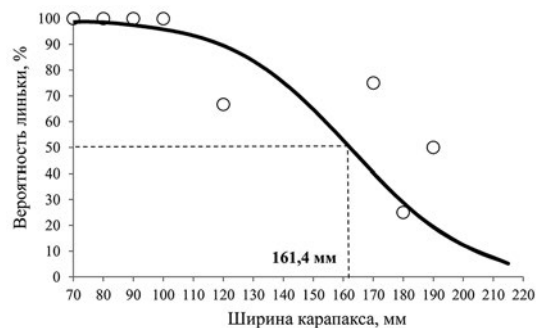
бей, у которых произошла смена панциря, было представлено крупно-размерными самцами. Приросты крабов изменялись в пределах от 10 до 35 мм по ширине карапакса, по длине карапакса — от 9 до 31 мм, при экспозиции роста крабов от 117 до 1438 сут.



**Рис. 40.** Прирост ширины карапакса самцов краба в зависимости от времени пребывания в среде обитания

мечения, изменялся по ширине карапакса от 10 до 21 мм, по длине карапакса — от 9 до 19 мм, при среднем значении  $16,9 \pm 1,3$  мм и  $15,1 \pm 1,2$  мм соответственно (Метелёв, Черниенко, 2021).

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



**Рис. 41.** Вероятность линьки самцов краба (сплошная линия — моделируемая логистическая кривая, пунктирная — порог 50% вероятности)

Оценка величины прироста осложняется тем, что точно неизвестно, сколько раз линяли крабы. Крабы с наибольшей экспозицией в 1408 и 1438 суток, вероятно, линяли минимум два раза, учитывая, что особи размерной группы (113–129 мм), выпущенные во 2 СЛЦ, сменили панцирь спустя 647 суток. Остальные крабы, учитывая длительность межлиночного периода (рис. 40), очевидно, линяли по одному разу. Тогда прирост самцов, вычисленный по результатам

логистической кривой, построенной на основе имеющихся данных о частоте линьки крабов с метками, показала, что 50% вероятность линьки приходится на самцов с размером ширины карапакса 161,4 мм. Вероятность линьки рекрутов, т. е. крабов, которые пополнят промысловый запас после смены панциря, составляет 87%, пререкрутов — 92% (Метелёв, Черниенко, 2021) (рис. 41).

Размерный состав самцов равношипного краба варьировал от 40 до 216 мм по ширине карапакса,



самок — от 46 до 178 мм. Оценки параметров уравнения Берталанфи приведены в табл. 7, кривые роста самцов и самок представлены на рис. 42 (Метелёв, Черниенко, 2021).

Значение асимптотической ширины  $W_\infty$  в рассматриваемом районе обитания равношипного краба для самцов по методу SLCA составила 252 мм, самок — 165,3 мм.

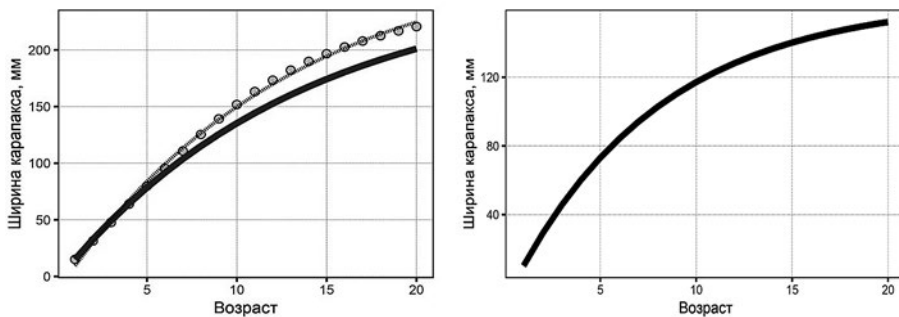
Восстановленная кривая для самцов краба показала несколько больший результат  $W_\infty$ , равный 296 мм. Константа роста  $K$  определяет, как быстро вид достигает теоретической максимальной ширины карапакса, у самцов равношипного краба из рассматриваемого нами района она варьировала в относительно небольших пределах по SLCA и восстановленной кривой 0,081 и 0,073, соответственно.

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

В ходе выполненных исследований установлено, что процесс линьки у краба растянут во времени и характерных зависимостей его протекания не наблюдается. Увеличение доли крабов в послелиночном и предлиночном состояниях в большей степени зависит от района работ. Отмеченное увеличение доли крабов с постаревшим панцирем на средних глубинах становится следствием их миграций в репродуктивные зоны для участия в процессах воспроизводства. Увеличение доли крабов в послелиночном состоянии на меньших глубинах связано с их нагульными миграциями.

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

Метод	$L_\infty$	$K$	$t_0$
SLCA, самцы	252	0,081	0,4
SLCA, самки	165,3	0,13	0,51
Восстановленная кривая, самцы	296	0,073	0,4



**Рис. 42.** Расчётные кривые роста самцов (слева) и самок (справа) равношипного краба в северной части Охотского моря (сплошная линия — метод SLCA, пунктирная — по результатам мечения)

Нахождение крабов с неокрепшим после линьки панцирем на значительных глубинах, по нашему мнению, связано с тем, что крабы, участвовавшие в нересте, линяли на смежных более глубоководных участках.

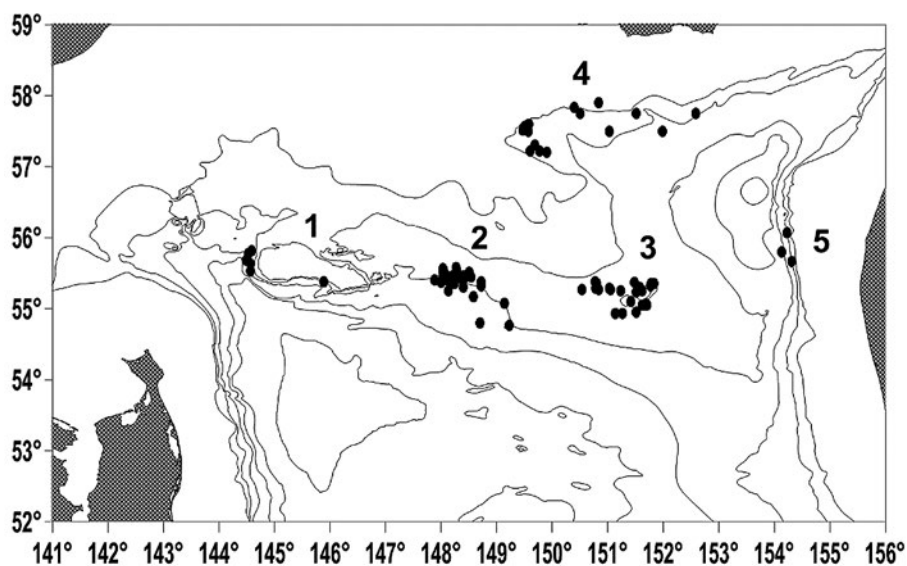
### ВНУТРИВИДОВАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

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

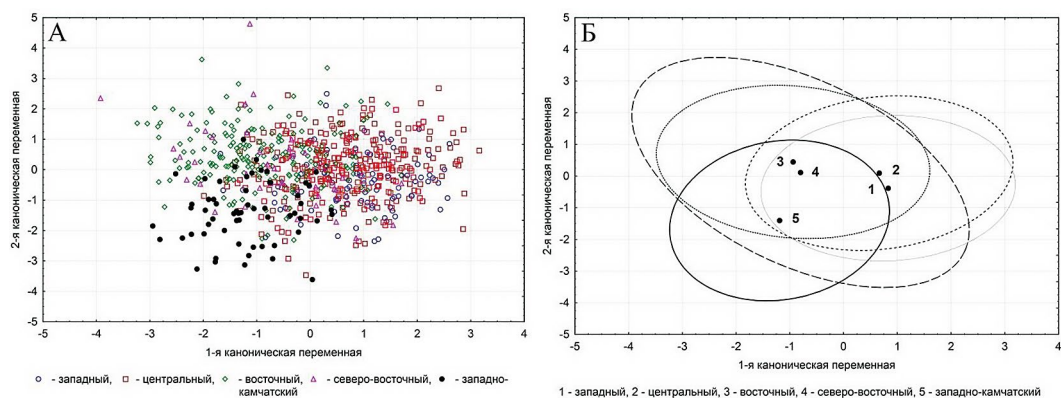
Равношипый краб в исследованном районе не образует обособленных группировок, за исключением поселений на западнокамчатском шельфе, которые разграничены от североохотоморских желобом Лебеда и глубоководной котловиной впадины ТИНРО. Для изучения внутривидовой изменчивости краба по морфологическим признакам в пределах исследуемого района проводился отбор проб на отдельных участках его обитания, расположенных по возможности на равном удалении друг от друга (рис. 43).

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

В дискриминантную модель с пошаговым включением переменных вошли 23 из 26 признаков. Расположение выборок в плоскости двух первых канонических переменных, охватывающих 79,1% межгрупповой дисперсии, представлено на рис. 44.



**Рис. 43.** Районы отбора проб крабов на морфометрический анализ: 1 — западный, 2 — центральный, 3 — восточный, 4 — северо-восточный, 5 — западно-камчатский. Глубины, как на рис. 5



**Рис. 44.** Взаиморасположение морфометрических выборок краба (А) и их центроидов (Б) в плоскости первых канонических переменных

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

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

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

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

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

## Глава 4.

# Особенности биологии равношипого краба северной части Охотского моря

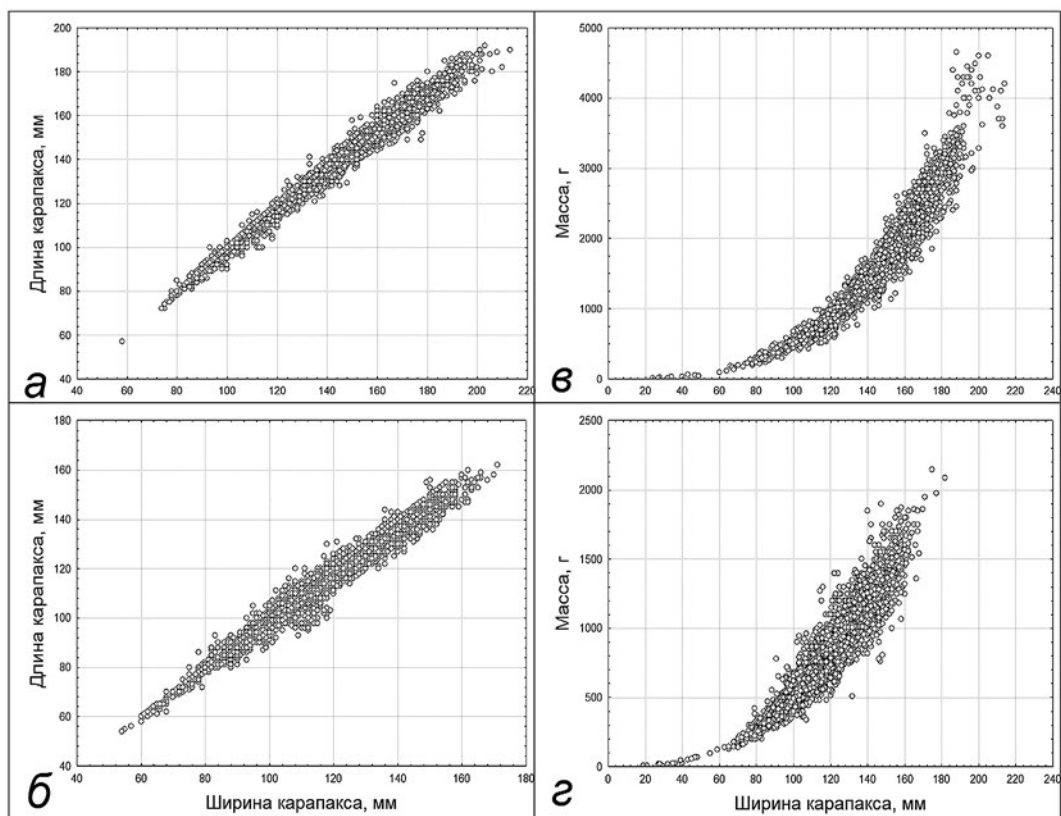
### РАЗМЕРНО-МАССОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

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

На рис. 45 представлены графики регрессий длины и ширины карапакса, а также массы тела равношипого краба от ширины карапакса, параметры уравнений приведены в табл. 9.

В ходе выполненных исследований установлено, что за весь период наблюдений максимальный размер ширины карапакса самцов равношипого краба, зарегистрированный в северной части Охотского моря, составил 216 мм (длина — 201 мм), а масса тела не превышала 4650 г. Предельный размер ширины карапакса самок достигал 182 мм (длина — 174 мм), масса тела — 2150 г.

По своим размерным характеристикам равношипый краб северной части Охотского моря близок к поселениям крабов, обитающих в южной и центральной частях Берингова моря, где максимальный размерный



**Рис. 45.** Соотношение ширины и длины карапакса (а — самцы; б — самки), ширины карапакса и массы тела (в — самцы; з — самки) равношипого краба в северной части Охотского моря

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

Пол	Коэффициенты регрессии		Коэффициент корреляции±ошибка	№, экз.
	a±ошибка	b±ошибка		
ДК=a+b*ШК				
Самцы	9,9316±0,3851	0,8857±0,0026	0,9903±0,0030	2276
Самки	6,5624±0,2373	0,9193±0,0020	0,9251±0,0022	5501
Масса=a*ШК <sup>b</sup>				
Самцы	0,0007±0,00002	2,9390±0,0073	0,9848±0,0024	5050
Самки	0,0033±0,00015	2,5920±0,0100	0,9614±0,0037	5538

Примечание: ДК — длина карапакса, ШК — ширина карапакса.

класс самцов (по длине карапакса) составляет 200–205 мм, самок — 170–175 мм (Otto, Cummiskey, 1985; Somerton, Otto, 1986; Низяев, 2005).

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

### РАЗМЕР ДОСТИЖЕНИЯ МОРФОМЕТРИЧЕСКОЙ ПОЛОВОЙ ЗРЕЛОСТИ САМЦОВ

Для определения размера половозрелости самцов применялась методика, описанная Д. Сомертоном (Somerton, 1980), суть которой заключалась в определении точки пересечения линий регрессий, вычисленных для неполовозрелых и половозрелых особей. Методика основана на существовании различий в аллометрическом росте правой клешни, которая значительно увеличивается в размерах после полового созревания, в результате изменяются пропорции между размерами тела краба и клешни. Этот факт был подробно описан для настоящих крабов (*Brachyura*) (Hartnoll, 1974, 1978), позже начал применяться и при изучении крабов-литодид (*Anomura*) (Клитин, 2003; Низяев, 2005; Метелёв, 2014; Somerton, 1981; Jewett et al., 1985; Otto, Cummiskey, 1985; Somerton, Otto, 1986; Blau, 1990).

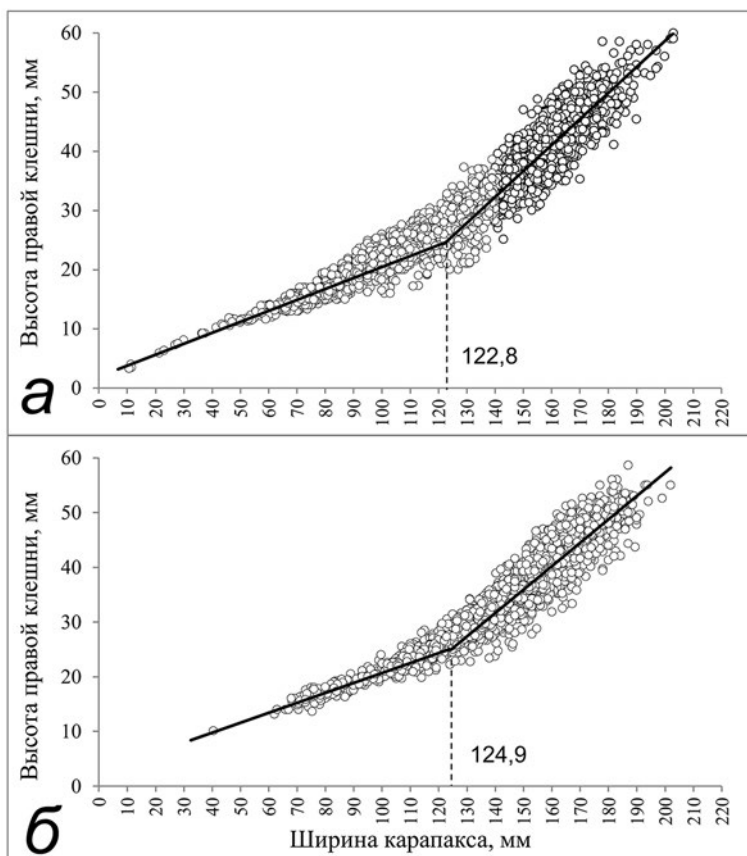
Период полового созревания — один из наиболее важных этапов в жизни любого организма, приводящий к морфо-функциональным и поведенческим изменениям. У крабов под размером половозрелости принято считать линейный размер (отечественные исследователи используют ширину карапакса, зарубежные — длину), при достижении которого наступает их половая зрелость. Для промысловых видов животных размер половозрелости также сопряжён с обоснованием минимальной промысловой меры.

Размеры 50% половозрелости самцов с двух участков северной части Охотского моря имели близкие значения: для крабов западного (122,8 мм) и центрального (124,9 мм) (рис. 46).

Параметры регрессионных уравнений для молодежи и взрослых самцов краба представлены в табл. 10. Выполненный t-тест регрессий для молодежи и взрослых крабов с двух участков не выявил статистически значимых различий между сравниваемыми размерно-функциональными группами краба ( $t_{\text{факт}}=0,25, 1,18, t_{\text{табл}}=1,98, p=0,05$ ). Размер 50% половозрелости самцов североохотоморского района (по объединённым данным) составил 124,7 мм.

Вычисленные размеры наступления морфометрической половозрелости для самцов равношипового краба северо-охотоморского района были ниже, чем у особей, обитающих у о-вов Курильской гряды (135,2–142,1 мм по ширине карапакса) (Низяев, 2005).

В большинстве доступных литературных источников размер морфометрической половозрелости приводится относительно длины карапакса.



**Рис. 46.** Размер морфометрической половозрелости самцов равношипого краба с западного (а) и центрального (б) участков северной части Охотского моря

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

Район	Размер половозрелости	Группы крабов	Коэффициенты регрессии		r±ошибка	№, экз.
			a±ошибка	b±ошибка		
Западный	122,8	молодь	1,8828±0,2570	0,1862±0,0033	0,9029±0,0152	799
		взрослые	-29,2902±1,2108	0,4400±0,0076		0,8672±0,0149
Центральный	124,9	молодь	2,5701±0,7071	0,1810±0,0088	0,8500±0,0375	199
		взрослые	-28,3048±0,8433	0,4282±0,0054		0,8752±0,0108



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

Анализ статистических показателей морфометрической половозрелости равношипного краба в пределах всего ареала показал: наименьшие различия имеют размерные выборки из поселений крабов Британской Колумбии и южной части Берингова моря в районе пролива Сегуам (табл. 11).

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

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

При рассмотрении изменчивости этого показателя в широтном направлении выявлена закономерность снижения размеров морфометрической половой зрелости самцов с юга на север.

### РАЗМЕР ДОСТИЖЕНИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ПОЛОВОЙ ЗРЕЛОСТИ САМОК

Физиологическая зрелость самцов краба наступает раньше морфометрического оформления, т. е. увеличения размеров клешни, что необходимо самцам для более уверенного удержания самок в период копуляции. К примеру, 56% самцов камчатского краба, выловленных в Бристольском

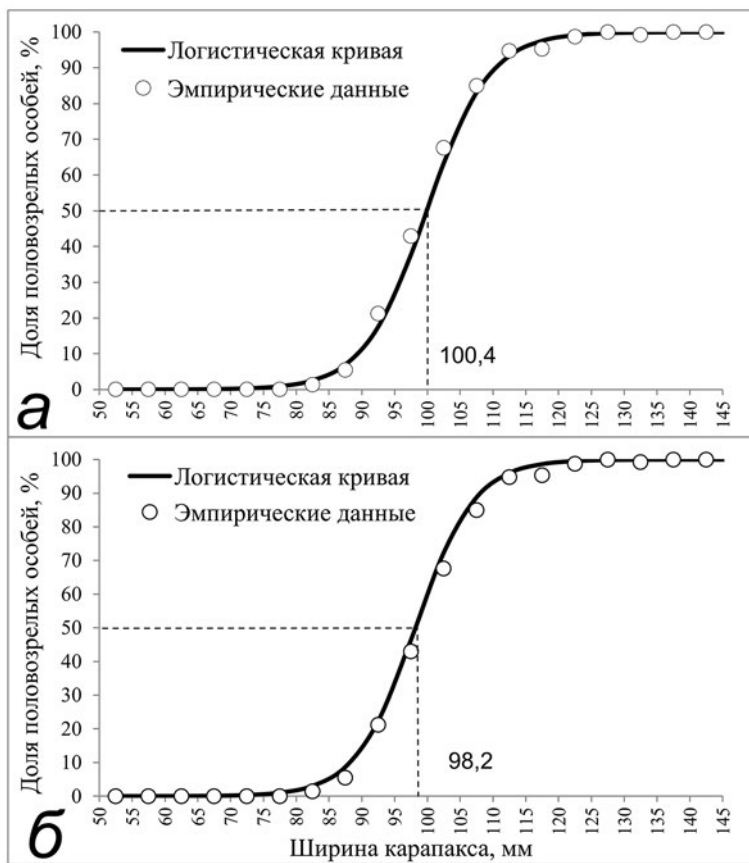
заливе Берингова моря, имели сперматофоры при длине карапакса 50–59 мм (Paul et al., 1991), а размер, при котором у 50% особей наступает морфометрическое оформление половозрелости, составляет 103 мм (Somerton, 1980). В экспериментах по спариванию самцы камчатского краба размером 103 мм благополучно оплодотворяли самок, проявляя тем самым 100% функциональную половую зрелость (Paul, 1992). Однако в естественных условиях морфометрически несформировавшиеся крабы, как правило, не участвуют в процессах воспроизводства (Conan, Comeau, 1986), а успех при спаривании подобных крабов в искусственно созданных условиях, вероятно, связан с отсутствием конкуренции со стороны крупноразмерных особей (Низяев, 2005).

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

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

Минимальный размер самки, у которой под абдоменом наблюдались оплодотворённые яйца, составил 76 мм. Максимальный размер неполовозрелой самки отмечен при ширине карапакса 123 мм. Показатели 50% половозрелости для самок с двух участков северной части Охотского моря имели близкие значения (западный — 100,4 мм, центральный — 98,2 мм) (рис. 47). Размер 50% половозрелости для объединённого североохотоморского района составил 99,0 мм.

В районе Курильских о-вов самки становятся половозрелыми в среднем при ширине карапакса 100 мм, однако на некоторых участках (около о. Маканруши) зрелые особи регистрировались и при ширине карапакса 79 мм. Средний размер 50% половозрелости самок, обитающих в районе Курильской гряды, так же, как и самцов, был несколько выше, чем у североохотоморских крабов (Низяев, 2005). Размеры половозрелости самок в районе Западной Камчатки (105,8–108,1 мм) также были несколько выше полученного в ходе выполненных исследований этого показателя для се-



**Рис. 47.** Изменение доли половозрелых самок краба с увеличением ширины карапакса с западного (а) и центрального (б) участков северной части Охотского моря

вероохотоморских особей (Шагинян, 2006). Если оценивать размер половозрелости в пересчёте на длину карапакса, то наиболее близкие значения с североохотоморскими самками (обобщённый размер для всего района 97,4 мм) имеют особи, населяющие северную часть Берингова моря в районе о. Святого Матвея (табл. 12).

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

Район	Длина карапакса, мм	Источник
Северная часть Берингова моря (о. Святого Матвея: севернее 58°31' с. ш.)	97,7	Somerton, Otto, 1986
Центральная часть Берингова моря (о. Прибылова: 54°15'–58°30' с. ш.)	99,9	

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

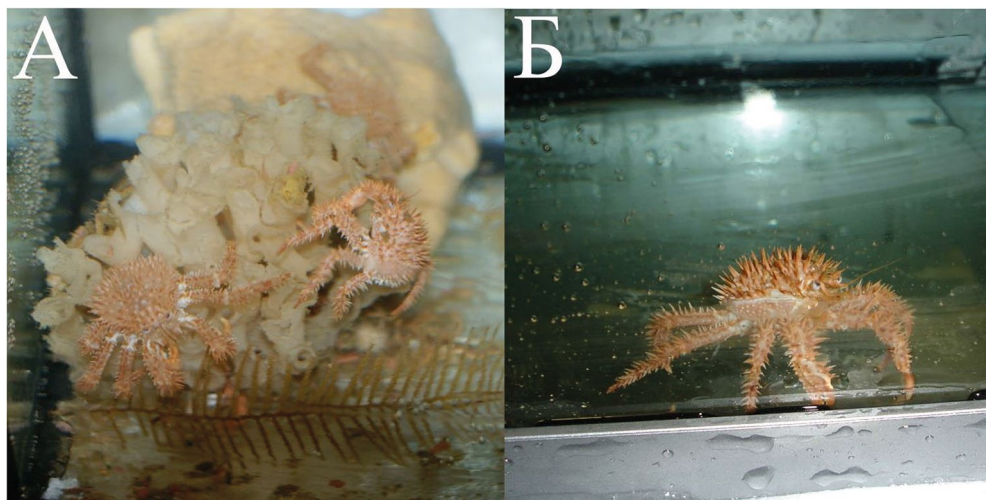
### АКВАРИАЛЬНЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ

Аквариальных наблюдений за поведением равношипного краба в российских водах ранее не проводилось. Попытка организации наблюдений за особями в искусственных условиях на НИС «Зодиак», показала, что молодь крабов размером от 10 до 23 мм по ширине карапакса предпочитала концентрироваться возле губок, предварительно помещённых в аквариум, т. е. рядом с потенциальными убежищами. Крабы обозначенной размерной группы перемещались исключительно по поверхности губок, при этом у всех особей отмечались активные движения клешневыми конечностями. Захват объектов питания происходил с поверхности губок, однако перемещений в сторону кусочков свежемороженой сельди, помещённых на губки, не отмечено (рис. 48 А).

Крабы с шириной карапакса 34 и 42 мм, напротив, активно передвигались по стеклянному дну аквариума на некотором удалении друг от друга (рис. 48 Б). Питались крабы как со дна аквариума частицами сельди, так и с поверхности губок неразличимыми визуальными объектами. Оборонительной реакцией при попытках их поймать преимущественно было замирание, реже — поднятие правой клешни.

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

Выполненные исследования показали, что на ранних этапах онтогенеза (до 25 мм по ширине карапакса) особи равношипного краба ведут одиночный образ жизни, укрываясь от хищников среди развитой эпифауны.



**Рис. 48.** Аквариальные наблюдения за равношипым крабом на борту НИС «Зодиак»: А — сосредоточение молоди краба возле губок; Б — единичные перемещения молоди краба

Определённую роль в формировании подобного образа жизни, возможно, играет каннибализм (Paul, Paul, 2001b). По мере роста крабы начинают покидать укромные места, активно перемещаясь в пределах материкового склона. В качестве защитной реакции от хищников молодь краба, вероятно, может формировать плотные агрегации, сходные с поддингами, которые образуют особи камчатского краба (Dew, 1990). Подобные плотные концентрации молоди крабов иногда встречались в ловушечных сборах.

