

Промысловые виды
и их биология

УДК: 591.4:595.384.2(265.3)

Применение коэффициента морфометрической зрелости для определения терминальной линьки у краба *Chionoecetes angulatus* из Охотского моряС.И. Моисеев¹, А.И. Буяновский¹, А.Н. Деминов², С.В. Клинушкин³, С.А. Моисеева⁴

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва

² Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»), г. Владивосток

³ Магаданский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («МагаданНИРО»), г. Магадан

⁴ Институт биофизики клетки РАН (ФГБУН «ИБК РАН»), г. Пущино, Московская область

E-mail: moiseev@vniro.ru

Представлены материалы исследований о взаимосвязи морфометрических параметров клешни с шириной карапакса (ШК) у краба-стригуна ангулятуса *Chionoecetes angulatus* из Охотского моря. Для оперативного разделения самцов на морфометрически зрелых (широкопалых) и незрелых (узкопалых) предложено применять коэффициент морфометрической зрелости (К%). Этот коэффициент можно определить как отношение высоты клешни к ширине карапакса — (КВ%) или как отношение диагонали клешни к ширине карапакса — (КД%), выраженное в процентах. При оценке коэффициента морфометрической зрелости (К%) граничное значение по КВ% составляет 16, а по КД% — 35, что позволяет достоверно идентифицировать широкопалых самцов при значениях К% выше граничных значений, а узкопалых — при значениях К% ниже граничных значений. У *C. angulatus* было выделено четыре функциональные группы самцов: 1) узкопалые физиологически незрелые — ШК ≤ 90 мм, значение КВ% < 13,5 и КД% ≤ 29; 2) узкопалые физиологически зрелые — ШК 90,1–120 мм, КВ% 12–16 и КД% 25–35; 3) узкопалые крупноразмерные физиологически половозрелые — ШК > 120 мм, КВ% 13–16 и КД% 29–35; 4) широкопалые морфометрически и функционально зрелые — ШК 74–167 мм, КВ% > 16 и КД% > 35. Обсуждается корреляция наступления морфометрической зрелости с биохимическими показателями гемолимфы и уровнем развития мышечной ткани. Реализована оценка численности для различных функциональных групп самцов *C. angulatus* с учётом коэффициента К%.

Ключевые слова: *Chionoecetes angulatus*, распределение, параметры клешни, терминальная линька, широкопалые, узкопалые, коэффициент морфометрической зрелости, белок, гемолимфа, мышцы.

DOI: 10.36038/2307-3497-2020-179-5-25

ВВЕДЕНИЕ

Одной из задач рыбохозяйственных исследований является изучение биологического состояния популяций промысловых видов крабов и оценка их промыслового потенциала для рыбопромышленной отрасли [Алексеев и др., 2017]. В Охотском море краб-стригун ангулятус (*Chionoecetes angulatus* Rathbun, 1924) населяет верхнюю часть материкового склона от 212 до 2100 м [Слизкин, 2010], его вылов составляет до 12% от 80–85 тыс. т всех видов крабов, добываемых в дальневосточных морях. Из биологии ангулятуса известно, что изометрический рост тела происходит у разновозрастной молодежи во время линек. На определённом этапе онтогенеза наступает конечная (терминальная) линька, сопровождающаяся опережающим (аллометрическим) ростом клешни по отношению к ширине карапакса. После этой анатомической перестройки самцы становятся морфометрически половозрелыми и в течение последующих 4–7 лет, вплоть до элиминации, они не растут. Самцов прошедших терминальную линьку называют широкопалыми, а растущих изометрически — узкопалыми [Conan, Comeau, 1986; Sainte-Marie et al., 1995; Lovrich et al., 1995; Иванов, Соколов, 1997].