### ВОСПРОИЗВОДСТВО

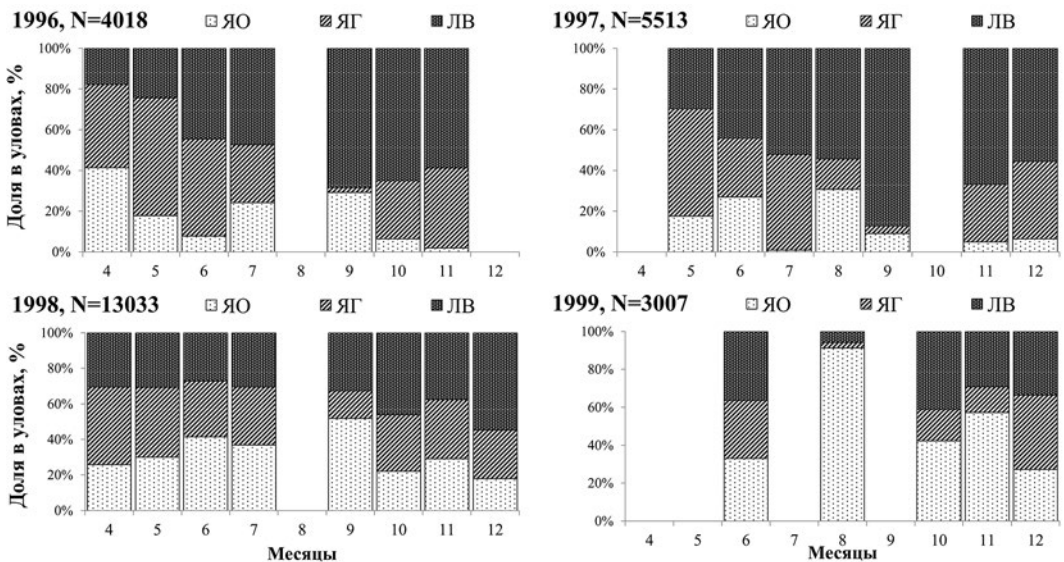
При достижении половой зрелости особи краба принимают участие в процессах, связанных с воспроизводством вида. У всех дальневосточных крабидов оплодотворение происходит наружным способом. Перед выпуском яиц самка совершает линьку, которая протекает в присутствии и под защитой самца, после смены панциря самки происходит прикрепление мужских половых продуктов к основанию её ходильных ног. Спустя некоторое время выпускаемые самкой яйца оплодотворяются и прикрепляются к плеоподам, после чего начинается цикл их развития вплоть до процесса выпуска личинок (Виноградов, 1941; Иванов, Стрелков, 1949).

Некоторые особенности воспроизводства равношипого краба были открыты благодаря наблюдениям за ним в искусственно созданных условиях, которые преимущественно были выполнены в Центре морской жизни Аляски (Сьюард, США) зарубежными исследователями. Наблюдения за спаривающимися особями краба, выловленными в Аляскинском заливе (пролив Принца Вильяма, 60°30' с. ш.), показали, что некоторые

самцы способны оплодотворять в течение трёх дней до трёх самок, при этом эффективность спаривания с первой и второй самкой немного выше (доля оплодотворённых яиц 81–100%), чем с третьей особью (56–100%). Исследователями отмечалось также, что более 90% яиц в кладках самок оплодотворялись самцами с размерами от 107 мм по длине карапакса, а некоторые самцы спаривались с самками больше своего размера. Полноценными партнёрами самцы становились спустя 11 дней после смены панциря (Paul, Paul, 2001a).

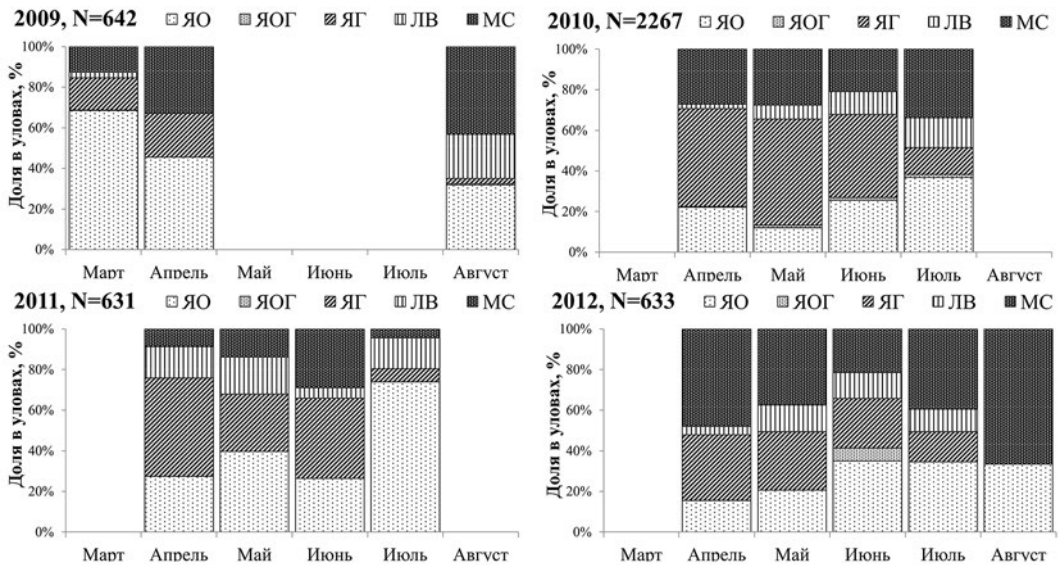
**Нерестовый цикл.** При изучении равношипного краба у американского побережья Берингова моря, Курильских о-вов, северной части Охотского моря исследователи также пришли к выводам, что для этого вида характерно отсутствие сезонности (асинхронность) в нерестовом цикле самок (Низяев 2002а, 2005; Михайлов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

Результаты выполненных исследований показали, что самки со свежесложенными яйцами встречались регулярно с апреля по декабрь, а наибольшее их количество регистрировалось в весенне-летние месяцы. В течение этих месяцев также наблюдалось сокращение относительного количества самок с развитыми личинками и увеличение доли самок с выпущенными личинками (рис. 49). Однако ярко выраженной тенденции изменения стадий нерестового цикла в ходе исследований выявить не удалось.



**Рис. 49.** Нерестовое состояние самок равношипного краба в районе, расположенном южнее 57°00' с. ш., между 147°00' и 152°00' в. д., по данным 1996–1999 гг.

Для анализа изменений нерестовых стадий самок краба был выделен участок акватории, расположенный между 147° и 152° в. д., на который приходилось наибольшее количество станций. Данные исследований на этом участке также свидетельствовали об отсутствии сезонности в размножении. Процесс выпуска личинок регистрировался неоднократно в весенние месяцы. Наиболее показательными являются материалы 2010 г. — начало выпуска личинок было зафиксировано в последней декаде апреля, а ближе к летним месяцам наблюдалось постепенное увеличение доли самок с новыми яйцами и уменьшение числа особей с развитыми эмбрионами (рис. 50).



**Рис. 50.** Нерестовое состояние самок краба в районе, расположенном южнее 57°00' с. ш., между 147°00' и 152°00' в. д., по данным 2009–2012 гг.

В распределении самок, в зависимости от глубин их обитания, наблюдалась некоторая зональность: неполовозрелые самки составляли существенную долю (в среднем около 44%) в уловах на глубинах до 300 м и в диапазоне от 621 до 720 м (около 33%) (рис. 51). В этом диапазоне глубин ювенильные самки встречались равномерно и составляли в среднем около 17%.

Самки с новыми яйцами регистрировались на всех исследованных глубинах, однако наибольшее их количество отмечено на глубинах до 420 м (около 35%). С увеличением глубины их доля в уловах снижалась (в среднем до 18%), за исключением участка в диапазоне от 621 до 720 м, где вновь наблюдалось увеличение их доли (до 26%). Противоположная

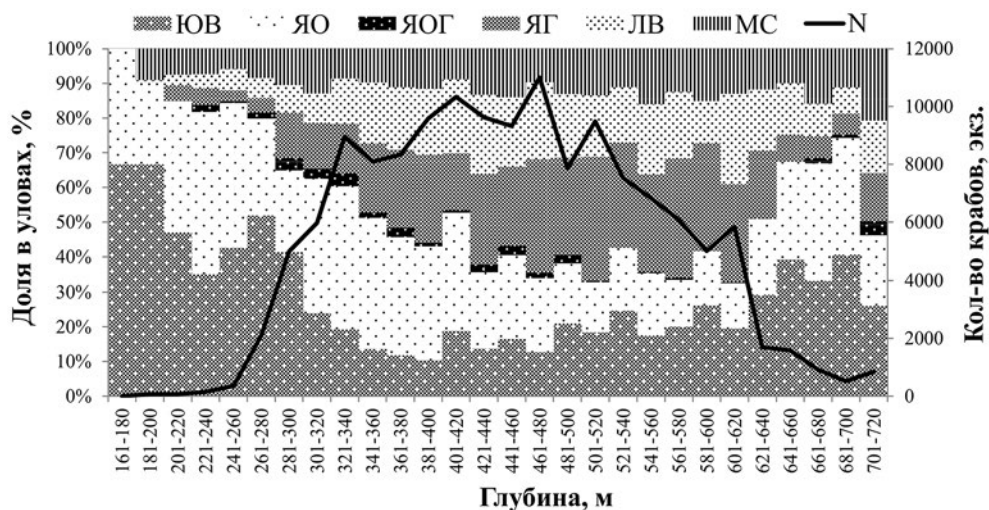


Рис. 51. Распределение ювенильных самок и особей на разных стадиях нерестового цикла по глубинам

ситуация наблюдалась у самок с яйцами, у которых эмбрионы были хорошо развиты, — на глубинах до 420 м и от 621 до 720 м их доля в уловах составляла в среднем около 17%, тогда как между этими батиметрическими горизонтами количество их возрастало в среднем до 30%. Самки с яйцами в стадии начального глазка в уловах регистрировались в незначительных количествах и на протяжении всего анализируемого диапазона глубин. На обширном участке акватории, где отсутствуют резкие свалы глубин, расположенном южнее  $57^{\circ}00'$  с. ш. и между  $147^{\circ}00'$  и  $152^{\circ}00'$  в. д. (северо-восточная возвышенность), прослеживалась аналогичная батиметрическая зональность в распределении неполовозрелых самок и особей на разных стадиях инкубационного периода.

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

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

**Плодовитость** — одна из важнейших биологических характеристик, которую используют для оценки воспроизводительной способности по-

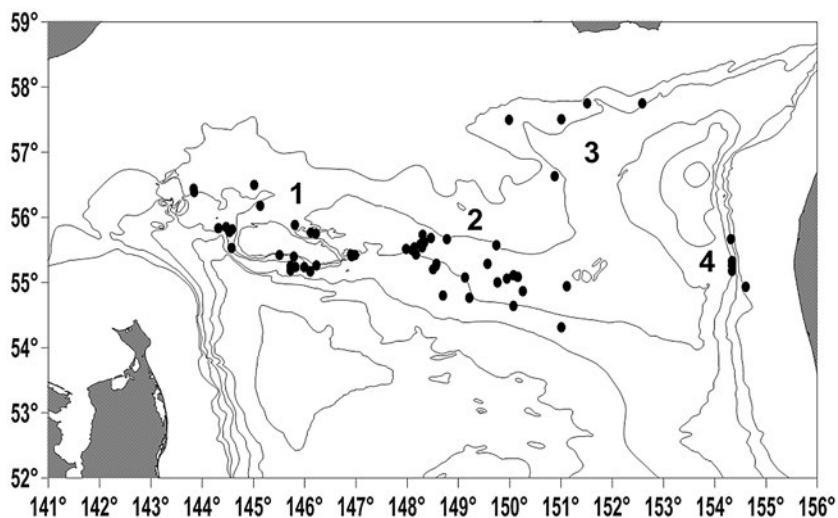


пуляций крабов. Под термином плодовитость здесь подразумевается абсолютная реализованная плодовитость (АРП) на разных стадиях инкубационного периода. Зависимость процессов воспроизводства некоторых группировок отдельно взятой популяции вида от условий обитания приводит к варьированию плодовитости, а колебание её в межгодовом аспекте может свидетельствовать об изменении условий среды.

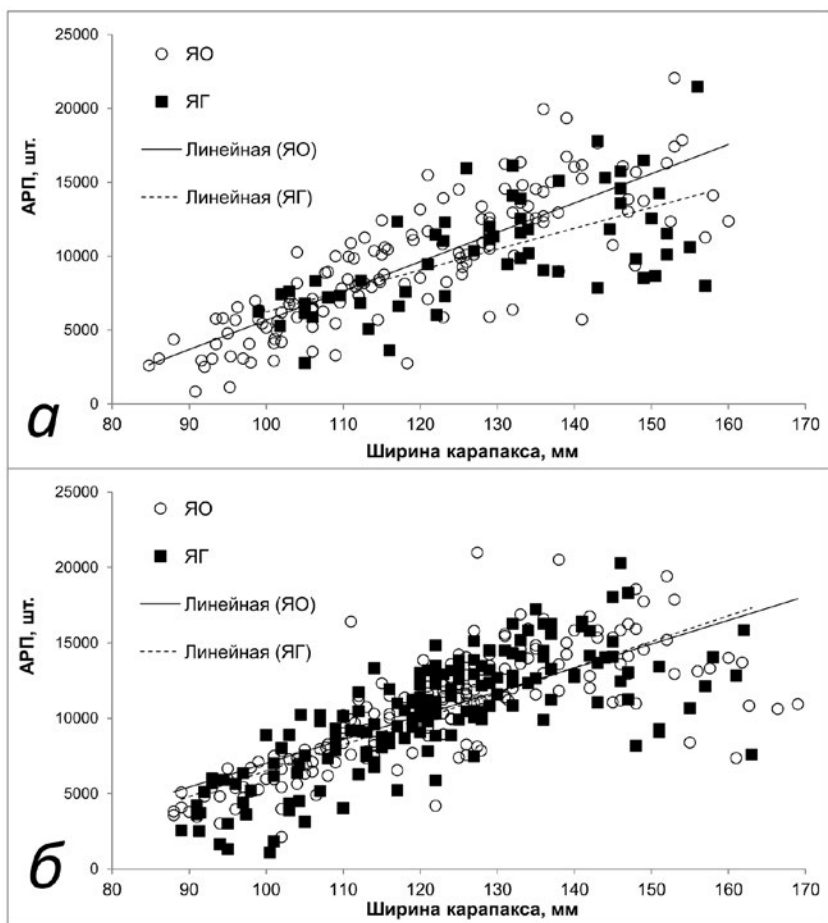
Плодовитость равношипого краба изменялась в широких пределах — от 0,84 до 22,06 тыс. яиц, предельные значения колебаний различались в 26 раз. Наименьшее значение АРП отмечено у самки с шириной карапакса 91 мм, наибольшее — у особи размером 153 мм, отловленных на западном участке (рис. 52). Масса кладки яиц краба колебалась от 1 до 121 г, составляя в разных районах в среднем 5,5–6,3% от массы самки. Наибольшая её вариабельность отмечена для самок с западного участка.

Плодовитость равношипого краба закономерно повышалась с увеличением размеров самок (рис. 53). У наиболее крупноразмерных особей (более 160 мм) наблюдалось снижение АРП. Зависимость АРП (Y) от ширины карапакса (X) в одинаковой мере хорошо аппроксимируется уравнениями линейной и степенной регрессии, тем не менее, несколько лучше она описывается линейной (ИО, N=141, линейная —  $r=0,82$ , степенная —  $r=0,80$ ).

Сравнение средних значений АРП из двух участков северной части Охотского моря показало, что самки из центральной части в размерном диапазоне от 80 до 149 мм несли на плеоподах преимущественно больше яиц, чем особи аналогичного размера с западного участка (рис. 54).



**Рис. 52.** Точки отбора проб для определения плодовитости: 1 — западный; 2 — центральный; 3 — северо-восточный; 4 — западно-камчатский участки. Глубины, как на рис. 5



**Рис. 53.** Зависимость АРП от ширины карапакса у самок равношипового краба с западного (а) и центрального (б) участков северной части Охотского моря

У крупноразмерных самок (150–169 мм) наблюдалась противоположная ситуация, однако статистически значимых различий между всеми сравниваемыми парами с двух участков, по которым наиболее полно собран материал, выявить не удалось ( $t_{\text{факт}}=0,28-1,71$ ;  $t_{\text{табл}}=1,98-2,45$ ;  $p=0,05$ ). Сравнение дисперсий с помощью критерия Фишера также подтвердило отсутствие статистически значимых различий между этими выборками ( $F_{\text{факт}}=1,21$ ;  $F_{\text{табл}}=1,22$ ;  $p=0,05$ ).

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

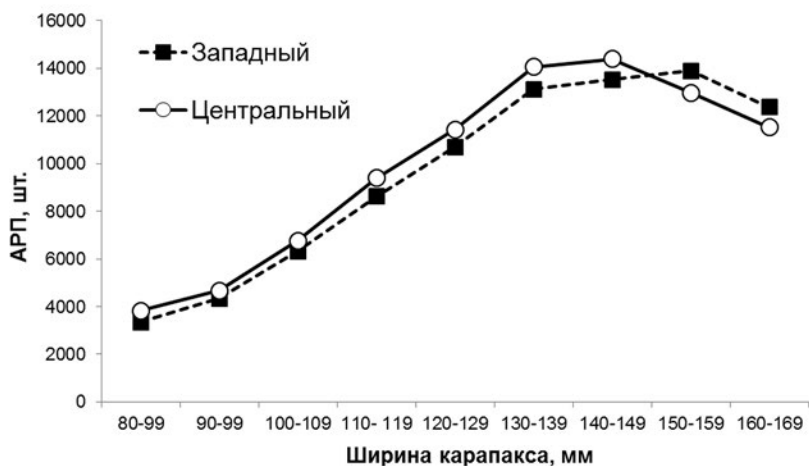


Рис. 54. Кривые зависимости АРП самок равношипого краба от ширины карапакса с западного и центрального участков северной части Охотского моря

АРП самок, населяющих разные участки северной части Охотского моря, выявить не удалось.

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

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

Участок	Стадия инкубационного развития	Ширина карапакса, мм		АРП по собранным пробам, яиц		АРП самок при ширине карапакса 130 мм	№, экз.
		Колебания	Средняя ±ошибка	Колебания	Средняя ±ошибка		
Западный	ЯО	85–160	119,4±1,5	838–22059	9499±368	11608	141
	ЯГ	99–157	129,2±2,2	2774–21477	10358±610	10474	59
Центральный	ЯО	88–169	122,3±1,3	2119–20978	10538±276	11754	187
	ЯГ	89–163	121,9±1,3	1086–20286	10264±496	11651	164
Северо-восточный	ЯО	112–151	133,1±1,7	5054–16126	12163±441	11967	30
Западно-камчатский	ЯО	91–136	112,6±2,8	2502–15000	8619±680	10966	24

Диапазон индивидуальной относительной плодовитости (ИОП) варьировал от 2,0 до 34,5 яиц на 1 г массы тела. Минимальные и максимальные значения ИОП различались в 17 раз. Наибольшие значения ИОП на всех исследованных участках приходились на самок в размерном диапазоне 110–140 мм, по направлению к крайним размерным рядам ИОП плавно уменьшалась (рис. 55). Корреляционная связь ИОП с линейными размерами самок отсутствовала ( $r=0,05-0,15$ ). Сравнение ИОП самок, средняя масса которых в выборках составляла 1,3 кг, показало незначительные различия между этими параметрами: наименьшим показателем характеризовались особи с северо-восточного участка (10,8 шт./г,  $N=15$ ), немногим большим — особи с западного (11,2 шт./г,  $N=33$ ) и центрального участков (11,7 шт./г,  $N=36$ ).

Сопоставление с данными С.А. Низяева (2002б) показало, что наибольшее сходство по величине АРП одноразмерных особей (130 мм) имеется с самками, обитающими в районе о-вов Итуруп и Симушир Курильского архипелага. Самки с разных участков северной половины Охотского моря несли на 2,8–3,8 тыс. яиц больше, чем особи из вод, прилегающих к о. Итуруп, и на такое же количество яиц меньше, чем самки из района о. Симушир. Сравнительный анализ по всему видовому ареалу равношипого краба показал, что наиболее близкие величины АРП имеют самки из района Алеутских о-вов, у которых количество яиц в кладке лишь на 2,6–3,6 тыс. яиц больше, чем у североохотоморских (Низяев, 2002б; Jewett et al., 1985; Otto, Cumiskey, 1985; Somerton, Otto, 1986). Таким образом, североохотоморские особи характеризуются наименьшим количеством яиц

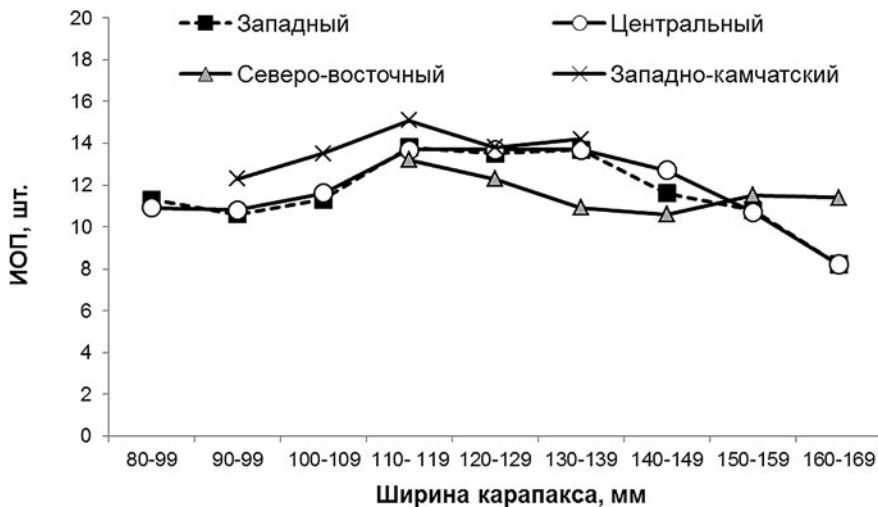


Рис. 55. Кривые зависимости ИОП самок равношипого краба от ширины карапакса с четырёх участков северной части Охотского моря

после особей, обитающих в районе о. Итуруп. Показатели плодовитости самок из других исследованных участков видового ареала превосходят таковые охотоморских особей. Это свидетельствует о большей выживаемости молоди краба в условиях северной части Охотского моря по сравнению с другими районами его обитания, за исключением района о. Итуруп.

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

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

## ПИТАНИЕ

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

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

[in Hombron & Jacquinet, 1842–1854]) (Campodonico, Guzman, 1981; Anger, 1996).

Литературные данные о составе пищи и интенсивности питания равношипого краба немногочисленны в силу труднодоступности сбора данных. По типу питания равношипый краб — бентофаг, а спектр его питания значительно варьирует в зависимости от мест обитания (Надточий и др., 1998; Живоглядова, 2005; Клитин, 2006; Чучукало и др., 2016; Tarverdieva, Zgurovsky, 1985). В ходе выполнения экспериментальных работ также получены некоторые сведения о предпочтениях в питании краба в условиях искусственного содержания (Paul, Paul, 2000, 2001b).

Выполненный анализ содержимого 30 желудков равношипого краба из северной части Охотского моря позволил получить дополнительные знания о его спектре питания, а имеющиеся литературные сведения позволяют сделать необходимые для общего понимания выводы.

Материалом для исследования питания послужили желудки краба, собранные в ходе выполнения донной траловой съёмки в августе-сентябре 2013 г. на двух участках верхней части материкового склона в диапазоне глубин от 215 до 302 м (рис. 56).

Результаты выполненных исследований показали, что максимальная масса пищевых комков достигала величины 2,98 г (в среднем — 0,72 г). Из 30 желудков 5 оказались пустыми. Средний ИНЖ составил 11,4‰. Спектр питания крабов был разнообразным (табл. 14). Основную роль в питании играли иглокожие (42,7% по массе), из которых подавляющая часть при-

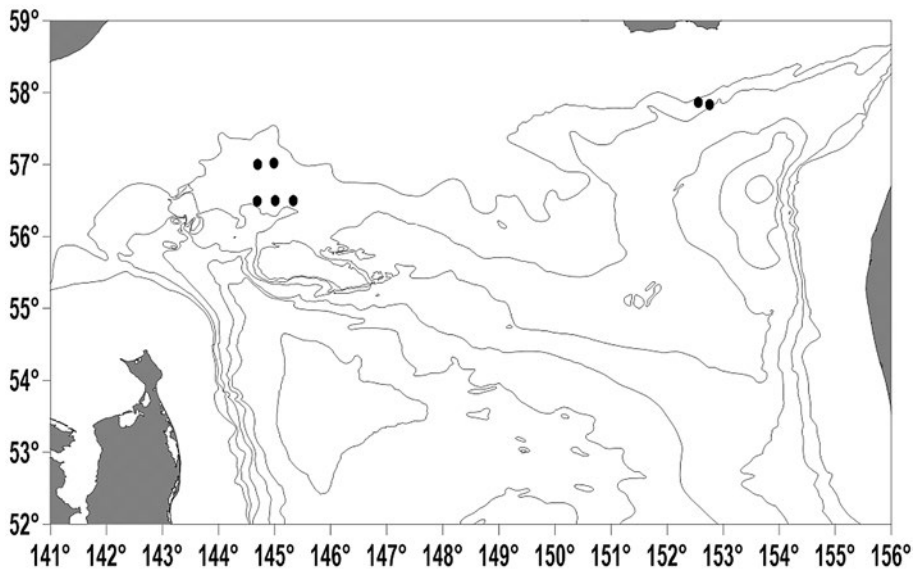


Рис. 56. Точки отбора крабов для исследования содержимого их желудков. Глубины, как на рис. 5

**Таблица 14.** Состав пищи равношипного краба в серной части Охотского моря

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

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

надлежала круглым морским ежам *Strongylocentrotus* sp. – 42,6%. На втором месте находились полихеты (25,2%), на третьем – мшанки (7,6%), по частоте встречаемости они занимали 72,0 и 76,0%, соответственно. Частота встречаемости фораминифер достигала 76,0%, однако доля их по массе была незначительной (1,4%). Из других объектов питания фрагментарно встречались ракообразные, в основном десятиногие раки, а также рыбы и моллюски. Наибольшие значения ИНЖ (более 20,0 ‰) были отмечены в диапазоне глубин 292–302 м. С увеличением глубины спектр питания крабов стал более разнообразным: в пищевых комках стали появляться спиккулы губок (предположительно сем. *Mycalidae*), обнаружены фрагменты гидроидных полипов, в одном желудке отмечена сипункулида.

Сравнительный анализ состава пищи равношипого краба различных размерно-половых групп показал, что самцы непромыслового размера предпочитали питаться иглокожими и полихетами, в меньшей степени ракообразными. У самцов промыслового размера в питании в основном доминировали иглокожие, реже мшанки и полихеты, ракообразные при этом отсутствовали. Спектр питания самок был менее разнообразным, в их желудках не были зарегистрированы губки и рыбы. Основными компонентами питания самок краба являлись полихеты, их доля по массе составляла 40,1%, на втором месте иглокожие — 28,9%, на третьем мшанки — 18,0% (табл. 15). По индексу наполнения желудков также имелись отличия: у непромысловых самцов средний ИНЖ составил 15,0‰, тогда как у крупноразмерных самцов и самок накормленность была ниже — 5,5 и 6,3‰, соответственно.

Подавляющая часть проб (27 желудков) была отобрана в районе, расположенном севернее банки Кашеварова, в зоне преобладающего развития неподвижных сестонофагов. Руководящая роль в этом биоценозе принад-

**Таблица 15.** Характеристика питания различных размерно-половых групп равношипого краба

Компоненты пищи	Доля по массе, %		
	Непромысловые самцы	Промысловые самцы	Самки
Crustacea	7,42	–	4,18
Echinodermata	46,09	50,97	28,87
Mollusca	3,48	0,18	2,16
Polychaeta	25,57	12,06	40,10
Sipunculida	–	0,14	–
Hydroidae	0,17	–	–
Bryozoa	4,68	13,54	17,97
Rhizopoda	1,31	2,18	2,13
Spongia	–	5,91	–
Pisces	1,45	5,52	–
Детрит	–	0,06	–
Песок	0,52	1,33	–
Растительные остатки	3,04	4,53	4,26
Неопределённые остатки	6,26	3,56	0,32
Средний ИНЖ, ‰	15,04	5,53	6,25
ШК, мм	48–122	142–184	62–117
Количество желудков, шт.	18	6	6



лежит многочисленным видам губок, гидроидам, гидрокораллам и мшанкам. Среди развитых поселений обрастателей встречаются крупные иглокожие (*S. droebachiensis*, *O. aculeata*), моллюски (*Nudibranchiata*, *Nucula* sp., *Gastropoda*), полихеты (*Oweniidae*, *Nereis* sp., *Onuphis* sp., *Polynoinae*, *Sabellidae*), ракообразные и множество видов креветок (Савилов, 1957, 1961).

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

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

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

В районе западного склона банки Кашеварова на глубине 498 м отмечен случай присутствия в питании краба (51% содержимого желудка) слоевищ зелёных водорослей, которые вероятно были снесены на несвойственные им глубины сильно перемешивающимися водными массами, характерными для этого района (Живоглядова, 2005).

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

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

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

Половозрелые особи равношипного краба в искусственных условиях питались различными видами рыб и беспозвоночными, в частности, тихоокеанской сельдью *S. pallasii*, осьминогами Дофлейна *Octopus dofleini* (Wülker, 1910), кальмарами (неизвестного вида) и минтаем. Неполовозрелые особи (размером от 2 до 35 мм по длине карапакса), помимо осьминогов и кальмаров, также употребляли в пищу северную креветку *Pandalus borealis* Krueyer, 1838 и мясо кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) (Paul, Paul, 2000, 2001b).

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

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

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

### ТРАВМИРОВАННОСТЬ

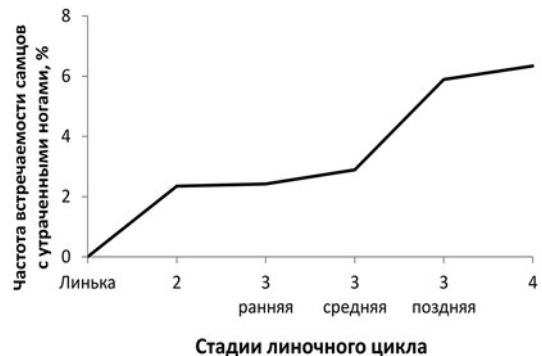
В течение всей жизни крабы могут подвергаться нападению хищных бентосоядных рыб (Чучукало, 2006) или более крупных крабов, в резуль-

тате чего часть из них погибает или травмируется, при этом наиболее уязвимы они в период, когда панцирь после линьки ещё не затвердел. У половозрелых особей травмы могут возникнуть в процессе воспроизводства: при антагонистических столкновениях в борьбе за самок, при более частых конфликтах особей в зонах воспроизводства, а также непосредственно в период спаривания. Помимо естественных факторов, определённую роль в общий уровень травматизма, по мнению Б.Г. Иванова (Иванов, 2001; Ivanov, 1994), вносит и промысел в процессе выполнения на судне различного рода технологических операций. Наиболее часто у крабов встречается потеря клешненосных и ходильных конечностей.

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

**Уровень травматизма.** Под понятием травма здесь подразумевается отсутствие у краба в процессе аутономии ходильной или клешненосной конечности, когда происходит разрыв между коксоподитом и базоподитом. Результаты исследований аутономии конечностей краба показали, что значительная часть травм крабам причиняется в период после линьки (рис. 57). После отвердения панциря и по мере его старения до 3 средней стадии линочного цикла уровень травмированных особей практически не изменялся (2,4–2,9%) (Метелёв, 2012б).

Резкое увеличение доли травмированных самцов (до 5,9–6,3%) отмечено на поздних стадиях линочного цикла (в 3 поздней и 4), которое, вероятно, связано с внутривидовым антагонизмом, проявляющимся в период размножения при конкуренции самцов за самок в районах воспроизводства. Очевидно, что основной вклад в уровень травмированности крабов



**Рис. 57.** Частота встречаемости самцов промыслового размера с утраченными конечностями в зависимости от стадии состояния панциря

вносят естественные факторы, поскольку промысловые самцы в 3 поздней СЛЦ промыслом изымаются так же, как и крабы в других СЛЦ, имеющие твёрдый панцирь. Промысловые операции ведут к неизбежному причинению определённого количества травм крабам как при поднятии на борт судна и последующей механической сортировке, так и при возвращении их в море. Анализ имеющихся материалов показал, что доля подобных травм, наносимых крабам в ходе промысла, крайне низка.

Естественные процессы преобладают в причинении травм равношипому крабу. Так, на участках материкового склона, где ранее не вёлся интенсивный промысел, отмечался более высокий, чем в других районах промысла уровень встречаемости равношипного краба с травмированными конечностями, что возможно связано с межвидовой конкуренцией с симпатрично обитающим с ним крабом-стригуном опилио (Афанасьев и др., 2000).

Большинство травмированных особей имело по одной утраченной конечности, а наибольшее число одновременно отсутствующих ног не превышало четырёх (рис. 58). Подобный набор травм за многолетний период наблюдений был отмечен однажды, при этом у неполовозрелой самки все утраченные конечности находились с правой стороны тела. Следует согласиться с мнением Б.Г. Иванова (Иванов, 2001; Ivanov, 1994), что потеря пяти ног для крабов-литодид и для равношипного краба, в частности, становится критической для выживания.

Самки, по сравнению с самцами, травмировались чаще, что может быть обусловлено наличием у них более тонких и, следовательно, легко травмируемых конечностей (табл. 16). К тому же, самки, видимо, в отличие от самцов, могут многократно попадать в ловушки и выпускаться. Соответственно, выше вероятность их травмирования.

Наибольшая частота встречаемости повреждённых ног наблюдалась у 4 пары (рис. 59). Конечности с правой стороны тела самцов травмирова-



Рис. 58. Степень индивидуального травматизма особей равношипного краба

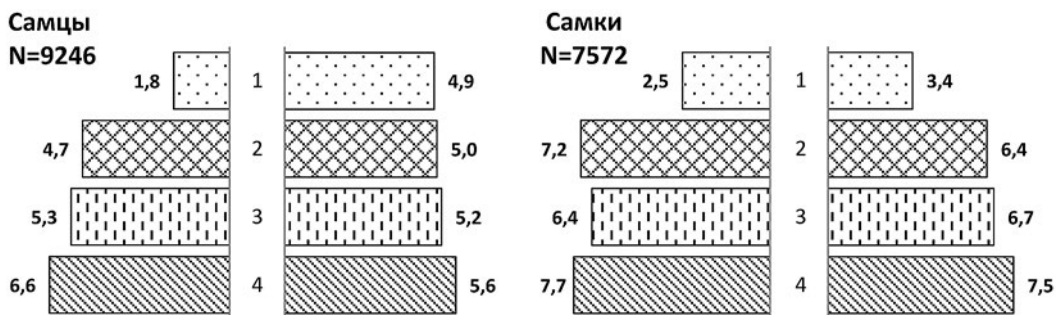
**Таблица 16.** Частота встречаемости особей равношипового краба различных размерных и половых групп с отсутствующими конечностями

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

лись более равномерно, а с левой — 1 нога (клешненоносная) травмировалась в 3,5 раза реже, чем 4 левая. У самцов наблюдалась более частая потеря ног с правой стороны тела (53,1%). Практически такое же распределение травм относительно продольной оси тела наблюдалось и у самок равношипового краба, только с более выраженной симметричностью.

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

Более высокая доля травмирования правой клешни самцов обусловлена её частым использованием в сражениях, демонстрации и ухаживании за самками (Hartnoll, 1974). Так, например, хорошо известно «рукопожа-



**Рис. 59.** Частота встречаемости травмированных ног у особей равношипового краба. Левая и правая стороны каждой диаграммы соответствуют левым и правым ногам крабов, счёт конечностей сверху от 1 к 4 парам

тие», предшествующее линьке самок и спариванию. При этом, как показали аквариальные наблюдения, отсутствие одной клешненосной конечности у самцов краба не оказывает влияния на процесс оплодотворения ими самок (Paul, Paul, 2001a).

Травматизм равношипого краба в северной части Охотского моря не высок и, вероятно, не оказывает существенного влияния на снижение качества запасов. Основной вклад в общий уровень травмированности вносят естественные причины, количество травм, причиняемых в процессе промысла, минимально.

## ПАЗАРИТЫ И КОММЕНСАЛЫ

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

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

**Ракообразные.** Одной из особенностей равношипого краба, населяющего северную часть Охотского моря, является наличие высокой доли особей, инвазированных корнеголовым ракообразным *Briarosaccus callosus*. Этот космополитический вид корнеголовых ракообразных паразитирует, главным образом, на глубоководных крабах родов *Lithodes* (*L. aequispinus*; *L. agassizii* Smith, 1882; *L. antarctica* Hombron & Jacquinot, 1842; *L. couesi* Benedict, 1895; *L. murrayi* Henderson, 1888), *Paralithodes* (*P. camtschaticus*, *P. platypus*) и *Paralomis* (*P. birsteini* Macpherson, 1988; *P. bouvieri* Hansen, 1908; *P. granulosa* (Hombron & Jacquinot, 1846); *P. spinosissima* Birstein & Vinogradov, 1972; *P. multispina* (Benedict, 1895); *P. verrilli* (Benedict, 1895)) (Метелёв, Мельник, 2009; Hawkes et al., 1986; Meyers, 1990; Pohle, 1992; Watters, 1998; Lovrich et al., 2004; Ahyong, Dawson, 2006).

В ходе выполненных исследований определены границы встречаемости заражённых крабов и районы с наиболее высоким уровнем инвазии. Как видно из рис. 60, инвазированные особи регистрируются практически повсеместно в местах обитания равношипого краба.

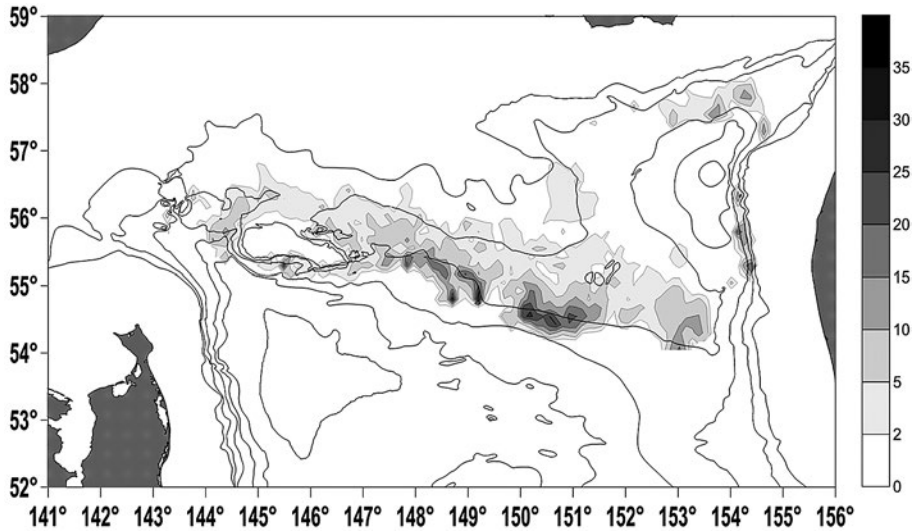
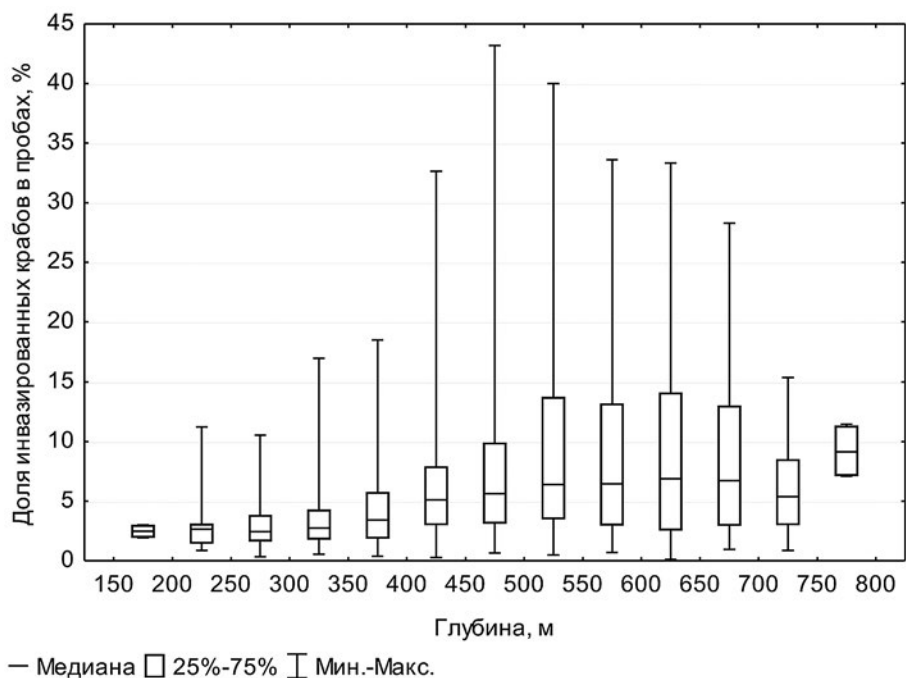


Рис. 60. Доля (в %) особей равношипого краба (в сумме за все годы), инвазированных корнеголовым раком *B. callosus*. Глубины, как на рис. 5

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

Доля инвазированных крабов колеблется в зависимости от глубины взятия проб (рис. 61). Количество заражённых особей в пробах с увеличением глубины умеренно возрастало ( $p=0,38$ ). Наиболее высокие уровни инвазии наблюдались в глубинном диапазоне 400–649 м и были, как правило, приурочены к центральной части моря. Максимальный уровень инвазии составил 43,2%, который был отмечен в средних координатах 55°29'50" с. ш. 147°36'90" в. д. на глубине 490 м.

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



**Рис. 61.** Распределение инвазированных крабов в пробах по глубинам

количества инвазированных особей. Максимальное количество экстерн, отмеченное у одной особи, может различаться в зависимости от района обитания. Наибольшее количество экстерн, одновременно паразитирующих у одной особи равношипого краба, отмечено в водах Британской Колумбии и достигало пяти экземпляров (Bower, Sloan, 1985).

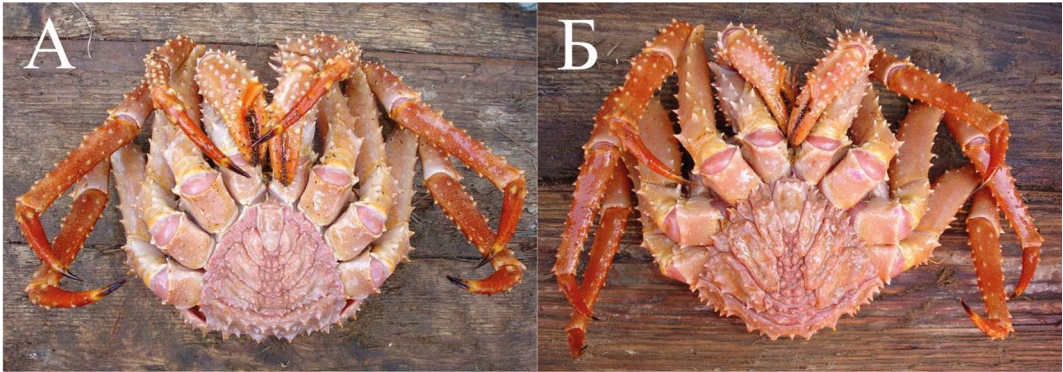
При гистологических исследованиях инвазированных особей выросты интерны паразита были обнаружены в половых железах, соединительной ткани органов пищеварительного тракта, антеннальной железе, массово — между трубочками гепатопанкреаса и в мускулатуре. Ответной воспалительной реакции тканей хозяина на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

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

Инвазия корнеголовым раком особенно заметно оказывала влияние на изменение морфологического облика самцов краба, приводя их к феминизации, это, в первую очередь, отражалось в расширении абдомена, для обеспечения защиты экстерны паразита, и изменению роста конечностей



(рис. 62). За весь период наблюдений единично встретился самец краба, у которого зафиксировано развитие плеоподы в дистальной части одного из сегментов абдомена. При попадании подобных самцов на сортировочный стол большинство из них воспринимались как самки, разбирающими улов моряками, и возвращались обратно в море в живом виде.

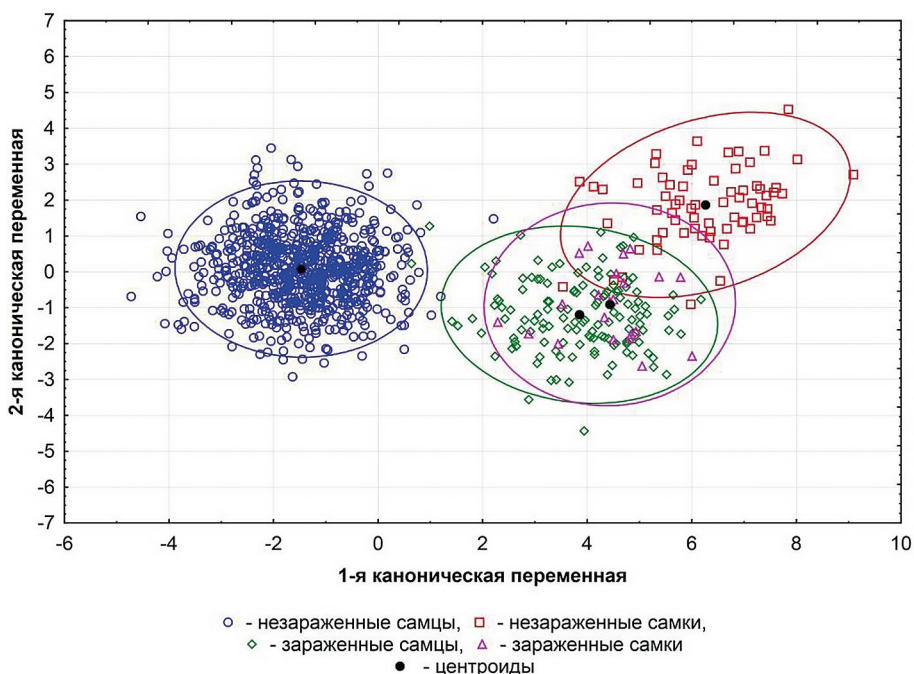


**Рис. 62.** Самцы равношипого краба одной размерной группы (130–134 мм по ШК) незараженного (А) и зараженного (Б) корнеголовым раком *B. callosus*. Примечание: у зараженного самца имелась одна экстерна паразита длиной (curve length) 54 мм (по схеме: Bower, Sloan, 1985)

Для анализа влияния инвазии корнеголового рака на морфологический облик крабов был выполнен дискриминантный анализ здоровых и заражённых крабов с пошаговым включением переменных. Многомерный анализ выполнялся по 26 признакам, в построенную модель вошли 23 признака. Из них наиболее важными для разграничения групп особей были: длина и ширина карапакса, длина мероподита первой ходильной ноги, высота абдомена, длина и высота клешни. В построенной модели первые главные канонические переменные описывали свыше 99,3% выявленной изменчивости между группировками (Метелёв, Марченко, 2011).

Выполненный многомерный анализ морфологических характеристик наглядно показал, что инвазированные особи существенно отличаются от здоровых крабов (рис. 63). Центроиды выборок здоровых самцов и самок в плоскости канонических переменных были максимально отдалены друг от друга, а заражённых особей, напротив, располагались на наименьшем удалении друг от друга (табл. 17).

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



**Рис. 63.** Взаиморасположение выборок зараженных и незараженных корнеголовым раком самцов и самок равношипого краба в плоскости главных канонических переменных по морфологическим признакам

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

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

В период исследований было помечено 466 крабов, инвазированных корнеголовым ракообразным, при этом у 177 из них при выпуске обратно в море была удалена экстерна паразита. За весь период исследований удалось повторно поймать 2 самцов. Период их пребывания в естественной среде составил 173–178 сут. Один из повторно пойманных крабов (ШК — 144 мм) при выпуске в море имел след от ранее прикрепленной экстерны паразита. За период пребывания его в естественной среде визуальных изменений обнаружено не было. Второй краб (ШК — 120 мм) выпускался с одной экстерной паразита, длина которой (по схеме: Bower, Sloan, 1985)

составляла 66 мм. К сожалению, повторно он был отловлен на промысловом судне, поэтому осмотреть его тщательно не удалось. Были получены только сведения об увеличении ширины его карапакса до 130 мм. Очевидно, что за этот период времени у обозначенной особи равношипого краба произошла смена панциря, на что указывало и отсутствие временной метки, однако оценить, в каком состоянии находился паразит после протекания у хозяина линьки, к сожалению, не удалось.

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

**Микроспоридии.** Вторым зарегистрированным у краба внутривисцеральным паразитом были микроспоридии рода *Thelohania* (Рязанова, Метелёв, 2010). Клинические признаки болезни, вызываемые этим агентом, в основном регистрировали у мелкоразмерных самцов и ювенильных самок. При интенсивном заражении и, видимо, на поздней стадии развития болезни абдомен крабов был сильно увеличен в размерах, а с его внутренней стороны сквозь покровы были хорошо видны белые непрозрачные пятна. Полость тела больных крабов была заполнена белой творожистой массой. В 12,5% случаев больные особи также были инвазированы корнеголовым раком *B. callosus*.

Микроскопический анализ показал наличие во внутренних органах крабов спор микроспоридий, объединённых в панспоробласты по 8 спор. Паразитом была заселена соединительная ткань всех внутренних органов краба, при этом заражения мускулатуры не наблюдалось (Метелёв, Рязанова, 2013).

Инвазированные крабы регистрировались на склонах банки Кашеварова, в центральной части моря и на 300-метровых возвышенностях (рис. 64). Распространённость инвазированных особей краба в пробах составляла от 0,3 до 2,1%.

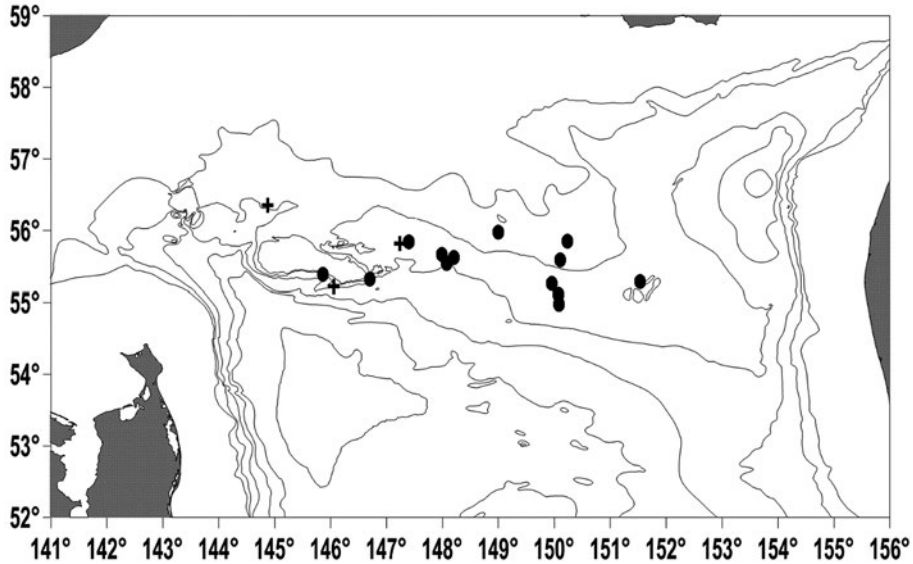


Рис. 64. Встречаемость особей равношипого краба, инвазированных микроспоридиями родов *Thelohania* sp. (●) и *Ameson* sp. (✚). Глубины, как на рис. 5

В районе акватории банки Кашеварова регистрировались крабы, заражённые микроспоридией рода *Ameson*. Мускулатура больных крабов была похожей на варёную — была плотной и белой. Гистологические исследования показали, что спорами паразита замещалась значительная часть мышечных волокон. Споры паразита также были обнаружены в антеннальной железе и соединительной ткани некоторых внутренних органов. Доля инвазированных крабов в выборках составляла от 0,8 до 1,3% (Метелёв, Рязанова, 2013).

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

**Динофлагелляты.** В ходе выполненных исследований зарегистрирован единственный экземпляр краба с инвазией паразитической динофлагеллятой рода *Hematodinium* (Метелёв, Рязанова, 2013). Визуальных признаков этого заболевания не отмечено, однако краб был заражён корнеголовым раком *B. callosus*.

Наличие *Hematodinium* sp. выявили микроскопическими методами. Вегетативные клетки *Hematodinium* sp. регистрировали в соединительной ткани большинства внутренних органов, миокарде, жабрах. Этот паразит в Охотском море известен у камчатского и синего крабов. Единичные случаи инвазии отмечены у крабов-стригунов (Ryazanova et al., 2010).

Таким образом, из инвазионных агентов, обнаруженных у равношипового краба, наиболее распространён корнеголовый рак *B. callosus*. Остальные внутрисполостные паразиты у краба встречаются редко. Несмотря на низкую встречаемость инвазий микроспоридиями обоих родов и динофлагеллятами *Hematodinium* sp., следует отметить, что вызываемые этими паразитами заболевания смертельны для ракообразных, а продукция из заражённых особей непригодна для использования.

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

Крабы с кладками икры рыб рода *Careproctus* в околожаберной полости регистрировались в исследованном районе в широком диапазоне глубин от 250 до 750 м на всём протяжении материкового склона от 144°00' до 154°20' в. д. Максимальная доля крабов с кладками икры рыб в пробах составила 27,7%. Из осмотренных 15681 крабов 238 имели под карапаксом кладки яиц карепроктов (1,5%) (Metelyov, 2014). Наиболее часто крабы с кладками икры **рыб** регистрировались на внешней кромке материковой отмели, в зонах преобладания фауны подвижных и неподвижных сестонофагов, где крабы формировали нагульные поселения.

Кладки яиц рыб представляли собой шарообразной формы комки диаметром 4–7 см, содержащие яйца (4–5 мм) на разных стадиях развития. Численность яиц в 44 кладках колебалась от 149 до 759, составив в среднем  $473 \pm 26$  яиц. Кладки яиц рыб отмечались преимущественно у самцов крабов (68,9%), при этом ширина карапакса особей изменялась от 82 до 183 мм. Максимальное количество кладок у одной особи краба не превышало трёх. Количество их зависело от размеров крабов. Встречаемость двух кладок регистрировалась у особей размером от 90 мм по ширине карапакса. По три кладки икры рыб отмечались у крабов размером более 150 мм по ширине карапакса. С увеличением размеров крабов возрастало и количество отложенных в них яиц карепроктов (Metelyov, 2014).

В период проведения исследований в крабовых ловушках в прилове к крабу преимущественно регистрировались следующие представители рода *Careproctus*: *C. rastrinus* Gilbert & Burke, 1912; *C. furcellus* Gilbert & Burke, 1912; *C. colletti* Gilbert, 1896, значительно реже *C. macrodiscus* Schmidt, 1950; *C. cyclocephalus* Kido, 1983 и некоторые другие. Определить, к какому виду/видам карепроктов принадлежали яйца, не представлялось возможным. Однако анализ гонад карепроктов показал, что по размерам яиц, а также зрелости половых продуктов рыб, скорее всего, основная масса кладок принадлежит двум видам *C. rastrinus* и *C. furcellus*. Равношипый краб обитает на значительной акватории и в широком диапазоне глубин, поэтому очевидно, что и видовой состав рыб, откладывающих яйца в околожаберную полость краба, будет изменяться в зависимости от района сбора проб.

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

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

## Глава 5.

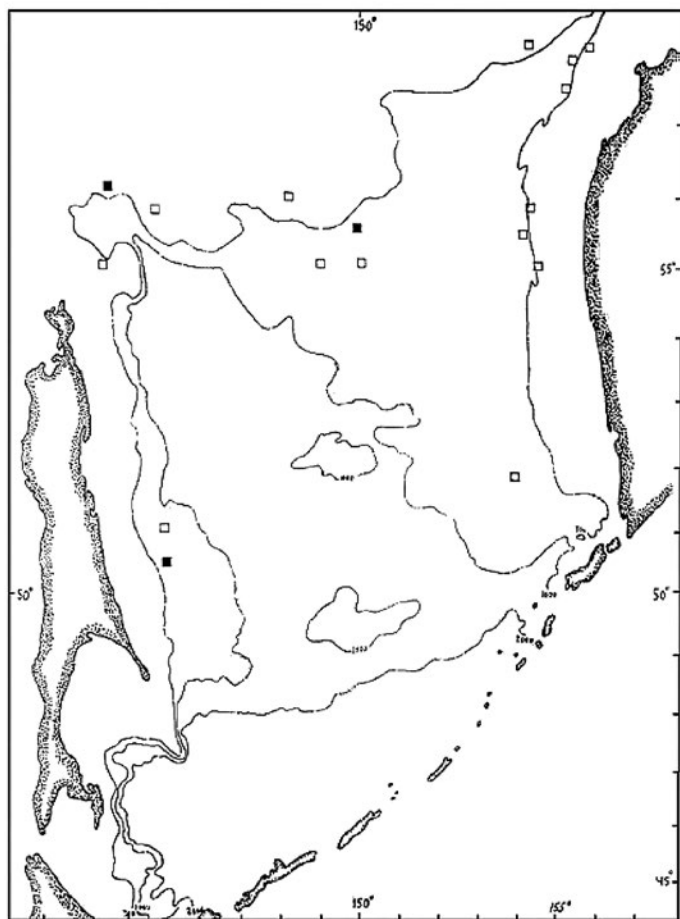
# Функциональная структура популяции равношипного краба в северной части ареала в Охотском море

Знания о структуре популяций необходимы для обеспечения рационального ведения промысла, они позволяют определить, где можно осуществлять лов крабов с осторожностью, где — более интенсивно, а где их промысел категорически не рекомендуется для обеспечения эффективного воспроизводства. Ранее в северной части Охотского моря функциональная структура ареала была описана для краба-стригуна опилио (Карасёв, 2014; Карасёв, Карпинский, 2018), но у стригуна более сложный цикл, поскольку у него присутствует терминальная линька. Чтобы выявить функциональную структуру популяции, следует проследить весь жизненный цикл вида. Имеющийся материал при всей своей массовости охватывает не все этапы жизненного цикла равношипного краба. Для получения полного представления о процессах, происходящих в популяции, недостающие сведения были восполнены из литературных источников, наряду с авторскими наблюдениями в период выполнения морских экспедиционных работ.

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

дение. Выяснилось, что равношипый краб в своей стадии развития имеет лецитотрофную личинку, питание которой идёт за счёт желтка вплоть до наступления мальковой стадии (Shirley, Zhou, 1997), а демерсальный (придонный) тип развития объясняет отсутствие их в планктонных сборах.

В отношении малькового периода жизни равношипого краба на акватории Охотского моря имеется не так много материалов, главным образом, это данные донных траловых съёмок. Так, наиболее обширные сведения о распределении мальков краба по акватории Охотского моря получены по результатам траловой съёмки, выполненной в 1989 г. (Долганов и др., 1989; Низяев, 1992) (рис. 65). Мальки равношипого краба вдоль западно-камчатского побережья встречались на трёх участках: от 52 до 58° с. ш., в центральной части моря между 148 и 150° в. д., а также южнее о. Ионы



**Рис. 65.** Распределение мальков равношипого краба в батиали Охотского моря (по: Долганов и др., 1989; Низяев 1992). Заштрихованный квадрат — улов более 10 экз./трал.



и на материковом склоне Восточного Сахалина. Наиболее высокие уловы (более 10 экз./трал.) регистрировались в североохотоморском районе (восточнее и западнее банки Кашеварова), а также на восточносахалинском склоне. По результатам донных траловых съёмок, выполненных в 1997, 2009 и 2013 гг., молодь краба в северной части Охотского моря регистрировалась практически в тех же районах.

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

В течение месяца после выпуска личинки краба претерпевают ряд последовательных линек (от зоа I до зоа IV и стадии глаукотое), типичных для всех видов крабов-литодид (Haynes, 1982). Период развития от личинки до I мальковой стадии при температуре +2 °С, характерной для придонных вод в североохотоморском районе, составляет 175 суток. В течение этого периода они заносятся в районы с обильно развитыми представителями эпифауны, которые защищают мальков от выедания хищниками, а также становятся объектами их питания. После оседания, спустя некоторое время, глаукотое превращается в малька.

Локализация мальков равношипого краба на акватории соответствует локализации основных выявленных скоплений половозрелых самок в северной части Охотского моря, что свидетельствует о переносе личинок в пределах мест выпуска на небольшие расстояния. Основным механизмом разноса личинок является их транспорт придонными непериодическими течениями. В центральной части моря максимальное расстояние от мест выклева личинок до мест их оседания, учитывая скорость течений в этом районе, может достигать 128 км.

На западнокамчатском склоне репродуктивные районы краба располагаются в зоне расхождения Западно-Камчатского течения при натекании его на Северо-Охотскую возвышенность (54° с. ш.), а также на северо-востоке впадины ТИПРО. При выпуске личинок крабов в первом районе они переносятся придонными течениями, если следовать генеральной системе течений, на север вдоль западнокамчатского шельфа. Кроме того, из этой зоны они могут также транспортироваться на северо-запад по направлению Срединного течения. Образующий здесь круговорот, формирующийся при взаимодействии с Северо-Охотским противотечением (с приблизительным центром 56°00' с. ш., 151°00' в. д.), создаёт условия для оседания личинок в этом районе. Это подтверждается и наличием высоких уловов молоди краба по данным траловых съёмок, согласно которым

максимальные и наиболее частые уловы немигрирующей молоди краба фиксировались по направлению к западу и северо-западу от 300-метровых возвышенностей (в районе  $55^{\circ}00' - 57^{\circ}00'$  с. ш. и  $150^{\circ}00' - 151^{\circ}30'$  в. д.). Преобладание в этом районе неподвижных сестонофагов и жёсткого субстрата является благоприятным местом для оседания личинок и последующей жизнедеятельности подрастающей молоди краба. Максимальные биомассы бентоса на этом участке достигают  $300 - 500$  г/м<sup>2</sup>, обильное развитие здесь получили губки, гидроиды, мягкие кораллы и усоногие раки. Среди развитой эпифауны личинки крабов находят убежища, повышая тем самым выживаемость на ранних стадиях их жизни.

Наличие жёстких грунтов с обилием неподвижных сестонофагов характерно и для района западнокамчатского шельфа между  $55$  и  $56^{\circ}$  с. ш., где регистрировались мальки краба, транспорт личинок осуществляется, очевидно, из репродукционной зоны, расположенной южнее. Максимальные биомассы бентоса в этом районе достигают также высоких значений ( $300 - 500$  г/м<sup>2</sup>). Этот район характеризуется высокой динамичностью вод и наличием антициклонических вихрей, формирующихся вдоль Северной ветви Западно-Камчатского течения.

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

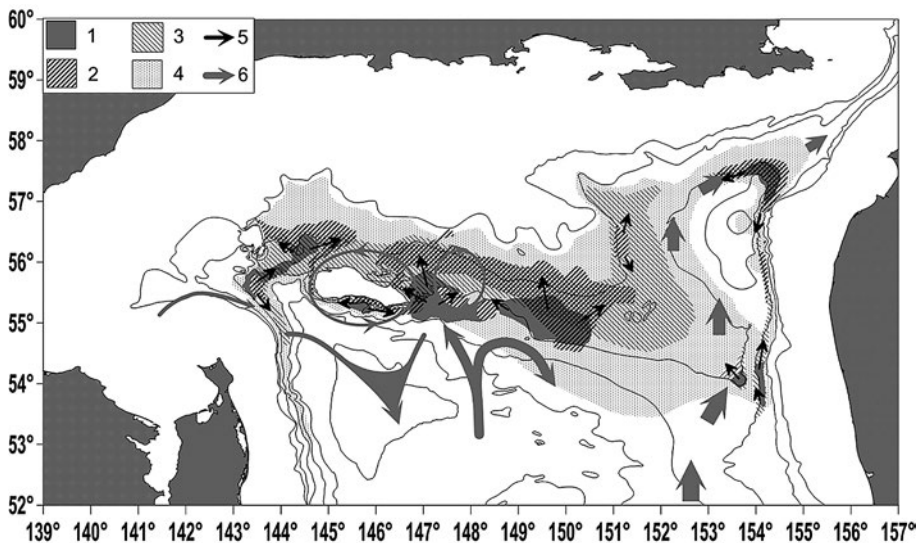
В североохотоморском районе обитает самая многочисленная группировка краба, основная репродуктивная зона которой сосредоточена на обширной акватории материкового склона восточнее банки Кашеварова. Продуцируемые ими личинки переносятся в северо-западном направлении, оседая широкой полосой в верхней части материкового склона и на склонах банки Кашеварова. Наиболее плотные скопления половозрелых самок в восточной части этого района сосредоточены юго-восточнее 300-метровых возвышенностей. Именно в эту часть поселений краба может осуществляться перенос личинок из западнокамчатской репродуктивной зоны, расположенной в районе  $54^{\circ}$  с. ш. Осевшие в восточной части района личинки по мере роста и достижения половозрелости участвуют в процессах воспроизводства.

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

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

Таким образом, локализация мальков краба сопряжена с существованием в северной части Охотского моря крупномасштабных циркуляций, формирующихся при взаимодействии генеральных течений с рельефом дна. В областях их формирования доминирующей группой бентоса чаще всего становятся неподвижные сестонофаги, наличие которых способствует оседанию личинок и их дальнейшему росту (рис. 66).

На ранних этапах онтогенеза молодь равношипого краба ведёт одиночный образ жизни, укрываясь от хищников среди развитой донной эпифауны. На этот факт указывают и единичные поимки крабов (размером от 10 до 19 мм), зарегистрированные в различных изгибах и полостях губок, которые, в свою очередь, поднимались со дна моря крайними ловушками



**Рис. 66.** Функциональная структура ареала равношипого краба в северной части Охотского моря: 1 — зона размножения; 2 — зона преобладания молоди; 3 — зона преобладания зрелых самок; 4 — периферийная зона; 5 — основные направления онтогенетических миграций; 6 — основные придонные течения. Глубины, как на рис. 5

порядков. В таких укрытиях молоди краба удаётся спастись от хищников и вырасти до размеров, при которых они начинают мигрировать.

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

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

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

Впервые самки могут откладывать яйца при ширине карапакса 76 мм, а массово — при 99 мм. Процесс спаривания, линьки и откладывания новой порции яиц происходит на меньших глубинах на границе поселений самок, у которых имеются яйца с хорошо развитыми личинками. На этих участках их ожидают морфометрически половозрелые самцы, совершившие нагульные миграции и набравшие мышечную массу. Процесс спаривания занимает несколько дней, спустя 2–3 дня после линьки у самок происходит откладка яиц, которые прикрепляются на плеоподы. В период инкубации яиц, длительность которого составляет около года (Paul, Paul, 2001c), самки рассредотачиваются на смежных участках, совершая непротяженные нагульные миграции к местам с более высокими биомассами

бентоса. Из репродуктивных зон они мигрируют к верхней части материкового склона. После нагула самки смещаются в более глубоководные участки для выпуска личинок.

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

Для успешного протекания процессов воспроизводства в жизненной стратегии вида имеются биологические особенности. Так, необходимое соотношение полов в репродуктивных зонах поддерживается за счёт асинхронных личинных и нерестовых циклов, а также способности половозрелых самцов успешно оплодотворять нескольких самок. При этом численность самцов находится в динамическом равновесии благодаря их уходу и возвращению с нагульных миграций.

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

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

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

В северной части Охотского моря равношипый краб — неотъемлемое звено в высших трофических уровнях макробентоса. В крабовом сообществе Охотского моря и его северной части роль равношипного краба также значительна. На большой площади в центральной и северо-западной частях моря на глубинах менее 350 м равношипый краб обитает совместно с крабом-стригуном опилио *Ch. opilio*, где две популяции образуют плотные скопления, создавая возможности для двувидового промысла. В северо-восточной части моря в пределах узкого материкового склона с резким свалом глубин равношипый краб обитает совместно с синим *P. platypus* и камчатским *P. camtschaticus* крабами. В глубоководной части материкового склона он граничит с крабом-стригуном ангулятусом *Ch. angulatus*, крабами Веррилла *P. verrilli*, многошипым *P. multispina* и Ко-

уэса *L. couesi*. В центральной части Охотского моря совместно с равношипым крабом отмечались редкие поимки краба острорылового *Oregonia bifurca* Rathbun, 1902 (Метелёв и др., 2023), который ранее здесь не фиксировался (Слизкин, 2010).

Таким образом, равношипый краб в центральной части моря занимает срединное положение на материковом склоне, при этом скопления равношипного краба граничат с двумя самыми массовыми видами крабов-стригунов северной половины Охотского моря — *Ch. opilio* и *Ch. angulatus*.

\* \* \*

Равношипый краб на материковом склоне северной части Охотского моря образует единую популяцию, которая практически непрерывным поясом тянется от западнокамчатского склона до Северо-Восточного Сахалина. Поселения крабов на западнокамчатском побережье всё же имеют определённую обособленность от североохотоморской группировки за счёт отделения этой части моря глубоководным желобом Лебеда и впадиной ТИНРО. Однако обмен генетической информацией между ними, вероятно, существует посредством возможной миграции взрослых особей краба по материковому склону вдоль впадины ТИНРО. Обратная связь североохотоморской группировки краба с западнокамчатской отсутствует. Это подтверждается и отсутствием различий по морфологическим признакам между этими поселениями краба. Скопления крабов на восточносахалинском побережье, вероятно, имеют связь с североохотоморской группировкой посредством переноса личинок краба в южном направлении вдоль Восточного Сахалина, однако обратная связь маловероятна.

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

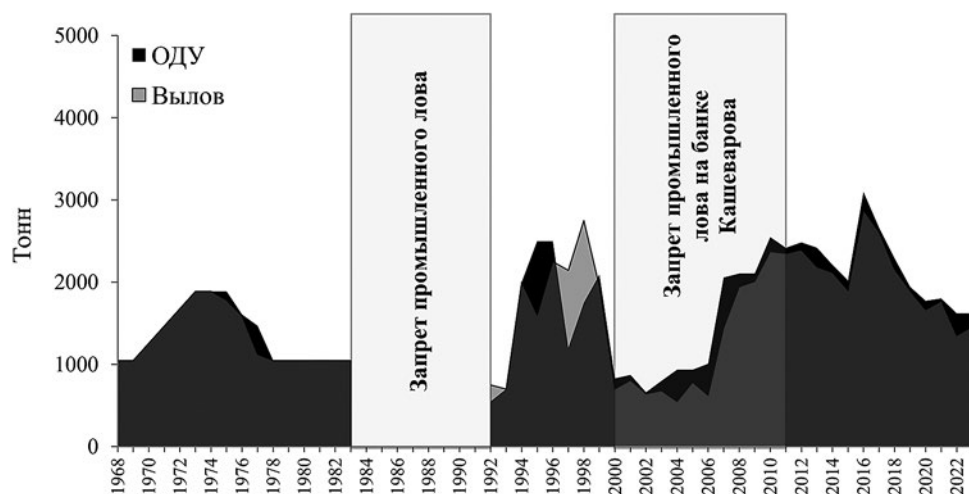
## Глава 6. Промысел и запасы

### ИСТОРИЯ И ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОМЫСЛА

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

Начало промышленного освоения равношипного краба в Охотском море относится к 1968 г., когда в районе юго-восточнее банки Кашеварова его добычу вели японские рыбаки (Михайлов, Овсянников, 1984). Объём разрешённых международной комиссией квот в самом начале его промысла составлял 500 тыс. экз. и постепенно был увеличен до 900 тыс. экз. Средняя масса одного экземпляра краба на тот период составляла около 2,1 кг, т. е. добывалось от 1,1 до 1,9 тыс. т краба. Добыча краба японскими рыбаками осуществлялась конусовидными ловушками. Интенсивность промысла ежегодно возрастала, а объёмы разрешённых к вылову квот осваивались за счёт наращивания промысловых усилий, в результате к 1982 г. состояние популяции отечественными специалистами оценивалось как напряжённое. Реакцией на сложившуюся ситуацию стало предложение о введении запрета на промысел (Михайлов, Овсянников, 1984). С 1984 г. добыча равношипного краба в северной части Охотского моря была приостановлена (рис. 67).

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



**Рис. 67.** Динамика ОДУ и вылова равношипового краба в Северо-Охотоморской подзоне в 1968–2023 гг.

позволяли эффективней работать на сложных грунтах и в районах с сильными течениями.

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

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

Ежегодный мониторинг популяции равношипового краба в тот период ещё не был налажен должным образом, контроль за состоянием североохотоморской группировки осуществлялся несколькими организациями без разделения на подзоны. В результате эта группировка равношипового



краба оказалась под тяжелейшим промысловым прессом, который ещё более усугублялся отсутствием надлежащих мер управления его добычей. Пресс промысла в районе банки Кашеварова в конце 1990-х гг. был чрезвычайно высок, что, вероятно, и стало причиной подрыва запасов равношипого краба в очередной раз (Михайлов и др., 2003).

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

После введения ограничения и до 2006 г. вылов краба не превышал 1 тыс. т в год. В период действия запрета основная часть выделяемых квот осваивалась на участках, расположенных к северу от района банки Кашеварова, а также в центральной части Охотского моря (рис. 68). Кроме того, активизировался промысел на участке акватории, расположенном в восточной части подзоны в пределах координат  $54^{\circ}20' - 55^{\circ}30'$  с. ш. и  $150^{\circ}30' - 152^{\circ}00'$  в. д. Именно этот район в весенний период раньше других акваторий освобождается от ледовых полей и пригоден для ведения промысла. За счёт исследований, проведённых на значительной акватории моря, удалось оценить запас краба на этих участках и увеличить общий допустимый улов (ОДУ) более чем в два раза — с 935 т (2004 г.) до 2057 т (2007 г.) (Васильев, 2009).

Исследования, выполненные в 2008–2010 гг., показали, что введённый с 2000 г. запрет на промышленный лов равношипого краба на акватории

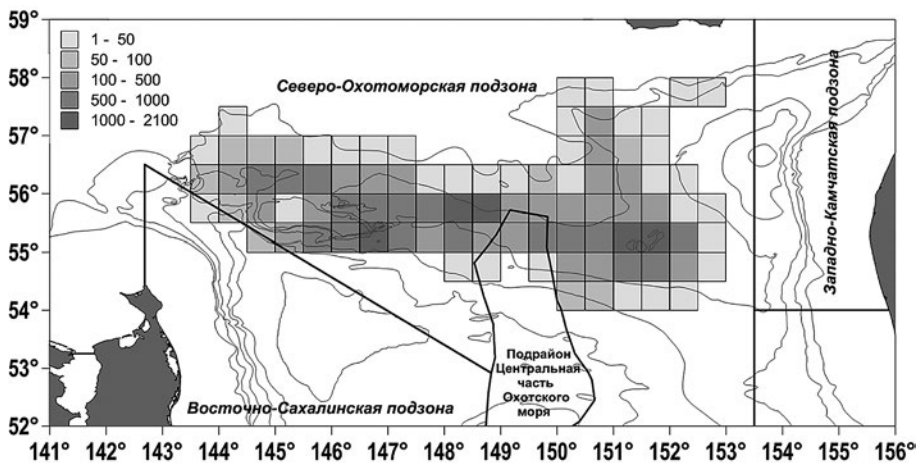


Рис. 68. Суммарный вылов равношипого краба (т) в Северо-Охотоморской подзоне в период с 2004 по 2019 гг. по данным судовых суточных донесений.

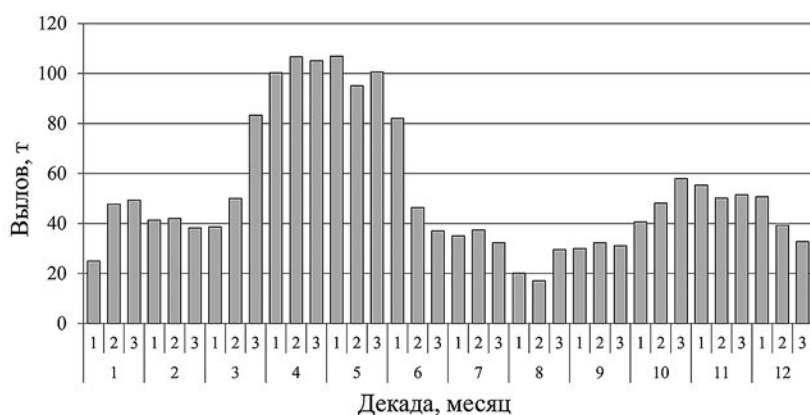
Глубины, как на рис. 5

банкаи Кашеварова дал положительный результат: запасы краба восстановились (Метелёв, 2011б). Специалистами ФГУП «МагаданНИРО» было подготовлено соответствующее обоснование, и с вступлением в силу новых «Правил рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна» от 06.07.2011 г. № 671 был снят запрет на промышленный лов равношипного краба в районе банка Кашеварова. Несмотря на появившуюся возможность промысла, добыча краба в обозначенном районе во второй половине 2011 г. почти не проводилась. Активный промысел краба на этом участке был начат в 2012 г. В 2012–2017 гг. в пределах акватории банка Кашеварова добывалось от 0,8 до 1,3 тыс. т краба.

Динамика освоения равношипного краба практически не отличается от года к году. Промысел традиционно начинается в начале календарного года (рис. 69). Наиболее активная добыча краба приходится на весенний период, однако промысел в этот сезон года часто осложняется наличием плотных ледовых полей. Так, в марте–апреле 2010 г. многие суда, участвовавшие в добыче краба, довольно длительный период не могли совершать промысловых операций, поскольку районы промысла были скованы плотными льдами (Мельник и др., 2014).

Одновременно на промысле краба могут участвовать до 10 добывающих судов. Поселения промысловых самцов высокой плотности в этот период позволяют осваивать к концу первого полугодия более половины рекомендованных к вылову квот.

В целом, за весь период добычи равношипного краба в Северо-Охотоморской подзоне освоение разрешённых к вылову квот было стабильно высоким. Так, в период добычи краба японскими рыбаками (1968–1983 гг.), освоение в среднем составляло 97,7%, в период с 1992 по 2000 гг.— 105,1%, с начала века по 2010 г.— 84,5%, с 2011 по 2023 гг.— 94,2%. Согласно



**Рис. 69.** Динамика среднемноголетнего подекадного вылова равношипного краба в Северо-Охотоморской подзоне в 2004–2023 гг.

данным промысловой статистики, среднесуточные уловы краба промысловыми судами за последние двадцать лет варьировали незначительно — от 1,64 т (2005 г.) до 3,21 т (2009 г.) (табл. 18). Периоды наиболее низких уловов отмечались в 2004–2006 гг. и 2018–2022 гг., наиболее высоких — с 2008 по 2015 гг.

На участках материкового склона, расположенных в диапазоне глубин от 250 до 350 м, равношипый краб образует двувидовые поселения с крабом-стригуном опилио. В последние годы большинством судов ведётся их двувидовой промысел, что позволяет более рационально эксплуатировать запасы крабов (Афанасьев и др., 2000; Мельник, Метелёв, 2012; Метелёв, Мельник, 2012).

В центральной части Охотского моря на расстоянии 200 морских миль от берега имеется вытянутый в меридиональном направлении участок, именуемый в международной литературе как «Peanut Hole Sea of Okhotsk», который ранее не входил в исключительную экономическую зону Российской Федерации и являлся открытым морем: в частности, любое государство могло осуществлять здесь лов рыбы и вести иную разрешённую Конвенцией Организации Объединённых Наций (ООН) по морскому праву (1982) деятельность, за исключением шельфа.

Свои права на этот участок Российская Федерация обосновала, исходя из Конвенции ООН по морскому праву, которая позволяет расширять 200-мильную экономическую зону государств при условии, что морское дно за её пределами — это естественное продолжение окраины материка. Благодаря исследованиям российских учёных было доказано, что ложе Охотского моря в указанном «многоугольнике» — это континентальный шельф материка в пределах Российской Федерации. На основании рекомендаций Комиссии ООН по границам континентального шельфа от 11 марта 2014 г. этот участок в центральной части Охотского моря закреплён за Российской Федерацией.

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

Выполненные работы показали, что в северной части района имеются запасы, позволяющие организовать рентабельный промысел равношипного краба. По результатам съёмки к промышленному освоению в новом для Российской Федерации промысловом подрайоне 61.52 Центральная часть Охотского моря было рекомендовано 270 т краба. По итогам аукци-

**Таблица 18.** Среднесуточный улов (т) судов на промысле равношипного краба в Северо-Охотоморской подзоне в 2004 – 2023 гг.

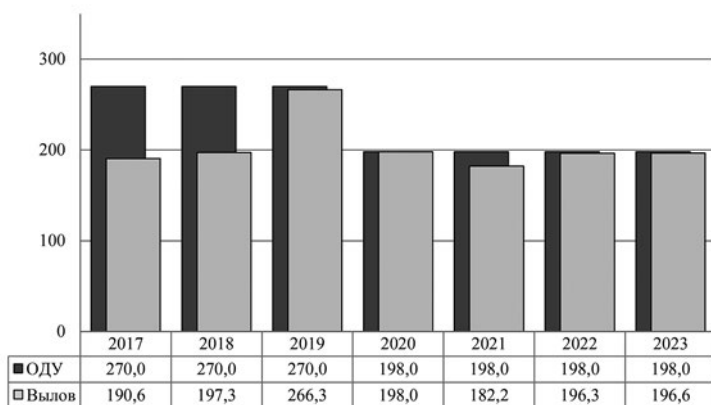
Месяцы	Годы																			
	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023
1	-	2,06	-	-	4,13	-	2,16	4,37	2,61	3,80	2,57	-	2,67	1,65	1,36	2,38	2,12	1,42	1,94	1,66
2	-	1,46	-	-	2,05	2,56	2,73	2,53	2,46	4,25	2,29	4,17	1,52	1,57	2,14	1,94	2,57	1,38	2,10	1,67
3	-	-	2,71	-	3,81	3,64	1,85	3,47	1,66	2,34	2,98	3,57	1,02	2,55	1,28	1,99	1,23	1,08	1,76	1,98
4	2,39	1,79	3,09	4,42	3,24	3,40	1,45	2,21	2,91	3,45	3,58	2,87	3,07	2,49	1,63	2,49	2,41	1,58	2,22	2,54
5	2,17	1,38	3,73	2,83	2,22	3,23	1,95	2,50	3,04	3,84	3,77	2,87	2,67	1,95	2,00	2,76	4,06	1,86	2,26	2,62
6	2,39	1,90	2,36	2,36	1,82	2,79	2,37	2,18	3,20	5,43	1,40	-	1,97	1,93	1,39	1,75	0,86	1,90	2,09	2,18
7	0,72	-	-	1,51	1,42	2,04	1,67	2,07	1,91	2,56	3,31	4,22	1,53	1,42	1,33	1,00	1,48	1,91	1,69	2,39
8	-	-	-	1,21	1,63	2,87	1,25	2,12	2,03	0,81	1,77	2,91	1,18	1,54	2,38	1,27	1,07	1,40	1,39	3,19
9	-	1,64	1,35	1,11	2,66	3,23	2,47	2,16	3,32	0,98	1,58	2,49	2,39	1,28	1,73	2,26	1,47	0,82	1,21	-
10	1,07	1,30	0,59	1,83	4,21	3,37	2,32	1,82	2,84	2,21	1,80	0,93	1,74	1,70	1,67	2,44	2,34	2,28	1,08	1,44
11	1,53	1,89	0,94	1,65	2,54	2,89	2,57	1,57	3,56	2,40	1,92	2,35	1,78	1,67	2,83	1,57	0,40	2,42	1,10	2,86
12	1,84	1,74	2,40	2,60	2,14	4,59	2,64	2,48	3,35	3,91	2,47	2,49	1,82	2,22	3,10	1,88	1,69	1,79	1,81	2,95
Среднее	1,72	1,64	1,81	2,27	2,83	3,21	2,15	2,38	2,77	3,16	2,92	3,11	2,15	2,03	1,80	2,22	2,02	1,81	1,79	2,31
Медиана	1,59	1,44	1,23	1,70	2,16	3,04	1,87	2,25	2,44	2,77	2,69	2,82	1,99	1,71	1,48	2,07	1,79	1,62	1,51	1,88

она, проведенного Федеральным агентством по рыболовству, все лоты на вводимый в промышленный оборот ресурс были распределены между участниками аукциона. К добыче краба рыбопромышленные компании приступили во второй половине 2017 г.

После организации аукциона по распределению долей равношипного краба в центральной части Охотского моря в 2017 г. к его промыслу приступили 5 средних судов. Вылов в первый год промышленного освоения был невысоким и составлял в среднем 1,3 т краба в сутки. Наиболее высокие уловы регистрировались в период с третьей декады сентября по октябрь, достигая 3,3 т в сутки. Всего в первый год промышленного освоения было выловлено 190,6 т равношипного краба (70,6% от ОДУ). По данным ФГБУ «ЦСМС», степень освоения запасов этого вида в центральной части Охотского моря за весь период промысла (с 2017 по 2023 гг.) находилась на высоком уровне, достигая в некоторые годы 100% (рис. 70).

В 2018 г. добыча краба началась в апреле. В начале промысла регистрировались максимальные уловы краба, которые достигали величины 3,9 т/сут., в среднем уловы в апреле составляли 2,3 т/сут. В последующие месяцы уловы краба снизились, а максимальный улов не превышал величины в 2,7 т/сут.

Начиная с 2019 г., основной промысел краба сместился на первую половину года, а в некоторые годы лов начинался с первых чисел января. Уловы в январе-феврале 2019 г. в среднем составляли около 2,5 т в сутки на одно судно, после чего немного снизились, но в целом всё равно были выше значений двух предыдущих лет. В последующие годы эксплуатации запасов равношипного краба его наиболее результативный промысел отмечался в 2022 г. В этот год среднесуточные уловы в январе-феврале были выше в два раза (на уровне 5,0 т) по сравнению с аналогичным пе-



**Рис. 70.** Динамика вылова краба равношипного в Центральной части Охотского моря с начала организации его промышленного лова

риодом 2019 г. От апреля к июлю уловы постепенно снижались от 2,7 до 1,2 т, но в целом среднесуточные уловы краба на одно судно за этот год составили около 2,7 т (табл. 19).

**Таблица 19.** Среднесуточный улов (т) судов на промысле краба равношипого в центральной части Охотского моря в 2017–2023 гг.

Месяцы	Годы						
	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023
1	–	–	2,49	–	–	5,40	–
2	–	–	2,58	–	–	4,93	–
3	–	–	–	1,22	–	–	2,87
4	–	2,23	1,96	1,69	2,20	2,69	2,01
5	–	1,29	1,19	2,06	1,24	1,73	–
6	–	1,19	1,32	2,01	1,05	1,35	2,73
7	–	0,75	1,15	–	–	1,24	1,35
8	0,08	0,75	2,28	1,67	–	–	–
9	0,95	1,01	–	–	–	–	–
10	1,49	1,34	–	–	–	–	–
11	1,48	–	2,59	–	–	–	–
12	0,31	–	0,60	–	–	–	–
<b>Среднее</b>	<b>1,28</b>	<b>1,29</b>	<b>1,74</b>	<b>1,74</b>	<b>1,67</b>	<b>2,66</b>	<b>2,04</b>
<b>Медиана</b>	<b>1,15</b>	<b>1,12</b>	<b>1,54</b>	<b>1,56</b>	<b>1,37</b>	<b>2,26</b>	<b>1,92</b>

Для повышения рентабельности добычи равношипого краба на борту НИС «Зодиак» в 2010 г. автором инициированы экспериментальные работы по оценке влияния различных гидробионтов, встречавшихся в прилове, на его уловистость. При проведении экспериментальных работ в порядках через одну ловушку со свежемороженой сельдью, ставились ловушки, где в качестве наживки применялись различные объекты прилова. В качестве приманки в данных ловушках использовались следующие объекты: скаты *Bathyraja violacea* (Suvorov, 1935), *B. maculata* Ishiyama & Ishihara, 1977, ликоды *L. brevicauda*, *L. soldatovi*, карепрокты *C. rastrinus*, брюхоногие моллюски *Buccinum pempfigus* Dall, 1907.

При выборке экспериментального порядка улов из каждой ловушки просчитывался. Как показали выполненные работы, равношипый краб слабо реагировал на скатов, карепроктов и трубачей. Из всех видов экспериментальной наживы краб предпочитал ликодов. При этом отмечено, что при использовании ликодов в ловушках в меньшем количестве встречались мелкоразмерные особи краба, в то время как промысловые самцы встречались практически в одинаковом количестве в ловушках как

с сельдью, так и с ликодами. Выявленное различие при выборе приманки у равношипого краба, видимо, связано с тем, что по мере роста пищевые предпочтения крабов могут меняться. Таким образом, в качестве рекомендации рыбопромышленным организациям можно предложить использовать для наживы ликодов, которые регулярно встречаются при промысле равношипого краба, что позволит повысить рентабельность промысла этого ценного объекта (Васильев и др., 2012; Мельник и др., 2014).

### СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ

Первая масштабная траловая съёмка по учёту краба выполнена в мае –августе 1989 г. на НПС «Дарвин». Она позволила получить сведения о распределении промысловых видов крабов в батиали Охотского моря. По данным этой траловой съёмки численность промысловых самцов равношипого краба в североохотоморском районе оценивалась в 3527,8 тыс. экз., в западнокамчатском — в 754,4 тыс. экз., северокурильском — в 22,2 тыс. экз., в восточносахалинском — 62,3 тыс. экз. (Низяев, 1992).

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

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

Учётно-ловушечных съёмок, позволяющих одновременно охватить большую часть поселений краба, до 2014 г. не проводилось. Однако принятые администрацией МагаданНИРО усилия, в том числе и по оснащению НИС «Зодиак» глубоководным выборочным комплексом, позволили выполнить масштабную учётную съёмку на площади около 122,4 тыс. км<sup>2</sup>. Численность самцов промыслового размера на исследованной акватории составила 31,823 млн экз., что соответствует 55,372 тыс. т.

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

чивает проведение аналитической оценки состояния запаса и расчёт ОДУ с использованием динамических продукционных моделей.

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

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

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

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

Так, к примеру, расчётная биомасса промысловых самцов равношипового в 2021 г. составила 39,304 тыс. т. В выполненных расчётах величина



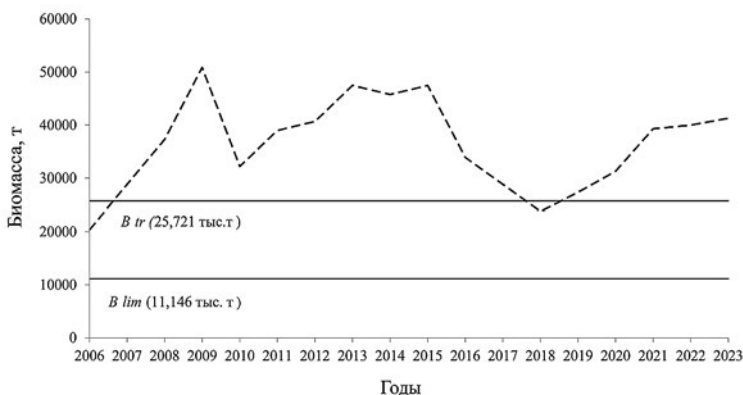
запаса находилась выше целевого ориентира  $B_{tr}$  — в зоне устойчивого промысла ПРП. К 2022 и 2023 гг. ожидалось увеличение расчётной величины промыслового запаса до 39,992 и 41,283 тыс. т соответственно, т. е. запас по-прежнему будет находиться в зоне устойчивого промысла (рис. 71).

Согласно схеме зонального регулирования промысла, эксплуатируемый запас равношипного краба в ближайшие годы будет находиться в зоне устойчивого промысла. Однако резкого увеличения промыслового запаса в ближайшие годы не прогнозируется. Поэтому рекомендуется и в дальнейшем применять  $F_{sq}$  линейно-кусочную функцию до периода, когда будет наблюдаться его устойчивый рост. Величина допустимого улова, согласно разработанным правилам регулирования промысла, в ближайшие годы будет находиться на уровне 1,7–2,0 тыс. т, т. е. на уровне 2008–2015 гг.

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

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

Как показали аквариальные наблюдения, в период нереста самцы равношипного краба при спаривании не выделяют полностью половые продукты, поэтому в течение нескольких дней они способны успешно оплодотворить до трёх самок (Paul, Paul, 2001a). Таким образом, в районах,



**Рис. 71.** Прогноз распределения биомассы промыслового запаса равношипного краба при применении продукционной модели

где осуществляется интенсивный промысел, нарушающий оптимальное соотношение полов в нерестовых скоплениях, могут появляться псевдо-яловые самки. В то же время, в районах, где отсутствует промысел, псевдо-яловые самки глубоководных крабов-литодид встречаются в крайне незначительном количестве (Низяев, 2005).

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

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

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

На репродуктивный потенциал популяции негативное влияние также оказывает изъятие промыслом незаражённых корнеголовым ракообразным самцов равношипного краба и возвращение в живом виде всех инвазированных этим паразитом особей. Помимо накопления в популяции заражённых особей, которые не способны участвовать в процессах воспроизводства своего вида, увеличивается и внутривидовая конкуренция между здоровыми и инвазированными особями за кормовые ресурсы (Михайлов, Посвятовская, 2004; Михайлов, Метелёв, 2009).

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

## **МЕРЫ РЕГУЛИРОВАНИЯ ПРОМЫСЛА**

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

В период добычи равношипного краба японским флотом (1969–1983 гг.) разрешённые к вылову объёмы квот устанавливались в экземплярах, это

стимулировало флот на поиск и изъятие наиболее крупных самцов. Средняя масса краба в период проведения иностранного промысла составляла 2,1 кг, этой величине в среднем соответствовали самцы размером около 165 мм по ширине карапакса. Система регулирования промысла, действовавшая на тот период лова через выделение разрешённых к вылову объёмов крабов в экземплярах, оказалась достаточно эффективной.

**Промысловая мера** в отношении исследуемого объекта впервые была установлена Приказом Минрыбхоза СССР от 24.11.1980 г. № 524 «Об утверждении Правил рыболовства во внутренних водоёмах Дальнего Востока и Временных правил по сохранению живых ресурсов и регулированию рыболовства в прилегающих к побережью СССР морских районах Тихого и Северного Ледовитого океанов для советских промысловых судов, организаций и граждан» на уровне 110 мм по ширине карапакса. Введение её основывалось на приблизительной границе размера полового созревания крабов-литодид.

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

Биологическое обоснование по увеличению промысловой меры для равношипного краба Северо-Охотоморской подзоны, подготовленное сотрудниками лаборатории промысловых беспозвоночных МагаданНИРО В.И. Михайловым и А.М. Посвятовской, в соответствии с имеющимся регламентом внесения изменений было включено в Правила рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна, утверждённые приказом Минсельхоза России от 01.03.2007 г. № 151. В настоящее время, согласно действующим Правилам рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна, утверждённым приказом Минсельхоза России от 06.05.2022 г. № 285, для равношипного краба Северо-Курильской и Южно-Курильской подзон установлена промысловая мера не менее 150 мм по ширине карапакса, для прочих районов, в том числе и Северо-Охотоморской подзоны, — 130 мм.

**Коэффициент изъятия.** Изменение величины коэффициента изъятия от оцененного промыслового запаса можно отнести к одной из основных и действенных мер регулирования промысла, широко применяемой в том числе при эксплуатации крабов. В первые годы ведения отечественного

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

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

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

**Минимальные суточные объёмы добычи (вылова)** водных биоресурсов на одно судно устанавливаются в соответствии со статьёй 26 Федерального закона от 20.12.2004 г. № 166-ФЗ «О рыболовстве и сохранении водных биологических ресурсов». В основе обозначенного ограничения лежит принцип расчёта максимально допустимого количества судов-суток, необходимого для полного освоения квоты отдельным судном. Данные о периоде лова вместе с данными об объёме вылова вносятся в разрешение на право их добычи. Ограничение времени нахождения судов в районе промысла — один из способов снижения промысловой нагрузки, в том числе и масштаба незаконного вылова ВБР.

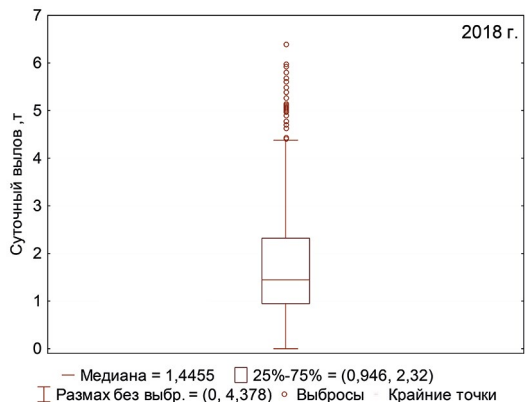
Приказом Минсельхоза России от 27.11.2013 г. № 438 (в ред. приказа Минсельхоза России от 18.05.2017 г. № 244) установлены минимальные суточные объёмы добычи (вылова) ценных видов крабов, в том числе равношипного, на одно судно в пределах Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна. Для краба равношипного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

установлена и для нового рыбопромыслового подрайона — Центральная часть Охотского моря.

Последующий анализ промысловой статистики за период с 2014 по 2018 гг. показал, что наименее эффективными на промысле оказались суда типа СРТМ, суммарный вылов которых превышал 30% от общего вылова равношипного краба в подзоне. Средний суточный вылов судов типа СРТМ составил всего 1,15 т/сут., при этом нижняя граница 95% доверительного интервала оказалась ниже 1,14 т/сут. и составила 1,08 т/сут. Из 425 судосудок промысла судов типа СРТМ уловы ниже 1,14 т/сут. были получены в 55% случаев. В связи с этим, в качестве нижней границы эффективности таких судов можно использовать геометрическое ожидание средней — 0,947 т/сут. Для подтверждения этого значения и получения устойчивой (робастной) оценки математического ожидания уловов для всех типов судов, рассчитали нижнюю границу 25% доверительного интервала медианного значения по данным судовых суточных донесений (далее — ССД) без учёта «зашумлённых» данных на смежных акваториях Северо-Охотоморской подзоны и Западно-Камчатской подзоны, которая составила 0,946 т/сут. (рис. 72).

В соответствии с подготовленным биологическим обоснованием были внесены изменения по величине минимальных суточных уловов в приказ Минсельхоза России от 27 ноября 2013 г. № 438 (с изменениями и дополнениями согласно приказам от 18 мая 2017 г. № 244, от 05 августа 2019 г. № 458, от 29 июня 2020 г. № 349), для равношипного краба Северо-Охотоморской рыбопромысловой подзоны указанный объём составил 0,95 т, для Центральной части Охотского моря величина не изменилась (1,14 т). В приказе Минсельхоза России от 13 мая 2021 г. № 291 все изменения минимальных суточных объёмов добычи (вылова) ценных видов крабов на одно судно в пределах Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна были объединены и действовали в неизменном виде до 1 сентября 2023 г.

Однако необходимость пересмотра минимальных суточных уловов и методики их определения стала обсуждаться всё чаще. При этом установление минимальных суточных уловов позволило, в основном, прекратить практику систематического занижения величин вылова рыбопромысловой статистики (ССД), аккумулированной отраслевой системой мониторинга



**Рис. 72.** Медианная оценка суточных уловов равношипного краба в Северо-Охотоморской подзоне в 2018 г.

Росрыболовства (ФГБУ «Центр системы мониторинга рыболовства и связи»), и повысить достоверность таких данных. В этой связи назрела необходимость разработки актуализированной методики с алгоритмом расчёта минимальных суточных уловов, основанной на использовании рыбопромысловой статистики (ССД) в качестве основного источника информации, а материалы, получаемые при научном наблюдении на промысле, стали использоваться в качестве дополнительного источника данных.

Последние изменения минимальных объёмов добычи (вылова) крабов в сутки на одно судно установлены в приказе Минсельхоза России от 28 марта 2023 г. № 311. Для равношипного краба Северо-Охотоморской рыбопромысловой подзоны указанный объём составляет 0,74 т, для подрайона Центральная часть Охотского моря — 0,59 т. Обозначенные объёмы будут действовать на протяжении 4 лет, до 1 сентября 2027 г.

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

## Заключение

Основная часть популяции равношипого краба в северной части Охотского моря занимает часть материкового склона с глубинами от 280 до 760 м, который в центральной части моря имеет наименьшую крутизну и значительную площадь. Динамика вод способствует образованию многочисленных зон высокой биологической продуктивности, где интенсивное развитие получают организмы всех трофических уровней, создавая равношипому крабу хорошую кормовую базу. Высокую биологическую продуктивность северной половины Охотского моря значительно повышает локальный подъём вод, богатых биогенными элементами, в районе банки Кашеварова, на склонах которой обитает равношипый краб.

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

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

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

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

Зоны размножения характеризовались пятнистым расположением и примыкали к зонам нагула самцов. Половозрелые самки краба образовывали поселения высокой плотности, достигающие на определённых участках максимальной плотности 17121 экз./км<sup>2</sup> (56,5 экз./лов). Подтверждён характер мозаичного типа пространственного распределения скоплений краба с выделением зон преобладания различных размерно-функциональных групп.

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

Среди инвазионных агентов краба наиболее часто встречающимся видом является корнеголовый рак *B. callosus*. Влияние этого паразита на численность хозяев носит опосредованный характер и проявляется в основном в снижении их репродукционного потенциала, поэтому их отношения можно отнести к динамично-равновесным. Однако изъятие здоровых особей в процессе промысла и возвращение в естественную среду в живом виде инвазированных крабов может привести к накоплению заражённых особей в популяции. Следует в дальнейшем при мониторинге состояния популяции краба отслеживать данный показатель, а в случае его неуклонного повышения разработать меры для его снижения.

Промысел равношипого краба в Охотском море ведётся уже на протяжении более полувека. Полученные материалы о пространственной структуре поселений, особенностях его миграций, личочных процессов и воспроизводства, играют существенную роль в регулировании добычи и разработке рекомендаций по рациональному использованию промысловых ресурсов, для долгосрочной и стабильной эксплуатации его запасов. Материалы работы используются при ежегодной разработке



общих допустимых уловов равношипого краба в Северо-Охотморской и Восточно-Сахалинской рыбопромысловых зонах, а также в подрайоне 61.52 Центральная часть Охотского моря. В ходе выполненных исследований определены целевые и граничные ориентиры и разработаны правила регулирования его промысла.

Комплекс своевременно предпринятых мер позволил сохранить запасы равношипого краба на уровне, обеспечивающем в настоящее время широкомасштабный промысел. Основная добыча этого вида в отечественных водах по-прежнему осуществляется в Северо-Охотморской рыбопромысловой зоне, стабилизировавшись на уровне 1,7 тыс. т. Увеличение здесь объёмов вылова равношипого краба возможно (до 2 тыс. т) только в ходе проведения регулярных учётно-ловушечных съёмок с периодичностью раз в три-четыре года или налаженного мониторинга его запасов на промышленном лове. В подрайоне Центральная часть Охотского моря ежегодный вылов равношипого краба в среднем составляет 0,2 тыс. т и увеличение объёмов вылова в обозначенном подрайоне в перспективе также возможно (в 1,5–2 раза).

Добычу равношипого краба предлагается вести на протяжении всего календарного года, равномерно распределяя промысловые усилия на различные участки материкового склона. В районах обитания зрелых самцов промысловую нагрузку можно усилить, в том числе за счёт развития дву-видового промысла с крабами-стригунами. При отсутствии регулярного мониторинга предпочтителен щадящий режим эксплуатации его промысловых запасов.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Настоящая работа не могла быть выполнена в одиночку, и в течение всего времени моей работы в МагаданНИРО, а также над монографией, огромное число людей оказывало мне самую разнообразную помощь. Прежде всего, хочу поблагодарить сотрудников МагаданНИРО, ВНИРО, КамчатНИРО, ТИНРО и многих других, принимавших участие в сборе и обработке материалов в ходе выполнения морских экспедиционных работ на научно-исследовательских и промысловых судах.

Считаю своим приятным долгом выразить искреннюю благодарность директору ФГБНУ «ВНИРО», доктору экономических наук К.В. Колончину за всестороннюю поддержку в процессе реализации научных программ и издание этого труда.

Хочу выразить благодарность директору МагаданНИРО В.И. Михайлову (2003–2010 гг.), в период его работы в институте он посвятил значительный этап своей жизни исследованию равношипного краба и был инициатором многих идей по изучению промысловых беспозвоночных северной части Охотского моря; заведующим лабораторией промысловых беспозвоночных МагаданНИРО: А.В. Горничных (2003–2008 гг.), к.б.н. К.В. Бандурину (2008–2009 гг.), к.б.н. А.Г. Васильеву (2009–2017 гг.) за всестороннюю поддержку и помощь в организации экспедиционных работ.

Особую благодарность хочу выразить А.И. Михайлову, проработавшему долгие годы в управлении «Охотскрыбвод» (г. Магадан) и любезно предоставившему архивные материалы в период добычи равношипного краба японским флотом.

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

Считаю своим долгом поблагодарить администрации рыбопромышленных компаний за помощь в проведении исследований и всестороннюю поддержку. Особенно хочу отметить СП «Маг-Си Интернешнл» и «Тихоокеанская рыбопромышленная компания» (М.Н. Котов, Магадан).

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

Особые слова благодарности выражаю своему научному руководителю д.б.н. М.Г. Карпинскому за ценные критические замечания и рекомендации, сделанные в процессе работы над монографией, а также выразить признательность его супруге Юлии Александровне за гостеприимство и радушие, с которым она встречала меня в период обучения в аспирантуре ВНИРО.

Особо хочется сказать о том терпении, с которым относились супруга Юлия, сын Вадим и дочь Вероника к моей работе и продолжительным экспедициям, зачастую в ущерб семейным делам.



НИС «Зодиак», на котором собран значительный объём материала (год постройки: 1997, Николаевск-на-Амуре; экипаж 25 человек)



КС «Вестерн Энтерпрайс», на котором автор впервые вышел в море для сбора информации при промысле крабов (год постройки: 1980, США, Мосс-Пойнт; экипаж 27 человек; оснащён прямоугольными ловушками «американской» конструкции и рассольным типом заморозки продукции)

## ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Объём материала по равношипому крабу, собранный за период выполнения мониторинга и промышленного лова в северной части Охотского моря

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

Судно	Год	Сроки работ	Район работ	Кол-во био-анализов	Кол-во экз.	Сборщики
КС «Нортерн Энтерпрайс»	1997	27.07–09.09	55°08′-58°07′, 144°34′-153°15′	50	6448	<u>Крылов В.В.</u>
СТР «19 съезд ВЛКСМ»	1998	16.09–12.11	55°08′-56°02′, 143°16′-152°00′	37	3947	Петров В.И.
КС «Атка Энтерпрайс»	1998	19.04–08.09	55°09′-56°43′, 144°18′-148°08′	51	3330	<u>Хованский И.Е.,</u> Фомин А.В.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	1998	02.07–21.10	55°34′-57°09′, 148°12′-151°24′	45	4925	Бандурин К.В., Михайлов В.И., Фомин А.В.
СТР «Иван Ковалёв»	1998	04.05–07.12	55°08′-56°25′, 144°31′-154°08′	44	5326	<u>Тихоступов А.П.,</u> <u>Воронкова Н.И.</u>
СТР «Имчим»	1998	23.04–08.12	55°00′-55°54′, 146°06′-150°14′	42	5256	Ковач Д.В., Плосков Н.А.
КС «Нортерн Энтерпрайс»	1998	11.06–13.09	55°31′-58°19′, 146°40′-153°29′	59	3193	Карасёв А.Н.
СРТМ-К «Антя»	1999	04.11–21.12	55°36′-56°06′, 146°57′-150°04′	29	2936	Путивкин С.В.
КС «Атка Энтерпрайс»	1999	01.08–29.12	55°28′-57°51′, 146°09′-152°11′	35	2399	<u>Михайлов В.И.,</u> <u>Реброва Н.К.</u>
КС «Вестерн Энтерпрайс»	1999	23.10–31.12	55°53′-57°48′, 148°03′-151°35′	5	310	Рой В.И.
СТР «Кратерный»	1999	06.06–02.07	55°16′-56°16′, 146°41′-148°48′	17	1373	Фомин А.В.
СРТМ-К «Тимашевск»	1999	30.06–08.07	57°40′-57°46′, 151°42′-152°35′	4	4	Бандурин К.В.
СТР «Торный»	1999	18.05–29.06	55°12′-55°56′, 143°34′-148°12′	11	988	Полонская Е.Л.
СТР «Труд»	1999	14.12–21.12	55°49′-56°03′, 148°02′-149°33′	4	113	Карпинский М.Г.
КС «Атка Энтерпрайс»	2000	23.11–30.12	55°43′-57°24′, 147°18′-150°44′	7	692	Сафроненков Б.П.
СТР «Торный»	2000	03.09–28.09	55°11′-55°49′, 148°21′-150°10′	24	2889	Васильев А.Г.
КС «Атка Энтерпрайс»	2001	21.06–21.09	55°50′-57°24′, 145°01′-150°41′	49	1854	<u>Реброва Н.К.,</u> Акиничева Е.Г.
СТРМ-К «Байкал»	2001	08.07–28.07	57°21′-57°46′, 151°36′-153°00′	16	33	Посвятовская А.М.
СТР «Важгорск»	2001	14.08–01.09	57°20′-58°04′, 151°38′-153°26′	9	19	Посвятовская А.М.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2001	15.09–16.10	55°48′-56°14′, 148°21′-149°31′	21	603	Пастухов П.Г.
РТМ «Дальокеан-1»	2001	23.05–17.08	55°14′-56°20′, 143°36′-150°50′	63	7397	<u>Михайлов В.И.,</u> <u>Войло В.И.</u>

Судно	Год	Сроки работ	Район работ	Кол-во био-анализов	Кол-во экз.	Сборщики
СТР «Торный»	2001	30.04–20.05	55°26'-56°01', 146°01'-149°01'	20	2327	<u>Тюрнин В.Б.</u>
СТР «19 съезд ВЛКСМ»	2002	17.06–28.06	54°59'-55°36', 144°32'-146°50'	40	623	Посвятовская А.М.
СРТМ-К «Амарамба»	2002	05.10–10.12	57°23'-57°50', 152°37'-152°58'	25	262	Васильев А.Г.
СРТМ-К «Анатолий Лавров»	2002	05.10–27.12	57°15'-57°38', 151°09'-153°24'	48	675	Полонский В.Е.
СРТМ-К «Байкал»	2002	18.09–30.09	57°39'-57°45', 152°44'-152°49'	10	44	Жарникова В.Д.
СТР «Важгорск»	2002	29.05–30.11	56°15'-57°58', 143°03'-153°29'	58	1146	Павлючков Е.В., Карасёв А.Н.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2002	30.07–13.12	55°17'-56°57', 147°44'-152°08'	107	4901	Спехальский А.В.
СРТМ-К «Вилига»	2002	10.11–03.12	55°57'-56°27', 149°13'-149°37'	4	9	Ноздрачёв Е.А.
РТМ «Дальокеан-1»	2002	01.06–19.09	55°04'-56°04', 145°40'-148°45'	88	13028	Михайлов В.И.
СРТМ «Елань»	2002	06.09–17.12	54°38'-57°42', 145°30'-152°45'	17	115	Петров М.В.
СРТМ-К «Залив Ольги»	2002	13.08–18.08	56°17'-57°38', 143°40'-150°57'	9	103	Петров М.В.
СТР «Кратерный»	2002	25.05–12.06	55°22'-55°46', 146°31'-147°10'	17	2229	Васильев А.Г.
КС «Нортерн Энтерпрайс»	2002	29.10–16.12	57°27'-57°37', 150°02'-150°41'	9	31	Родионова А.П.
СРТМ «Пивань»	2002	25.09–25.11	57°28'-57°44', 151°52'-152°40'	15	50	<u>Тюрнин В.Б.</u>
СРТМ-К «Тимашевск»	2002	18.10–31.12	57°20'-57°39', 151°29'-152°59'	28	84	Рашевский А.А.
КС «Атка Энтерпрайс»	2003	07.10–28.12	55°52'-57°28', 144°17'-153°15'	11	86	<u>Реброва Н.К.</u>
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2003	20.10–19.12	55°42'-57°00', 143°34'-151°10'	27	923	Родионова А.П., Карасёв А.Н.
РТМ «Дальокеан-2»	2003	01.09–28.12	55°02'-58°10', 145°11'-155°07'	62	7728	Михайлов А.И., Волобуев М.В., Посвятовская А.М.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2004	04.09–17.12	55°19'-58°12', 147°49'-154°06'	68	3484	Метелёв Е.А., Карасёв А.Н.
РТМ «Дальокеан-1»	2004	01.10–31.12	54°16'-57°55', 147°25'-154°03'	64	4491	Ванюкова Н.С.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2005	02.09–18.12	55°15'-58°07', 144°00'-153°56'	3	174	Пастухов П.Г.

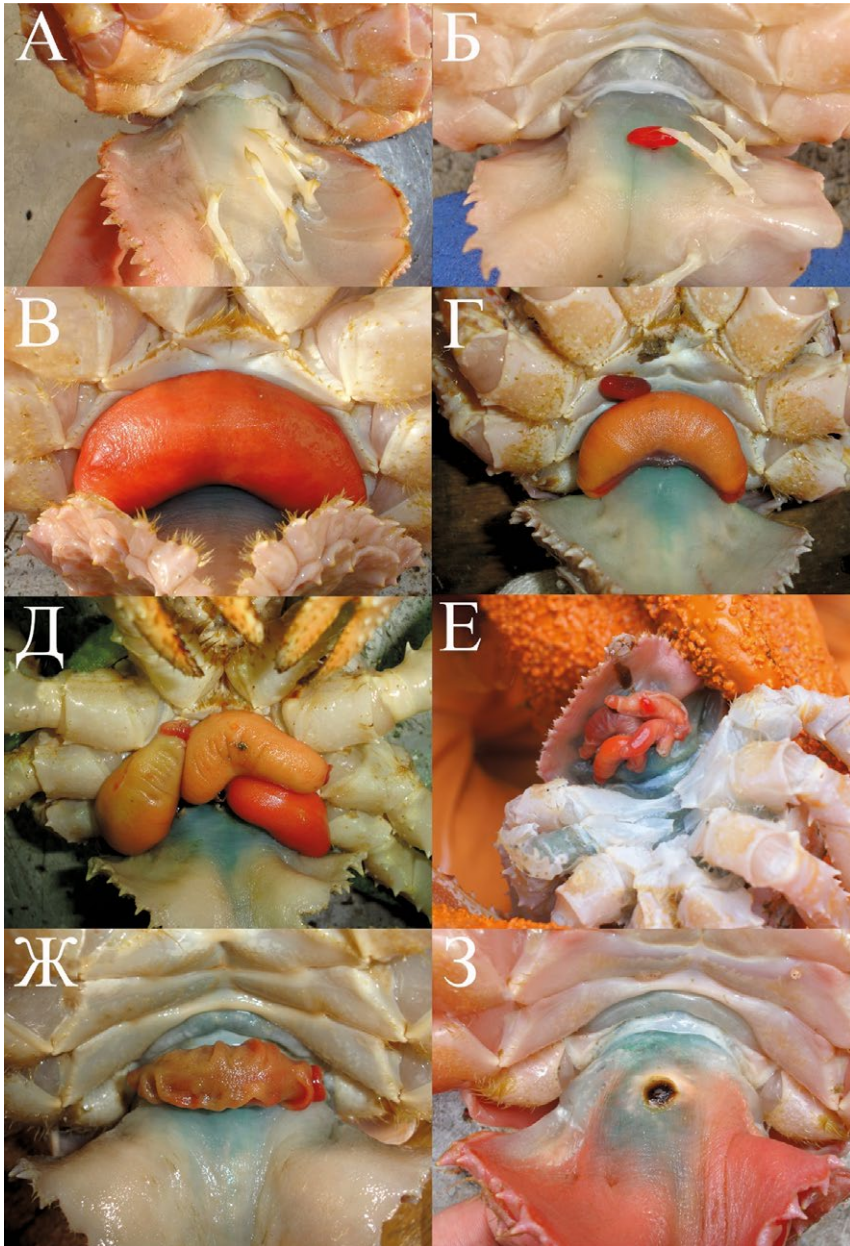
Судно	Год	Сроки работ	Район работ	Кол-во био-анализов	Кол-во экз.	Сборщики
РТМ «Дальокеан-1»	2005	05.09–16.11	55°52'-56°43', 150°03'-151°43'	39	4102	Родионова А.П., Карпинский М.Г.
РТМ «Дальокеан-2»	2005	29.09–31.12	54°47'-57°08', 150°47'-152°24'	45	5049	Ванюкова Н.С.
КС «Норден Винд»	2005	19.11–26.12	55°34'-55°45', 148°00'-148°16'	16	2120	Жарникова В.Д.
СРТМ-К «Афелий»	2006	29.05–05.06	55°47'-55°50', 150°17'-150°23'	3	94	Клинушкин С.В.
РШ «Доброволец»	2006	26.11–27.11	57°59', 153°40'	1	68	Вакатов А.В.
СРТМ-К «Капитан Асауленко»	2006	23.10–16.12	54°44'-55°59', 146°37'-152°05'	17	1522	Шапиро П.Б.
КРПС «Капитан Басов»	2006	25.10–13.12	56°07'-57°12', 154°03'-154°33'	4	422	Еньков А.М.
РШ «Профессор Фролов»	2006	04.11–12.12	57°20'-58°00', 153°24'-155°11'	4	139	Бережной К.Ю.
СТР «Сарань»	2006	05.10–01.12	54°18'-56°34', 143°43'-151°29'	4	391	Зинченко А.Ю.
СТР «Шантар-1»	2006	03.06–09.06	55°31'-55°44', 148°39'-149°10'	5	455	Розя М.К.
СРТМ-К «Капитан Асауленко»	2007	06.08–15.12	54°28'-55°58', 146°56'-152°50'	34	2946	Шапиро П.Б.
РШ «Доброволец»	2007	18.09–12.12	54°22'-56°00', 149°55'-153°13'	40	4689	Михайлов А.И., Григоров В.Г.
СТР «Сарань»	2007	04.06–29.06	55°09'-56°04', 150°13'-152°04'	16	1671	Витвер А.А.
СТР «Святогор»	2007	26.11–29.12	54°25'-55°23', 150°01'-151°51'	9	1003	Еньков А.М.
СТР «Шантар-1»	2007	21.04–28.04	57°40'-57°42', 154°26'-154°33'	4	502	Розя М.К.
СТР «Шипунский»	2007	12.04–08.06	55°51'-56°07', 149°47'-150°55'	5	109	Мушаев А.М.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2008	16.09–08.12	55°13'-56°41', 142°07'-146°39'	46	3584	Прикоки О.В.
РШ «Доброволец»	2008	15.03–15.12	54°19'-57°40', 145°35'-152°55'	48	3233	Еньков А.М., Михайлов А.И., Прикоки О.В.
СТР «Стрежевой»	2008	14.04–29.05	55°07'-56°43', 144°31'-145°30'	8	58	Григоров В.Г.
СТР «Шантар-1»	2008	04.01–13.04	54°37'-57°43', 148°01'-154°32'	26	2907	Розя М.К.
СТР «Шипунский»	2008	15.11–14.12	58°12'-58°19', 154°29'-155°05'	13	44	Поспехов В.В.
КС «Вестерн Энтерпрайс»	2009	07.08–06.12	55°39'-56°46', 144°01'-148°55'	22	1476	Карасёв А.Н., Григоров В.Г.

Судно	Год	Сроки работ	Район работ	Кол-во био-анализов	Кол-во экз.	Сборщики
РШ «Доброволец»	2009	25.07–09.10	55°53'-57°54', 149°28'-152°02'	52	4382	Метелёв Е.А.
СТР «Шантар-1»	2009	22.02–31.05	54°19'-57°22', 148°10'-154°49'	30	2255	Клинушкин С.В.
КС «Вестерн Энтерпрайз»	2010	04.12–20.12	55°34'-58°39', 149°57'-153°28'	3	261	Клинушкин С.В.
СТР «Инженер Фаустов»	2010	21.03–18.09	54°51'-57°27', 149°57'-152°04'	5	586	Еньков А.М.
СТР «Шантар-1»	2010	05.04–30.12	54°37'-56°17', 144°10'-150°24'	85	6805	Метелёв Е.А., Клинушкин С.В.
СТР «Гефест»	2011	30.03–30.08	54°29'-58°03', 144°03'-153°32'	86	8530	Еньков А.М.
СТР «Гефест»	2012	25.04–14.09	55°07'-56°01', 145°20'-148°53'	45	5175	Еньков А.М.
СТР «Гефест»	2013	14.03–01.12	55°07'-55°52', 144°15'-148°51'	25	2450	Смилянский И.К.
РШ «Стригун»	2014	29.03–29.12	55°08'-58°30', 145°01'-156°20'	45	4002	Данилов В.С.
КС «Ивнинг Стар»	2015	24.02–10.03	56°25'-56°50', 150°56'-153°29'	10	112	Метелёв Е.А.
РШ «Демис»	2017	01.12–15.12	55°18'-55°23', 149°41'-149°45'	3	282	Пунчина Е.В.
<b>Всего: 92 рейса</b>				<b>3028</b>	<b>271170</b>	



## ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Разнообразные стадии развития корнеголового рака *B. callosus* в теле равношипового краба и с различным количеством эктосом паразита

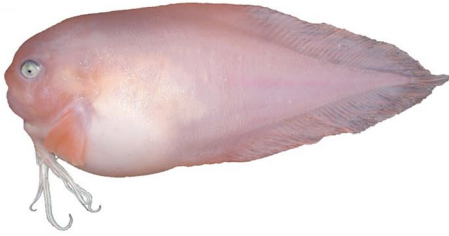


А — интерна паразита видна через покровы, Б — зачаток экстерны паразита, В — зрелая экстерна, Г, Д, Е — различное количество экстерн, Ж — произошёл выпуск личинок паразита, З — след от ранее прикреплённой экстерны паразита

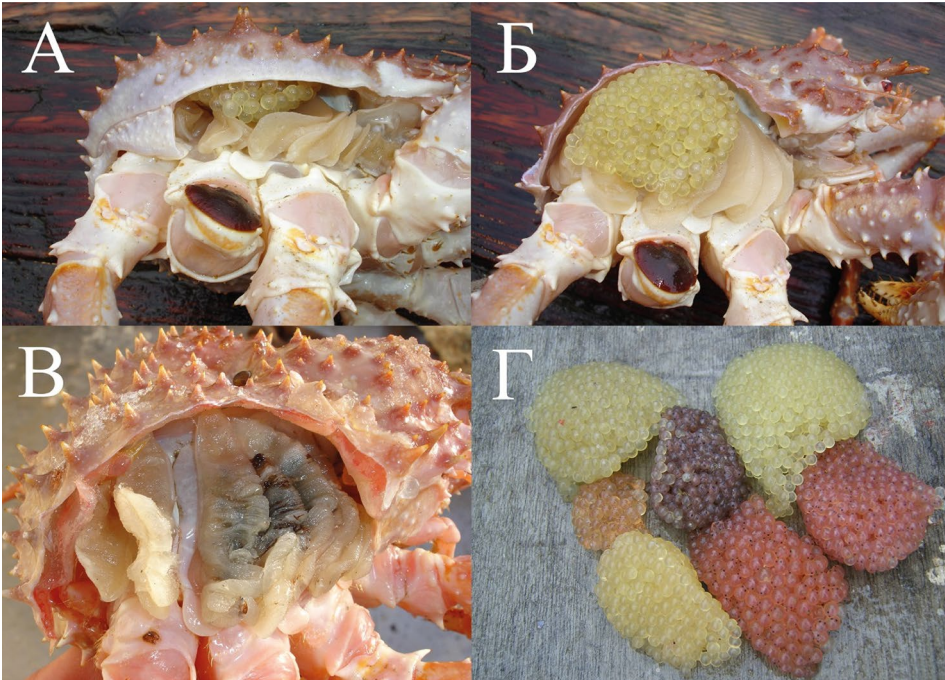
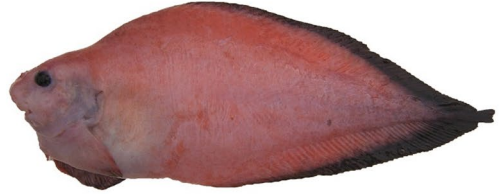
### ПРИЛОЖЕНИЕ 3

Наиболее массовые виды рыб семейства *Liparidae*, встречаемые в лодушечных сборах совместно с равношипым крабом

*Careproctus rastrinus* Gilbert & Burke, 1912



*Careproctus furcellus* Gilbert & Burke, 1912



А, Б — кладка икры рыб семейства *Liparidae* в околожаберной полости равношипного краба; В — некроз жаберных лепестков краба под кладкой икры рыб семейства *Liparidae*; Г — кладки икры рыб семейства *Liparidae* на различных стадиях развития, извлечённых у равношипного краба

## ПРИЛОЖЕНИЕ 4

### Различные стадии личиночного цикла равношипового краба



А

Б



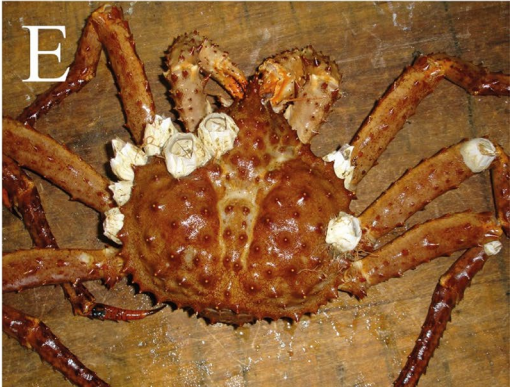
В



Г



Д

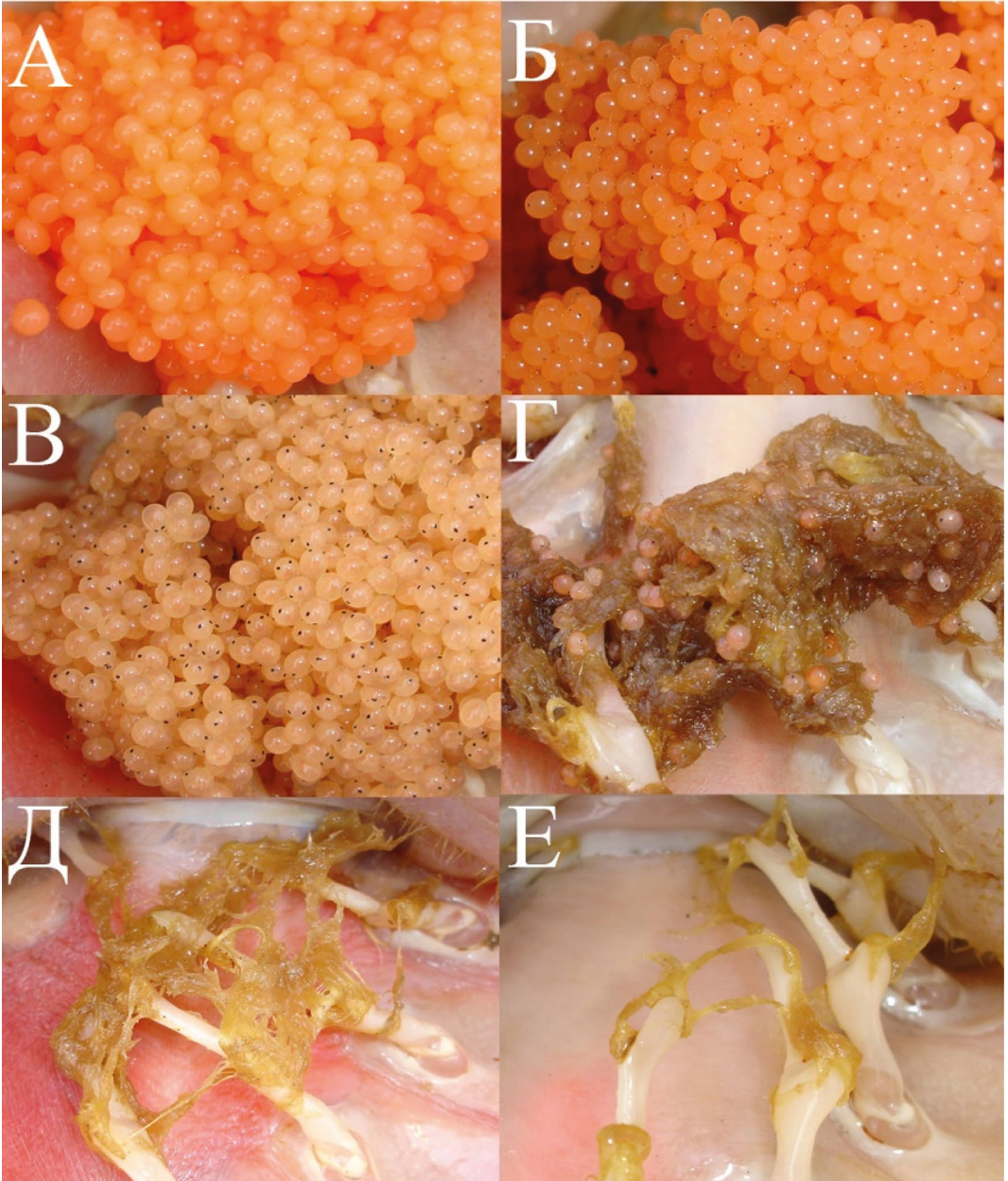


Е

А — линяющий краб (1 СЛЦ); Б — вид клешни краба на 2 СЛЦ; В — вид клешни краба на 3 ранней СЛЦ; Г — вид клешни краба на 3 средней СЛЦ; Д — вид клешни краба на 3 поздней СЛЦ, Е — предличинная стадия

## ПРИЛОЖЕНИЕ 5

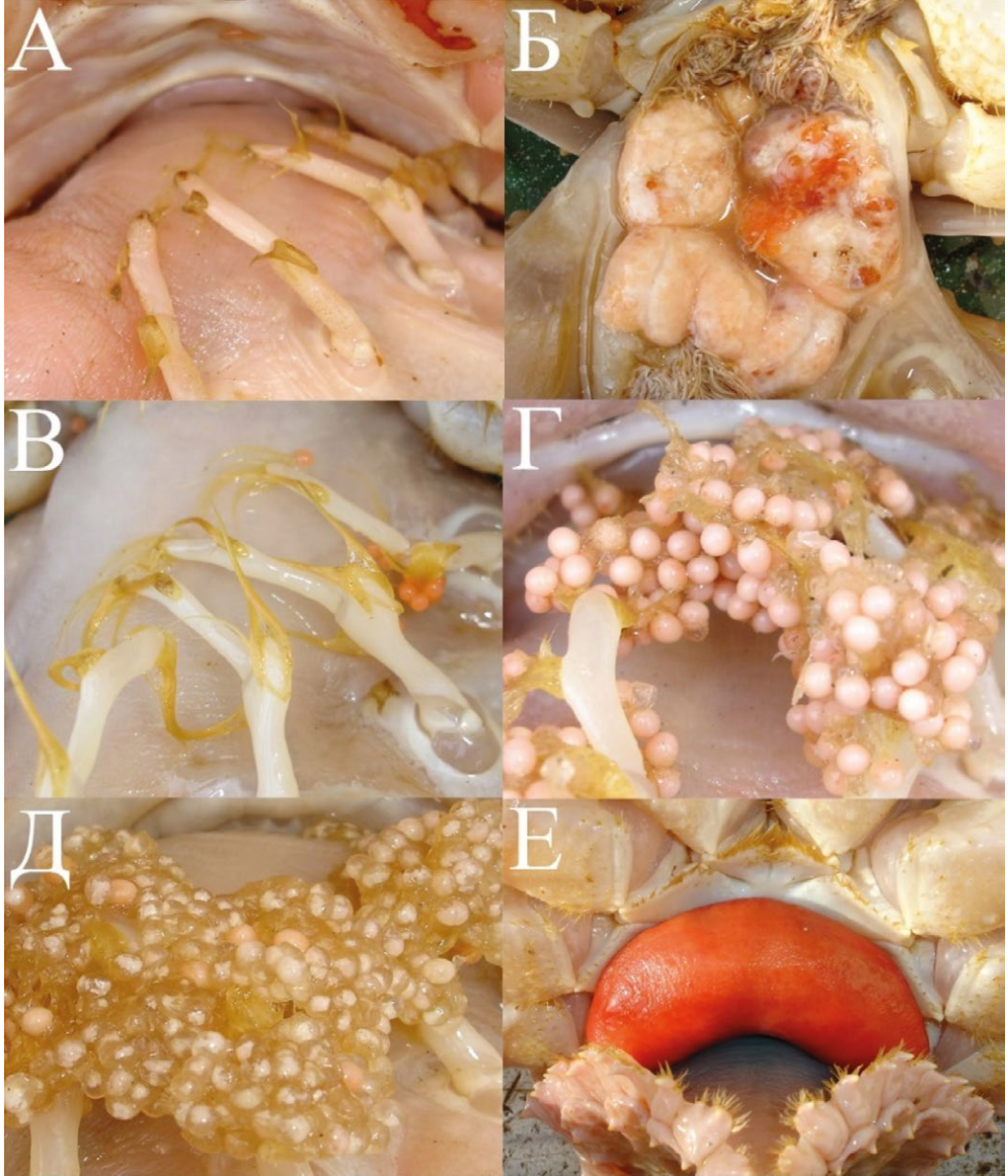
### Различные стадии нерестового цикла самок равношипого краба



А — яйца новые; Б — яйца с глазками; В — яйца с развитыми эмбрионами; Г — выпущена часть личинок; Д — все личинки выпущены; Е — межнерестовая стадия

## ПРИЛОЖЕНИЕ 6

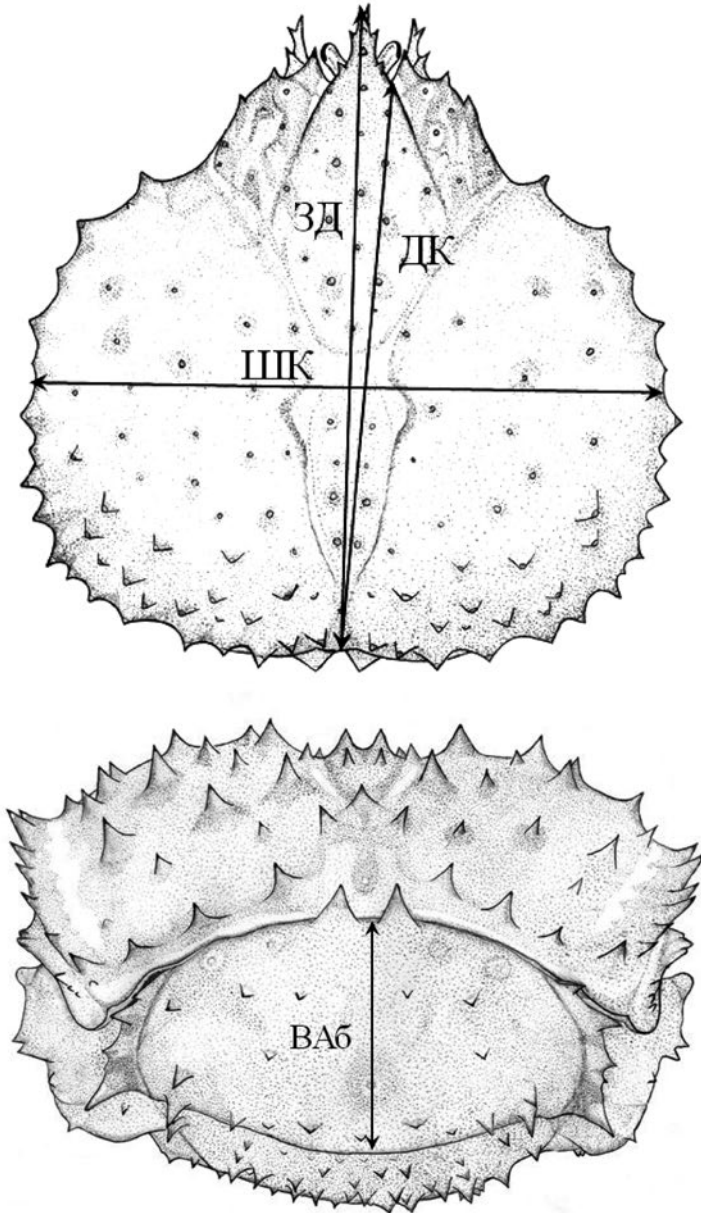
Различные состояния самок равношипового краба, при которых они не давали потомства в текущем или последующих нерестовых циклах (в некоторых случаях — частично)



А — неполовозрелая самка; Б — яловая самка (резорбция ооцитов), В — яйца осыпались; Г — часть ооцитов не оплодотворилась; Д — эмбрионы погибли; Е — инвазия корнотелеганного рака *B. callosus* (паразитическая кастрация)

## ПРИЛОЖЕНИЕ 7

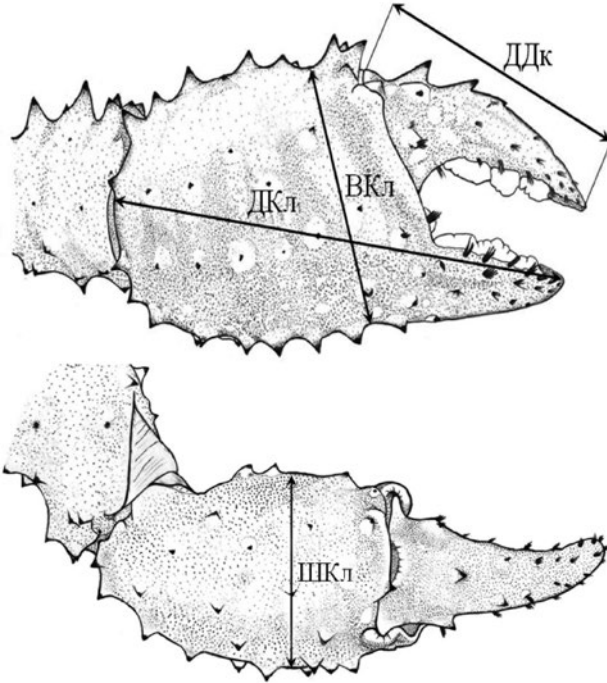
Схема измерения карапакса и абдомена равношипого краба при морфометрическом анализе



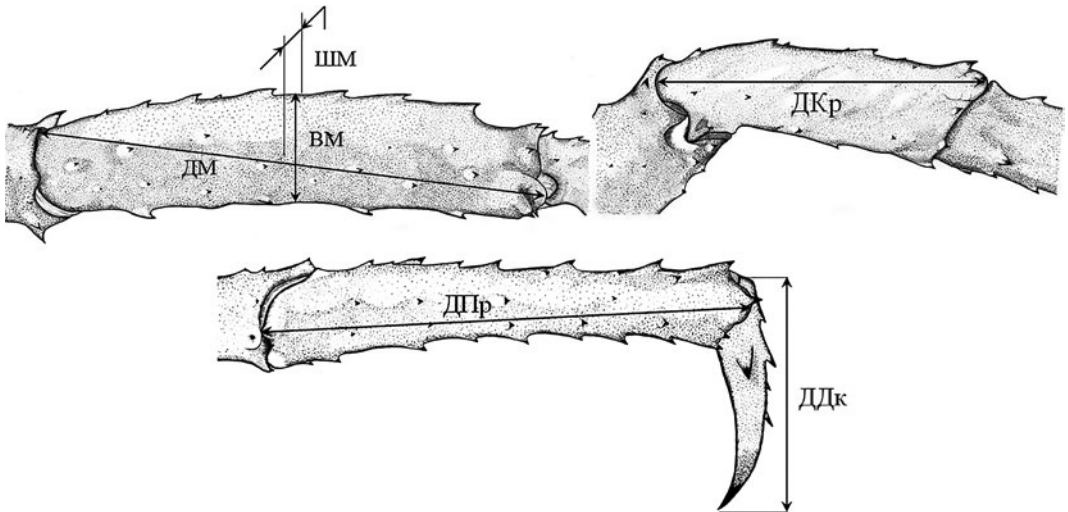
ШК — ширина; ДК — длина; ЗД — зоологическая длина с рострумом; ВАб — высота абдомена

## ПРИЛОЖЕНИЕ 8

Схема измерения клешни и ходильных конечностей равношипового краба при морфометрическом анализе



ВКл — высота; ДКл — длина; ШКл — ширина; ДДк — длина дактилоподита



ДМ — длина меруса; ВМ — высота меруса; ШМ — ширина меруса; ДКр — длина карпуса;  
ДПр — длина проподита; ДДк — длина дактилоподита

## Литература

- Агатова А.И., Лапина Н.М. 1996. Оценка скоростей деструкционных процессов в водах Охотского моря // *Океанология*. Т. 36, № 4. С. 543–549.
- Агатова А.И., Лапина Н.М. 1997. Скорости роста преобразования органического вещества и регенерации биогенных элементов в водах Охотского моря // *Комплексные исследования экосистемы Охотского моря*. М.: ВНИРО. С. 134–143.
- Андреев В.Л., Решетников Ю.С. 1977. Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сига *Coregonus lavaretus* (L.) методами многомерного статистического анализа // *Вопросы ихтиологии*. Т. 17. Вып. 5. С. 862–878.
- Аносов С.Е. 2012. Иллюстрированный определитель Decapoda Атлантического сектора Антарктики и прилегающих вод. М.: ВНИРО. 90 с.
- Анохина Л.Е. 1969. Закономерности изменения плодовитости рыб. М.: Наука. 295 с.
- Аржанова Н.В., Забуревич В.Л. 1997а. Химическая основа биопродуктивности Охотского моря // *Комплексные исследования экосистемы Охотского моря*. М.: ВНИРО. С. 86–92.
- Аржанова Н.В., Забуревич В.Л. 1997б. Сезонные изменения биогенных элементов в Охотском море как основа для оценки продуктивности фитопланктона // *Комплексные исследования экосистемы Охотского моря*. М.: ВНИРО. С. 92–97.
- Астахов А.С., Леонова Т.Д., Старичевский А.С., Сибекина Н.М. 1998. Физико-географический очерк // *Гидрометеорология и гидрохимия морей*. СПб.: Гидрометеиздат. Охотское море. Т. 9. Вып. 1. С. 6–24.
- Афанасьев Н.Н., Михайлов В.И., Карасёв А.Н., Горничных А.В., Бандурин К.В., Фомин А.В. 1998. Состояние запасов равношипного краба в северной части Охотского моря и проблемы их рационального использования // *Расширенные тез. докл. регион. науч. конф. «Северо-Восток России: прошлое, настоящее, будущее»* (г. Магадан, 31 марта — 2 апреля 1998 г.). С. 127–129.
- Афанасьев Н.Н., Фомин А.В., Карасёв А.Н. 2000. Перспективы двувидового промысла равношипного краба и краба-стригуна опилио в северной части Охотского моря // *Вопросы рыболовства*. Т. 1. С. 121–125.



- Бабаян В.К. 2000. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ). М.: ВНИРО. 192 с.
- Бандурин К.В., Карпинский М.Г. 2015. Креветки северной части Охотского моря. М.: ВНИРО. 214 с.
- Безруков П.Л. 1960. Донные отложения Охотского моря // Тр. ИО АН СССР. Т. 32. С. 15–95.
- Бизиков В.А., Гончаров С.М., Поляков А.В. 2007. Географическая информационная система «КартМастер» // Рыбное хозяйство. 2007. № 1. С. 96–99.
- Бирштейн Я.А., Виноградов Л.Г. 1972. Крабоиды (Decapoda, Anomura, Lithodidae) Атлантического сектора Антарктики, южной Америки и Южной Африки // Зоологический журнал. Т. LI. Вып. 3. С. 351–363.
- Бирштейн Я.А., Виноградов Л.Г. 1967. Нахождение *Paralomis spectabilis* Hansen (Crustacea, Decapoda Anomura) в Антарктике // Исследования фауны морей. Результаты биологических исследований советской антарктической экспедиции (1955–1958 гг.). Л.: Наука. Т. 4(12). Вып. 3. С. 381–388.
- Борец Л.А. 1990. Состав и обилие рыб в донных ихтиоценах шельфа северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. 1990. Т. 111. С. 162–171.
- Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО-Центр. 217 с.
- Боровиков В.П., Боровиков И.П. 1998. Statistica Статистический анализ и обработка данных в среде Windows. М.: Филинь. 608 с.
- Буруковский Р.Н. 2009. Питание и пищевые взаимоотношения креветок. Калининград: ФГОУ ВПО «КГТУ». 408 с.
- Буяновский А.И. 2004. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных. М.: ВНИРО. 306 с.
- Буяновский А.И. 2005. Функциональная структура популяций морских донных беспозвоночных. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: Изд-во ВНИРО. 43 с.
- Васильев А.Г. 2009. О перспективах возобновления промышленного лова равношипного краба в районе банки Кашеварова // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сборник научных трудов. Магадан: МагаданНИРО. Вып. 3. С. 50–53.
- Васильев А.Г., Метелёв Е.А., Вакатов А.В. 2012. К вопросу оптимизации промысла равношипного краба // Рыбное хозяйство. № 6. С. 50–53.
- Виноградов Л.Г. 1941. Камчатский краб. Владивосток: ТИНРО. 94 с.
- Виноградов Л.Г. 1947. Десятиногие ракообразные Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 25. С. 67–124.
- Виноградов Л.Г. 1950. Определитель креветок, раков и крабов Дальнего Востока // Известия ТИНРО. Т. 33. С. 179–358.
- Глебов И.И., Раклистова М.М., Зуев М.А., Хоружий А.А., Юферов С.В., Малухин А.А., Каунников С.П., Пономарев С.С., Мальцев И.В., Пагоцкий А.С., Слабинский А.М., Зотов А.Е., Колосов С.В., Матвеев В.И., Повесьма А.В., Субботин С.Н. 2009. Эколого-биологическая характеристика и современное состояние запасов тихоокеанской сельди, донных рыб и беспозвоночных се-

- верной части Охотского моря / Отчёт о НИР. Архив № 26795. Владивосток: ТИНРО-Центр. 145 с.
- Горбатенко К.М. 1997. Состав, структура и динамика планктона Охотского моря: Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО. 255 с.
- Грузевич А.К., Аржанова Н.В., Сапожников В.В. 1997. Мезомасштабные вихри над шельфом и материковым склоном и их влияние на формирование гидрохимической структуры Охотского моря // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: ВНИРО. С. 79–86.
- Добровольский А.Д., Залогин Б.С. 1982. Моря СССР. М.: МГУ. 192 с.
- Долганов В.Н., Волошко Д., Горшков А.В., Дудник Ю.И., Ендальцев В., Жуков С.Т., Зеленцов С.Я., Каменев О., Кукулевский Н.Б., Лукин В.И., Напазаков В.В., Низяев С.А., Стяжкин С. 1989. Отчёт о научно-поисковых работах, выполненных в апреле — сентябре 1989 г. в Охотском море и у Курильских островов. Владивосток: Архив ТИНРО-Центра № 20914. 210 с.
- Долженков В.Н., Жигалов И.А. 2001. Особенности распределения крабов *Chionoecetes opilio*, *Lithodes aequispina*, *Paralithodes platypus* (Crustacea: Decapoda) и гидрологические условия их обитания на материковом склоне северо-восточной части Охотского моря в летний период // Известия ТИНРО. Т. 128. С. 611–619.
- Дулупова Е.П. 2002. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей // Владивосток: ТИНРО-Центр. 273 с.
- Живоглядова Л.А. 2004. О состоянии запасов и влиянии промысла на группировку равношипного краба банки Кашеварова // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов Сахалино-Курильского региона и сопредельных акваторий. Тр. СахНИРО. Т. 6. С. 227–238.
- Живоглядова Л.А. 2005. Питание равношипного краба *Lithodes aequispinus*, Benedict северо-западной части Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 143. С. 196–202.
- Живоглядова Л.А. 2006. Результаты мечения равношипного краба *Lithodes aequispinus* (Benedict) у островов Курильской гряды // Тез. докл. VII Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова) (г. Мурманск, 9–13 октября 2006 г.). М.: ВНИРО. С. 77–79.
- Жигалов И.А. 2005. Характеристика и особенности океанологических условий североохотоморского шельфа осенью 2004 г. // Известия ТИНРО. Т. 142. С. 203–213.
- Жигалов И.А., Матвеев В.И. 1992. Пространственная структура поверхностных вод Охотского моря // Океанологические основы биологической продуктивности северо-западной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО. С. 40–45.
- Журавлёв В.М., Крылов В.В. 1998. Оценка состояния популяции равношипного краба // Рыбное хозяйство. № 3. С. 44–45.
- Журавлёв В.М., Крылов В.В. 2001. Материалы к биологии равношипного краба (*Lithodes aequispina* Benedict) Охотского моря // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России: Сборник научных трудов. М.: ВНИРО. С. 140–147.
- Зенкевич Л.А. 1963. Биология морей СССР. М.: АН СССР. 739 с.

- Иванов Б.Г. 2001. Потери ног у крабов (Crustacea, Decapoda: Brachyura Majidae, Anomura Lithodidae) в западной части Берингова моря // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. М.: ВНИРО. С. 180–205.
- Иванов А.В., Стрелков А.А. 1949. Промысловые беспозвоночные дальневосточных морей. Описание строения и атлас анатомии. Владивосток: Приморское краевое издательство. 104 с.
- Иванков В.Н. 1974. К методике определения плодовитости пойкилотермных животных // Гидробиологический журнал. Т. 10. Ч. 1. С. 99–102.
- Иоганзен Б.Г. 1955. Плодовитость рыб и определяющие её факторы // Вопросы ихтиологии. Вып. 3. С. 57–68.
- Карасёв А.Н. 2014. Краб-стригун опилио северной части Охотского моря (особенности биологии, запасы, промысел). Магадан: МагаданНИРО. 194 с.
- Карасёв А.Н., Карпинский М.Г. 2018. Пространственное распределение и функциональная структура ареала краба-стригуна опилио в северной части Охотского моря // Труды ВНИРО. Т. 172. С. 27–48.
- Карпушин М.А., Сапожников В.В., Толмачёв Д.О. 1996. Гидрохимическая структура вод над банкой Кашеварова и вертикальные потоки биогенных элементов // Океанология. Т. 36, № 6. С. 868–874.
- Карпушин М.А., Сапожников В.В., Толмачёв Д.О. 1997. Подъём вод над банкой Кашеварова и его влияние на вынос биогенных элементов в эвфотический слой // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: ВНИРО. С. 29–35.
- Клитин А.К. 1993. Равношипый краб // Промысловые рыбы, беспозвоночные и водоросли морских вод Сахалина и Курильских островов. Южно-Сахалинск: Дальневосточное книжное изд-во. С. 29–30.
- Клитин А.К. 2003. Камчатский краб (*Paralithodes camtschaticus*) у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала. М.: Нацрыбресурсы. 248 с.
- Клитин А.К. 2006. О питании трёх видов дальневосточных крабоидов (Anomura, Lithodidae) у Южных Курильских островов // Тез. докл. VII Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова) (г. Мурманск, 9–13 октября 2006 г.). М.: ВНИРО. С. 80–82.
- Клитин А.К., Живоглядова Л.А. 2006. Геоморфология батиали и пространственная структура поселений равношипого краба (*Lithodes aequispinus*) в Охотском море // Тез. докл. VII Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова) (г. Мурманск, 9–13 октября 2006 г.). М.: ВНИРО. С. 82–85.
- Клитин А.К., Живоглядова Л.А. 2007. О роли подводного рельефа в формировании пространственной структуры поселений равношипого краба (*Lithodes aequispinus*) в Охотском море // Тр. ВНИРО. Т. 147. С. 56–72.
- Клитин А.К., Низяев С.А. 1999. Особенности распространения и жизненной стратегии некоторых промысловых видов дальневосточных крабоидов в районе Курильских островов // Биология моря. Т. 25, № 3. С. 221–228.
- Ковшов В.А., Синюрин Ю.Н. 1982. Постоянное разряжение ледового покрова в открытых районах Охотского моря // Метеорология и гидрохимия. 1982. № 11. С. 76–81.

- Конвенция ООН по морскому праву 1982 года [Электронный ресурс]:  
Официальный сайт ООН. Раздел «Конвенции и Соглашения» URL: [http://www.un.org/ru/documents/decl\\_conv/conventions/lawsea.shtml](http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/lawsea.shtml).
- Крындин А.Н. 1964. Сезонные и межгодовые изменения ледовитости и положение кромки льда на дальневосточных морях // Тр. ГОИН. Вып. 71. С. 5–82.
- Кузьмина Н.П., Скляров В.Е. 1984. Дрейфующий лёд как трассёр при исследовании особенностей циркуляции вод окраинных морей // Исследование Земли из Космоса. № 1. С. 16–25.
- Кун М.С. 1975. Зоопланктон дальневосточных морей. М.: Пищ. промышленность. 148 с.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высшая школа. 351 с.
- Леонов А.К. 1960. Региональная океанография. Ч. 1. Л.: Гидрометеиздат. 766 с.
- Лубны-Герцык Е.А. 1959. Состав и распределение зоопланктона в Охотском море // Тр. ИО АН СССР. Т. 30. С. 68–99.
- Лучин В.А. 1998. Непериодические течения // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 9. Охотское море. Вып. 1. СПб.: Гидрометеиздат. С. 233–256.
- Лучин В.А., Моторыкина Т.С., Матвеев В.И. 1993. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Охотское море. СПб.: Гидрометеиздат. Т. 9. Вып. 2. С. 56–77.
- Лучин В.А., Фигуркин А.Л., Жигалов И.А. 1998. Гидрологические условия банки Кашеварова // Известия ТИНРО. Т. 124. С. 734–746.
- Лысенко В.Н., Селин Н.И. 2001. Аутотомия и регенерация конечностей у самцов камчатского краба *Paralithodes camtschatica* (Decapoda, Lithodidae) из Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 128. С. 690–696.
- Макаров В.В. 1938. Фауна СССР // Ракообразные. Том X. Вып. 3. Anomura. М.-Л.: Изд-во АН. 324 с.
- Макаров Р.Р. 1969. Распределение планктона у западного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. Т. 65. С. 216–222.
- Маркина Н.П., Чернявский В.И. 1984. Количественное распределение планктона и бентоса в Охотском море // Известия ТИНРО. Т. 109. С. 109–119.
- Марченков А.В. 2001. Особенности паразитизма веслоногих и корнеголовых раков // Паразитология. Т. 35. Вып. 2. С. 89–97.
- Мельник А.М., Метелёв Е.А. 2012. Современные проблемы и перспективы двувидового промысла краба-стригуна опилио и равношипного краба в северной части Охотского моря // Отчётная сессия ФГУП «МагаданНИРО» по результатам научных исследований 2011 г.: материалы докладов; Магадан: МагаданНИРО. С. 59–62.
- Мельник А.М., Абаев А.Д., Васильев А.Г., Клинушкин С.В., Метелёв Е.А. 2014. Крабы и крабоиды северной части Охотского моря. Магадан: МагаданНИРО. 198 с.
- Метелёв Е.А., Мельник А.М. 2009. Заражённость крабов-литодид корнеголовым ракообразным *Briarosaccus callosus* на акватории банки Кашеварова северной части Охотского моря // Чтения памяти акад. К.В. Симакова: тез. докл. Всерос. конф. (г. Магадан, 25–27 ноября 2009 г.). Магадан: СВНД ДВО РАН. С. 185–186.

- Метелёв Е.А. 2010. Мечение равношипого краба *Lithodes aequispinus* (Benedict) в северной части Охотского моря: первые результаты // Вопросы рыболовства. Т. 11, № 2(42). С. 225–231.
- Метелёв Е.А. 2011а. К вопросу о возобновлении промышленного лова равношипого краба на акватории банки Кашеварова в северной части Охотского моря // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование: матер. II Всерос. науч.-практ. конф. (г. Петропавловск-Камчатский, 15–18 марта 2011 г.). Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. С. 196–198.
- Метелёв Е.А. 2011б. Результаты наблюдений за поведением молоди равношипого краба *Lithodes aequispinus* в северной части Охотского моря // Тез. докл. Дальневосточ. регион. конф. (г. Магадан, 22–24 ноября 2011 г.). Магадан: СВНД ДВО РАН. С. 144.
- Метелёв Е.А. 2012а. Новые данные о миграциях равношипого краба в северной части Охотского моря // Отчётная сессия ФГУП «МагаданНИРО» по результатам научных исследований 2011 г.: материалы докладов; Магадан: МагаданНИРО. С. 63–66.
- Метелёв Е.А. 2012б. Об уровне травмированности равношипого краба *Lithodes aequispinus* в северной части Охотского моря // Вопросы рыболовства. Т. 13. № 2(50). С. 307–319.
- Метелёв Е.А. 2014. Размер половозрелости равношипого краба *Lithodes aequispinus* северной части Охотского моря // Отчётная сессия ФГУП «МагаданНИРО» по результатам научных исследований 2013 г.: материалы докладов; Магадан: МагаданНИРО. С. 112–115.
- Метелёв Е.А., Марченко С.Л. 2011. Влияние паразитарной инвазии корнеголового ракообразного *Briarosaccus callosus* (Boschma) на морфооблик равношипого краба *Lithodes aequispinus* (Benedict) // Мат. I Межд. науч.-практ. Интернет-конф. Современные научно-практические достижения в морфологии животного мира. Брянск: БГУ. С. 36–41.
- Метелёв Е.А., Мельник А.М. 2012. К вопросу двувидового промысла крабов: проблемы и перспективы промысла равношипого краба и краба-стригуна опилио в северной части Охотского моря // Тез. докл. XI Всерос. конф. по проблемам рыбопромыслового прогнозирования (г. Мурманск, 22–24 мая 2012 г.) [Электронный ресурс] / ПИНРО. Мурманск: ПИНРО. электрон. опт. диск (CD-ROM). [2 с.].
- Метелёв Е.А., Рязанова Т.В. 2013. Некоторые паразиты равношипого краба *Lithodes aequispinus* северной части Охотского моря // Отчётная сессия ФГУП «МагаданНИРО» по результатам научных исследований 2012 г.: материалы докладов. Магадан: МагаданНИРО. С. 97–100.
- Метелёв Е.А., Абаев А.Д., Клинушкин С.В., Васильев А.Г. 2017. Распределение и численность промысловых видов крабов в центральной части Охотского моря // Тр. ВНИРО. Т. 165. С. 3–12.
- Метелёв Е.А., Черниенко И.С. 2021. Параметры уравнений группового роста равношипого краба *Lithodes aequispinus* северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 201. Вып. 1. С. 102–111.

- Метелёв Е.А., Григоров В.Г., Смирнов А.А., Щербакова Ю.А. 2023. Состояние запасов и перспективы промысла крабов в подрайоне Центральная часть Охотского моря // Рыбное хозяйство. № 4. С. 15–21.
- Методическое пособие по изучению питания рыб в естественных условиях. М.: Наука. 1974. 254 с.
- Михайлов В.И. 1990. Руководство по определению фитопланктона Охотского моря. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 45 с.
- Михайлов В.И., Бандурин К.В., Горничных А.В., Карасёв А.Н. 2003. Промысловые беспозвоночные шельфа и материкового склона северной части Охотского моря. Магадан: МагаданНИРО. 284 с.
- Михайлов А.И., Овсянников В.П. 1984. Запасы равношипного краба Охотского моря // Рыбное хозяйство. № 11. С. 24–25.
- Михайлов В.И., Метелёв Е.А. 2009. Равношипый краб *Lithodes aequispinus* северной части Охотского моря и влияние паразитарной кастрации на состояние его популяции // Вопросы рыболовства. Т. 10, № 2(38). С. 304–314.
- Михайлов В.И., Посвятовская А.М. 2004. Заражённость равношипного краба паразитом *Briarosaccus callosus*: пути решения этой проблемы // Рыбное хозяйство. № 5. С. 50–53.
- Мордасова Н.В., Метревели М.П. 1997. Фитопигменты в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: ВНИРО. С. 199–205.
- Морошкин К.В. 1964. Новая схема поверхностных течений Охотского моря // Океанология. Т. 4, Вып. 4. С. 641–643.
- Морошкин К.В. 1966. Водные массы Охотского моря. М.: Наука. 67 с.
- Надточий В.А., Чучукало В.И., Кобликов В.Н. 1998. Характеристика питания камчатского (*Paralithodes camtschatica*) и равношипного (*Lithodes aequispina*) крабов на юге западнокамчатского шельфа в летний период // Известия ТИНРО. Т. 124. С. 651–657.
- Налетова И.А., Сапожников В.В., Метревели М.П. 1997. Особенности распределения первичной продукции в летний период и оценка суммарной продукции в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: ВНИРО. С. 98–103.
- Науменко Н.И. 2001. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока / Н.И. Науменко. Петропавловск-Камчатский. 330 с
- Низяев С.А. 1992. Распределение и численность глубоководных крабов Охотского моря // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. М.: ВНИРО. С. 26–37.
- Низяев С.А. 2002а. Особенности протекания линьки и нереста у равношипного краба (*Lithodes aequispinus*) Курильских островов // VI Всеросс. конф. по промысловым беспозвоночным. (г. Калининград, п. Лесное, 3–6 сентября 2002 г.). Тез. докл. М.: ВНИРО. С. 54–56.
- Низяев С.А. 2002б. Плодовитость равношипного краба (*Lithodes aequispinus*) Курильской гряды // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов Сахалино-Курильского региона и сопредельных акваторий. Южно-Сахалинск: СахНИРО. С. 192–201.

- Низяев С.А. 2005. Биология равношипного краба *Lithodes aequispinus* Benedict у островов Курильской гряды. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 176 с.
- Низяев С.А., Клитин А.К. 2002. Пространственная структура поселений равношипного краба (*Lithodes aequispinus*) Курильских островов // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов Сахалино-Курильского региона и сопредельных акваторий. Южно-Сахалинск: СахНИРО. С. 173–191.
- Низяев С.А., Букин С.Д., Клитин А.К., Первеева Е.Р., Абрамова Е.В., Крутченко А.А. 2006. Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 114 с.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. промышленность. 447 с.
- Павлючков В.А. 1987. Макрозообентос североооотоморского шельфа и верхней части склона. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 20 с.
- Пинчуков М.А. 2007. Утрата конечностей камчатским крабом в Баренцевом море в 2001–2006 годах // Морские промысловые беспозвоночные и водоросли: биология и промысел. М.: ВНИРО. Т. 147. С. 131–143.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: МГУ. 367 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность. 375 с.
- Радченко Я.Г. Васильев А.Г. 2001. Программа для ЭВМ «Оценка запасов и распределение донных промысловых беспозвоночных — El Мара». Авт. св. № 2001610997 от 09.08.2001 г.
- Решение Комиссии ООН по границам континентального шельфа [Электронный ресурс]: Официальный сайт ООН URL: <https://documents-dds-ny.un.org/doc/UNDOC/GEN/N14/284/33/PDF/N1428433.pdf?OpenElement>.
- Рогачев К.А., Косолапкин Г.Ю. 1995. Перемешивание вод на банке Кашеварова (Охотское море) // Метеорология и гидрология. № 3. С. 96–104.
- Родин В.Е. 1970. Новые данные о равношипном крабе // Рыбное хозяйство. № 46. С. 11–13.
- Родин В.Е., Слизкин А.Г., Мясоедов В.И., Барсуков В.Н., Мирошников В.В., Згуровский К.А., Канарская О.А., Федосеев В.Я. 1979. Руководство по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. 59 с.
- Рокицкий П.Ф. 1973. Биологическая статистика. Минск: Высшая школа. 320 с.
- Рязанова Т.В., Метелёв Е.А. 2010. Некоторые данные о распространённости микроспоридий *Thelohania* sp. среди промысловых крабов Охотского моря // Паразиты Голарктики. Сбор. науч. статей Междунар. симп. Петрозаводск: Изд. инст-та биологии Карельского науч. центра. Т. 2. С. 83–85.
- Савельев П.А., Метелёв Е.А., Сергеев А.С., Данилов В.С. 2019. Видовой состав и распределение донных рыб в элиторали северо-западной части Охотского моря в летний период // Вопросы ихтиологии. Т. 59, № 4. С. 405–415.
- Савилов А.И. 1957. Биологический облик группировок донной фауны северной части Охотского моря // Тр. ИО АН СССР. Т. 20. С. 88–170.

- Савилов А.И. 1961. Экологическая характеристика донных сообществ беспозвоночных Охотского моря // Биологические исследования моря (бентос): Тр. ИО АН СССР. Т. 46. С. 3–84.
- Слизкин А.Г. 1974. Особенности распределения крабов (Crustacea, Decapoda, Lithodidae et Majidae) в Беринговом море // Труды ВНИРО. Т. 99. С. 29–37.
- Слизкин А.Г. 2002. Равношипый краб *Lithodes aequispinus* центральной части Охотского моря: особенности биологии и степень заражённости саккулиной *Briarosaccus callosus* по результатам исследований 2001–2002 гг. // VI Всеросс. конф. по промысловым беспозвоночным (г. Калининград, п. Лесное, 3–6 сент. 2002 г.). Тез. докл. М.: ВНИРО. С. 61–63.
- Слизкин А.Г. 2010. Атлас-определитель крабов и креветок дальневосточных морей России. Владивосток: ТИНРО-Центр. 256 с.
- Слизкин А.Г., Долженков В.Н. 1997. К вопросу об изменении и установлении промысловой меры для некоторых видов крабов дальневосточных морей // Рыбное хозяйство. № 2. С. 43–44.
- Слизкин А.Г., Сафронов С.Г. 2000. Промысловые крабы прикамчатских вод. Петропавловск-Камчатский: Северная Пацифика. 180 с.
- Смирнова Л.И. 1959. Фитопланктон Охотского моря и Прикурильского района // Тр. ИОАН СССР. Т. 30. С. 3–51.
- Смирнов А.А. 2014. Биология, распределение и состояние запасов гижигинско-камчатской сельди / Магадан: МагаданНИРО. 170 с.
- Спановская В.Д., Григораш В.А. 1976. К методике определения плодовитости одновременно и порционно икромечущих рыб // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Ч. 2. Вильнюс: Мокслас. С. 54–62.
- Тарвердиева М.И. 1979. Питание синего краба *Paralithodes platypus* в Беринговом море // Биология моря. № 1. С. 53–57.
- Тарвердиева М.И. 1981. О питании крабов-стригунов *Chionoecetes opilio* и *C. bairdi* в Беринговом море // Зоологический журнал. Т. 60. Вып. 7. С. 991–997.
- Урбах В.Ю. 1964. Биометрические методы. М.: Наука. 415 с.
- Ушаков П.В. 1953. Фауна Охотского моря и условия её существования. М.: АН СССР. 1953. 459 с.
- Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-Центр. 366 с.
- Фёдоров В.В. 1997. Некоторые черты донных ландшафтов северной части Охотского моря // Комплекс. исслед. экосист. Охотского моря. М.: ВНИРО. С. 220–224.
- Фёдоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин А.В., Шестаков А.В., Волобуев В.В. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. 204 с.
- Фролов Ю.С. 1971. Новые фундаментальные данные по морфометрии Мирового океана // Вестник ЛГУ. № 6. С. 85–90.
- Хардле В. 1993. Прикладная непараметрическая регрессия. М.: Мир. 349 с.
- Хен Г.В., Ванин Н.С., Фигуркин А.Л. 2002. Особенности гидрологических условий в северной части Охотского моря во второй половине 90-х гг. // Известия ТИНРО. Т. 130. С. 24–43.



- Чернявский В.И. 1970. О причинах высокой биологической продуктивности северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 71. С. 13–22.
- Чернявский В.И. 1981. Циркуляционные системы Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 105. С. 13–19.
- Чернявский В.И. 1984. Термические характеристики северо-восточной части Охотского моря как основа для определения типа теплового состояния акватории // Известия ТИНРО. Т. 109. С. 94–103.
- Чернявский В.И. 1992. Особенности формирования термики деятельного слоя Охотского моря // Океанол. основы биол. продуктив. сев.-зап. части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО. С. 91–104.
- Чернявский В.И., Жигалов И.А., Матвеев В.И. 1993. Океанологические основы формирования зон высокой биологической продуктивности // Гидрометеорология и гидрохимия морей. СПб.: Гидрометеиздат. Т. 9. Охотское море. Вып. 2. С. 157–160.
- Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: ТИНРО-Центр. 484 с.
- Чучукало В.И., Надточий В.А., Напазаков В.В., Борилко О.Ю., Нужденко С.А. 2016. О питании глубоководных крабов на материковом склоне северо-западной Камчатки // Известия ТИНРО. Т. 184. С. 236–240.
- Шагинян Э.Р. 2006. Размер половозрелости самок и самцов равношипного краба восточной части Охотского моря // Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами: матер. междунар. конф. (г. Мурманск, 25–29 сентября 2006 г.). Мурманск: Север. С. 109–111.
- Шейко Б.А., Фёдоров В.В. 2000. Гл. 1. Класс Cephalaspidomorpha — Миноги. Класс Chondrichthyes — Хрящевые Рыбы. Класс Holoccephali — Цельноголовые. Класс Osteichthyes — Костные Рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский. С. 7–69.
- Шмидт П.Ю. 1950. Рыбы Охотского моря. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 370 с.
- Шунтов В.П. 2001. Биология дальневосточных морей России. Владивосток: ТИНРО-центр. Т. 1. 580 с.
- Шунтов В.П., Бочаров Л.Н. 2003. Нектон Охотского моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов. Владивосток: ТИНРО-Центр. 643 с.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П. 1997. Современный статус, био- и рыбопродуктивность экосистемы Охотского моря // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: ВНИРО. С. 248–261.
- Ahyond S.T., Dawson E.W. 2006. Lithodidae from the Ross Sea, Antarctica, with descriptions of two new species (Crustacea: Decapoda: Anomura) // Zootaxa. Vol. 1303. P. 45–68.
- Akiba Y., Yamamoto S., Ueno M. 1959. On the oceanographical conditions of the Okhotsk Sea in Summer of 1958 // Bull. Fac. Fish. Hokk. Univ. 1959. Vol. 10, № 1. P. 37–46.
- Alfultis M.A., Martin S. 1987. Satellite passive microwave studies of the Okhotsk ice cover and its relation to oceanic processes, 1978–1982 // J. Geophys. Res. Vol. 92, № 12. P. 13–28.

- Anger K. 1996. Physiological and biochemical changes during lecithotrophic larval development and early juvenile growth in the northern stone crab, *Lithodes maja* (Decapoda: Anomura) // Marine Biology. Vol. 126. P. 283–296.
- Austin B., Austin D.A. 1989. Methods for the microbiological examination of fish and shellfish. Edinburgh: Depart. Biol. Sci. Heriot. Watt Univ. P. 69–97.
- Bancroft D., Stevens A., Turner D.R. 1990. Theory and practice of histological techniques. Edinburgh-London-Melbourne-New York: Churchill Livingstone Inc. 725 p.
- Bell T.A., Lightner D.V. 1988. A handbook of normal penaeid shrimp histology. Baton Rouge. Louisiana: The World aquaculture society. 114 p.
- Benedict J.E. 1895. Scientific results of exploration by the U.S. Fish Commission steamer «Albatross». No. XXXI. Descriptions of new genera and species of crabs of the family Lithodidae, with notes on the young of *Lithodes camtschaticus* and *Lithodes brevipes*. Proc. U.S. Nat. Mus. 17 (1016). P. 479–488.
- Blau S.F. 1990. Size at maturity of female red king crabs (*Paralithodes camtschatica*) in Adak Management Area, Alaska // Proc. of the Inter. Symp. King and Tanner Crabs, Nov. 28–30, 1989, Anchorage, Alaska, USA. P. 105–116.
- Blau S.F., Pengilly D., Tracy D.A. 1996. Distribution of golden crabs by sex, size, and depth zones in the Eastern Aleutian Islands, Alaska // Proc. of the Intern. Symp. On Biology, Management, and Economics of Crabs from High Latitude Habitats. Oct. 11–13, 1995, Anchorage, Alaska, USA. P. 167–186.
- Bouvier E.L. 1896. Sur la classification des Lithodines et sur leur distribution dans les océans // Annales des Sciences Naturelles. Zool. sér. 8, 1 (1). P. 1–46.
- Bower S.M., Sloan N.A. 1985. Morphology of the externa of *Briarosaccus callosus* Boschma (Rhizocephala) and the relationship with its host *Lithodes aequispina* Benedict (Anomura) // Journal of Parasitology. Vol. 71, № 4. P. 455–463.
- Brown A.M.V., Adamson M.L. 2006. Phylogenetic distance of *Thelohania butleri* Johnston, Vernick, and Sprague, 1978 (Microsporidia; Thelohaniidae), a parasite of the smooth pink shrimp *Pandalus jordani*, from its congeners suggests need for a major revision of the Genus *Thelohania* Henneguy, 1892. // Journal Eukaryotic Microbiology. Vol. 53. P. 445–455.
- Butler T.H., Hart J.F.L. 1962. The occurrence of the King Crab, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius), and of *Lithodes aequispina* Benedict in British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. Vol. 19. P. 401–408.
- Campodónico I., Guzman L. 1981. Larval development of *Paralomis granulosa* (Jacquinot) under laboratory conditions (Decapoda, Anomura, Lithodidae) // Crustaceana. Vol. 40. P. 272–285.
- Canning E.U., Curry A., Overstreet R.M. 2002. Ultrastructure of *Tuzetia weidneri* sp. n. (Microspora: Tuzetiidae) in skeletal muscle of *Litopenaeus setiferus* and *Farfantepenaeus aztecus* (Crustacea: Decapoda) and new data on *Perezia nelsoni* (Microsporidia: Pereziiidae) in *L. setiferus* // Acta Protozool. Vol. 41. P. 63–77.
- Childers R.K., Reno P.W., Olson R.E. 1996. Prevalence and geographic range of *Nadelspora canceri* (Microspora) in Dungeness crab *Cancer magister* // Dis. Aquat. Org. Vol. 24, № 2. P. 135–142.
- Conan G., Comeau M. 1986. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 43. P. 1710–1719.

- Dew C.B. 1990. Behavioral ecology of podding red king crab, *Paralithodes camtschatica* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. Vol. 47, № 10. P. 1944–1958.
- Dong L.B., Giles D.E.A. 2004. An empirical likelihood ratio test for normality. Department of Economics, University of Victoria, Victoria, B.C., Canada. 31 pp.
- Edwards J.S. 1972. Limb loss and regeneration in two crabs: the king crab *Paralithodes camtschatica* and the tanner *Chionoecetes bairdi* // Acta Zool. Vol. 53, № 1. P. 105–112.
- Favorite F., Dodiemead A.J., Nasu K. 1976. Oceanography of the Subarctic Pacific Region, 1960–1971 // Int. N. Pac. Fish. Comm. Vancouver. Bull. № 33. 187 p.
- Gardner J.R., Orr J.W., Stevenson D.E., Spies I., Somerton D.A. 2016. Reproductive Parasitism between Distant Phyla: Molecular Identification of Snailfish (Liparidae) Egg Masses in the Gill Cavities of King Crabs (Lithodidae) // Copeia. Vol. 104, № 3. P. 645–657.
- Hartnoll R.G. 1974. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda, Brachyura) // Crustaceana. Vol. 27, № 2. P. 131–136.
- Hartnoll R.G. 1978. The determination of relative growth in Crustacea // Crustaceana. Vol. 34, № 3. P. 281–293.
- Hawkes C.R., Meyers T.R., Shirley T.C., Koeneman T.M. 1989. Prevalence of the parasitic barnacle *Briarosaccus callosus* on king crabs of southeastern Alaska // Trans. Amer. Fish. Soc. Vol. 115, № 2. P. 252–257.
- Haynes E.B. 1982. Description of larvae of the golden king crab, *Lithodes aequispina*, reared in the laboratory // Fish. Bull. Vol. 80, № 2. P. 305–313.
- Hiramoto K. 1985. Overview of the golden king crab, *Lithodes aequispina*, fishery and its fisheries biology in the Pacific waters of Central Japan // Proc. of the Intern. King Crab Symp., Jan. 22–24, 1985, Anchorage, Alaska, USA. P. 297–318.
- Hiramoto K., Sato S. 1970. Biological and fisheries survey of an anomuran crab, *Lithodes aequispina* Benedict, off Boso Peninsula and Sagami Bay, Central Japan // Jap. J. Ecol. Vol. 20. P. 165–170.
- Holt J.G., Krieg N.R., Sneath P.H.A., Staley J.T., Bergey's T.W.S. 1994. Manual of determinative bacteriology, 9th ed. Baltimore: Williams & Wilkins. 787 p.
- Ivanov B.G. 1994. Limb injuries in crab in the Bering Sea (Crustacea, Decapoda: Brachyura, Majidae; Anomura Lithodidae) // Arthropoda Selecta. Vol. 3, № 3–4. P. 33–56.
- Jamieson G.S., Sloan N.A. 1985. King crabs in British Columbia // Proc. of the Intern. King Crab Symp., Jan. 22–24, 1985, Anchorage, Alaska, USA. P. 49–62.
- Jewett S.C., Sloan N.A., Somerton D.A. 1985. Size at sexual maturity and fecundity of the fjord-dwelling golden king crab *Lithodes aequispina* Benedict from northern British Columbia // J. Crust. Biol. Vol. 5, № 3. P. 377–385.
- Kitani K. 1973. An oceanographic study of the Okhotsk Sea. Particularly in regard to cold waters // Bull. Far. Seas. Res. Lab. Vol. 9. P. 45–77.
- Kitani K., Shimazaki K. 1971. On the hydrography of the northern part of the Okhotsk Sea in summer // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. Vol. 22, № 3. P. 231–242.
- Koeneman T.M., Buchanan D.V. 1985. Growth of the golden king crab, *Lithodes aequispina*, in southeast Alaskan waters // Proc. of the Intern. King Crab Symp., Jan. 22–24, 1985, Anchorage, Alaska, USA. P. 281–296.

- Love D.C., Shirley T.C. 1993. Parasitism of the Golden King Crab, *Lithodes aequispinus* Benedict, 1895 (Decapoda, Anomura, Lithodidae) by a Liparid Fish // *Crustaceana*. Vol. 65, № 1. P. 97–104.
- Lovrich G.A., Roccatagliata D., Peresan L. 2004. Hyperparasitism of the cryptoniscid isopod *Liriopsis pygmaea* on the lithodid *Paralomis granulosa* from the Beagle Channel, Argentina // *Dis. Aquat. Org.* Vol. 58. P. 71–77.
- Martin S., Polyakov I., Markus T., Drucker R. 2004. Okhotsk Sea Kashevarov Bank polynya: Its dependence on diurnal and fortnightly tides and its initial formation // *J. Geophys. Res.* Vol. 109. P. 1–16.
- Messick G.A. 1998. Diseases, parasites, and symbionts of blue crabs (*Callinectes sapidus*) dredged from Chesapeake Bay // *J. Crustac. Biol.* 1998. Vol. 18, № 3. P. 533–548.
- Metelyov E.A. 2014. Revealing liparid fish egg clutch inside the golden king crab *Lithodes aequispinus* Benedict, 1895 (Decapoda, Anomura, Lithodidae): commensalism or parasitism? // Abstracts volume from 49th European Marine Biology Symposium September 8–12, 2014, St. Petersburg, Russia. Zoological Institute Russian Academy of Sciences. P. 64–65.
- Meyers T.R. 1990. Diseases of Crustacea. 3.2 Diseases Caused by Protistans and Metazoans // *Diseases of marine animals*. Hamburg: Biologische Anstalt Helgoland. Vol. 3. P. 350–389.
- Niwa K., Kurata H. 1964. Limb loss and regeneration in the adult king crab, *Paralithodes camtschatica* // *Bull. Hokk. Reg. Res. Fish. Res. Lab.* 1964. № 28. P. 51–55.
- Nizyaev S.A., Fedoseev V. Ya. 1990. Disorders of the reproductive cycle in crab females of the genus *Paralithodes* // *Proc. Intern. Symp. on King and Tanner Crabs*, Nov. 28–30, 1989, Anchorage, Alaska, USA. Fairbanks. P. 91–94.
- Otto R.S., Cummiskey P.A. 1985. Observations on the reproductive biology of golden king crab (*Lithodes aequispina*) in the Bering Sea and Aleutian Islands // *Proc. of the Intern. King Crab Symp.*, Jan. 22–24, 1985, Anchorage, Alaska, USA. Fairbanks. P. 123–135.
- Paul A.J. 1992. A review of size at maturity in male tanner (*Chionoecetes bairdi*) and king (*Paralithodes camtschaticus*) crabs and the methods used to determine maturity // *Amer. Zool.* Vol. 32. P. 534–540.
- Paul A.J., Paul J.M. 1999. Development of larvae of the golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae) reared at different temperatures // *J. Crust. Biol.* Vol. 19, № 1. P. 42–45.
- Paul A.J., Paul J.M. 2000. Changes in chela heights and carapace lengths in male and female golden king crabs *Lithodes aequispinus* after molting in the laboratory // *Alaska Fish. Res. Bull.* Vol. 6, № 2. P. 70–77.
- Paul A.J., Paul J.M. 2001a. Size of maturity in male golden king crab, *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae) // *J. Crust. Biol.* Vol. 21, № 2. P. 384–387.
- Paul A.J., Paul J.M. 2001b. Growth of juvenile golden king crabs *Lithodes aequispinus* in the laboratory // *Alaska Fish. Res. Bull.* Vol. 8, № 2. P. 135–138.
- Paul A.J., Paul J.M. 2001c. The reproductive cycle of golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae) // *J. Shellfish Res.* Vol. 20, № 1. P. 369–371.
- Paul J.M., Paul A.J., Otto R.S., Macintosh R.A. 1991. Spermatophore presence in relation to carapace length for eastern Bering Sea blue king crab (*Paralithodes platypus*,

- Brandt, 1850) and red king crab (*P. camtschaticus* (Tilesius, 1815)) // J. Shellfish Res. Vol. 10, № 1. P. 157–163.
- Pohle G.W. 1992. First Canadian record of *Paralomis bouvieri* Hansen, 1908 (Decapoda: Anomura: Lithodidae), infected by the rhizocephalan *Briarosaccus callosus* (Cirripedia: Peltogastridae) and carrying a hyperparasitic cryptoncinid isopod (Epicaridea) // Can. J. Zool. Vol. 70, № 8. P. 1625–1629.
- Rogachev K.A., Carmack E.C., Salomatin A.S. 2000. Strong Tidal Mixing and Ventilation of Cold Intermediate Water at Kashevarov Bank, Sea of Okhotsk // Journal of Oceanography. Vol. 56. P. 439–447.
- Ryazanova T.V., Eliseikina M.G., Kukhlevsky A.D., Kharlamenko V.I. 2010. Hematodinium sp. infection of red king crab *Paralithodes camtschaticus* and blue king crab *Paralithodes platypus* from the north-eastern part of the Okhotsk Sea, Russia // Journal of Invertebrate Pathology. Vol. 105, № 3. P. 329–334.
- Saveliev P.A., Metelyov E.A. 2021. Species composition and distribution of eelpouts (Zoarcidae, Perciformes, Actinopterygii) in the northwestern Sea of Okhotsk in summer // Progress in Oceanography. Vol. 196. Article 102605.
- Shepherd J.G. 1987. A weakly parametric method for the analysis of length composition data. Manila. P. 54–67.
- Shirley T.C., Zhou S. 1997. Lecithotrophic Development of the Golden King Crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae) // Crustaceana. Vol. 17, № 2. P. 207–216.
- Shirley T.S. 2002. Correct spelling and publication date for the golden king crab (*Lithodes aequispinus* Benedict, 1895). Crab in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics Alaska Grant College Program. AK-SG-02–01. P. 1–3.
- Sloan N.A. 1985a. Distribution by depth of *Lithodes aequispina* and *Paralithodes camtschatica* confined in northern British Columbia fjords // Proc. of the Intern. King Crab Symp., Jan. 22–24, 1985, Anchorage, Alaska, USA. P. 63–67.
- Sloan N.A. 1985b. Life history characteristics of fjord-dwelling golden king crabs *Lithodes aequispina* // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 22. P. 219–228.
- Somerton D.A. 1980. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. Vol. 3, № 10. P. 1488–1494.
- Somerton D.A. 1981. Contribution to the life history of the deep-sea king crab, *Lithodes couesi*, in the gulf of Alaska // Fish. Bul. Vol. 79, № 2. P. 259–269.
- Somerton D.A., Donaldson W. 1998. Parasitism of the golden king crab, *Lithodes aequispinus*, by two species of snailfish, genus *Careproctus* // Fish. Bul. Vol. 96. P. 871–884.
- Somerton D.A., Otto R.S. 1986. Distribution and reproductive biology of the golden king crab, *Lithodes aequispina*, in the eastern Bering Sea // Fish. Bul. Vol. 84, № 3. P. 571–584.
- Sprague V., Vernick S.H., Lloyd B.J. 1968. The Fine Structure of *Nosema* sp. Sprague, 1965 (Microsporidia, Nosematidae) with Particular Reference to Stages in Sporogony // J. Invertebr. Pathol. Vol. 12. P. 105–117.
- Sprague V., Becnel J.J., Hazard E.I. 1992. Taxonomy of the Phylum Microspora // Crit. Rev. Microbiol. Vol. 18. P. 285–395.
- Stolyarenko D.A. 1986. Data analysis of trawl shrimp survey with spline approximation of stock density // Internat. Coun. Explor. Sea (I.C.E.S.). Doc. № / K: 25. 16 p.

- Stolyarenko D.A. 1987. The spline approximation method and survey design using interaction with a microcomputer: Spline Survey Designer System // Internat. Coun. Explor. Sea (I.C.E.S.). Doc. N° / K: 29. 24 p.
- Tarverdieva M.I., Zgurovsky K.A. 1985. On food composition of the deep-water crab species *Lithodes aequispinus* Benedict and *Chionoecetes tanneri* Rathbun in the Bering and Okhotsk seas // Proc. of the Intern. King Crab Symp., Jan. 22–24, 1985, Anchorage, Alaska, USA. P. 319–329.
- Vivarès C.P., Azevedo C. 1988. Ultrastructural observations of the life cycle stages of *Ameson atlanticum* sp., nov., a microsporidian parasitizing *Cancer pagurus* L. // J. Fish Dis. Vol. 11. P. 379–387.
- Watters G. 1998. Prevalence of parasitized and hyperparasitized crabs near South Georgia // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 170. P. 215–229.
- Weber D.D. 1967. Growth of the immature king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // Intern. North Pacific Fish. Comm., Vancouver, Canada. Bull. N° 21. P. 21–53.
- Wolotira R.J., Jr., Sample T.M., Noel S.F., Iten C.R. 1993. Geographic and bathymetric distributions for many commercially important fishes and shellfishes off the west coast of North America, based on research survey and commercial catch data, 1912–84 // NOAA Technical Memorandum NMFS-AFSC-6. P. 109–151.

# Оглавление

<b>Введение</b> .....	7
<b>Глава 1. Материал и методика исследований</b> .....	11
Методы сбора данных .....	11
Методы обработки данных .....	19
<b>Глава 2. Условия среды обитания равношипного краба в северной части Охотского моря</b> .....	27
Общая характеристика и климатические условия .....	27
Геоморфологическая структура дна .....	28
Гидрологическая структура .....	30
Биогенные элементы и планктон .....	34
Донные осадки .....	36
Бентос .....	38
Распределение рыб и хищники .....	40
<b>Глава 3. Характеристики распределения равношипного краба в северной части Охотского моря</b> .....	43
Пространственное распределение .....	43
Вертикальное распределение .....	51
Миграции по данным мечения .....	55
Состав уловов и размерный состав .....	61
Личинные процессы .....	73
Внутривидовая морфологическая изменчивость .....	82
<b>Глава 4. Особенности биологии равношипного краба северной части Охотского моря</b> .....	85
Размерно-массовые характеристики .....	85
Размер достижения морфометрической половой зрелости самцов .....	87
Размер достижения функциональной половой зрелости самок .....	89
Аквариальные наблюдения .....	92
Воспроизводство .....	93
Нерестовый цикл .....	94
Плодовитость .....	96
Питание .....	101
Травмированность .....	106
Уровень травматизма .....	107
Ракообразные .....	110
Паразиты и комменсалы .....	110

Микроспоридии .....	115
Динофлагелляты .....	117
Рыбы семейства Liparidae .....	117
<b>Глава 5. Функциональная структура популяции равношипного краба в северной части ареала в Охотском море .....</b>	<b>119</b>
<b>Глава 6. Промысел и запасы .....</b>	<b>127</b>
История и характеристика промысла .....	127
Состояние запасов .....	135
Меры регулирования промысла .....	138
<b>Заключение .....</b>	<b>143</b>
<b>Приложения .....</b>	<b>148</b>
<b>Литература .....</b>	<b>160</b>

Метелёв Е. А.

**Равношипый краб северной  
части Охотского моря**

Редактор *О.С.Юрова*  
Компьютерная верстка *Ю.С.Яковлев*

Подписано в печать 31.05.2024.  
Формат 70×100/16. Печ. л. 30,75.  
Тираж 300 экз.

ФГБНУ «ВНИРО»  
105187, г. Москва, проезд Окружной, д. 19  
Тел.: 8 (499) 369-92-86