У глубоководных видов крабов-стригунов *C. angulatus* и японского (красного) *C. japonicus* (Rathbun, 1932) терминальная линька проходит при приблизительно равном диапазоне ширины карапакса — 78–135 и 70–125 мм соответственно. У шельфового вида краба-стригуна опилио *C. opilio* (Fabricius, 1788) конечная линька проходит в более широком диапазоне от 38 до 130 мм, а прирост составляет около 25 мм, или 18,4% от предлиночного размера [Слизкин и др., 2010 а, б; Miller, Watson, 1976; Jadamec et al., 1999; Otto, 1998]. Такой существенный разрыв в размерно-возрастных характеристиках прохождения терминальной линьки у крабов рода *Chionoecetes* определяется воздействием на рост и развитие краба ряда абиотических и биотических факторов, запускающих биохимические, физиологические и морфологические перестройки в организме животного. Эти факторы тесно взаимосвязаны с про-

странственно-функциональной структурой ареала крабов-стригунов [Comeau, Conan, 1992; Sainte-Marie et al., 1995; Lovrich et al., 1995; Paul A., Paul, 1995; Otto, 1998; Jadamec et al., 1999; Слизкин, Сафронов, 2000; Слизкин и др., 2010 а, б; Dawe et al., 2012; Карасев, 2014; Первеева, 2015; Карасев, Карпинский, 2018; Сологуб и др., 2018].

В настоящее время узкопалые самцы промысловых размеров и близких к промысловым, могут рассматриваться как будущее пополнение промыслового запаса [Слизкин и др., 2010 а, б; Слизкин, Кобликов, 2014; Алексеев, Буяновский, 2015]. Проблему разделения особей на узкопалых и широкопалых обычно решают путем сравнения соотношения размеров клешни и карапакса. Для этого применяют визуальное выделение определённых областей на точечных гистограммах [Иванов, Соколов, 1997; Иванов, 2010; Слизкин, Кобликов, 2010; 2013; 2014; Карасев, 2014; Мельник и др., 2014; Слизкин и др., 2010 а, б; Первеева, 2015; Карасев, Карпинский, 2018], либо используют методы многомерной статистики [Буяновский, Горянина, 2018; Сологуб и др., 2018].

Однако, такие методические подходы мало пригодны для небольших выборок или на стадии оперативной обработки материала в море. Для работы в таких условиях было предложено применять коэффициент морфометрической зрелости, представляющий собой соотношение между высотой клешни и шириной карапакса, выраженное в процентах [Моисеев и др., 2018]. Его граничное значение, разделяющее широкопалых самцов и узкопалых, для *C. opilio* равно 20, а для крабов-стригунов Бэрда (*C. bairdi* Rathbun, 1924) и *C. angulatus* — 16. Большинство самцов, для которых коэффициент морфометрической зрелости (К%) был выше граничного значения относились к широкопалым, а меньше граничного значения — к узкопалым. Но наряду с этим, выборка по *C. angulatus* была минимальной и полученное ранее значение К% для этого вида требовало уточнения на более обширном материале.

Цель работы: установить для крабов *C. angulatus* значения коэффициента морфометрической зрелости (К%) при различных

способах измерения клешни и сравнить полученные данные для крабов из разных районов Охотского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проходили на НИС «Зодиак» в районе материкового склона центральной части Охотского моря в июне-июле 2018 г. (рис. 1). Сбор данных проводили конусной ловушкой японского типа. Расчёт плотности распределения выполняли с помощью программного обеспечения «ГИС КартМастер» [Бизиков и др., 2006], площадь облова одной ловушки принимали равной 3300 м² [Михайлов и др., 2003; Моисеев, 2003]. Биологический анализ *S. angulatus* проводили по общепринятым методикам [Мельник и др., 2014]. Морфометрические измерения состояли из ширины карапакса (ШК) без шипов [Jadamec et al., 1999] и трёх замеров клешни (рис. 2). Крабов с регенерированными клешненосными конечностями и с физическими повреждениями карапакса или клешней из морфометрического ана-

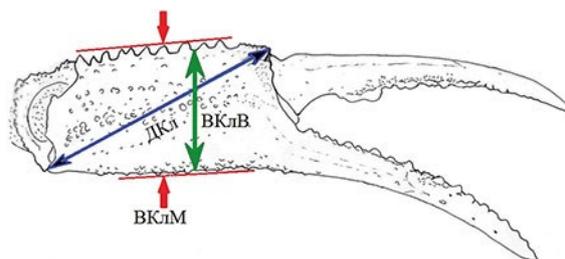


Рис. 2. Схема измерений клешни у крабов *Chionoecetes* spp. (по А.Н. Карасеву [2014], с нашими дополнениями). Обозначения — ДКл, ВКлВ и ВКлМ см. в тексте.

лиза выбраковывали. ШК измеряли с точностью до 1 мм, а высоту и длину клешни (ВКл и ДКл) — до 0,1 мм. Данные промеров группировали по четырём районам исследований, которым присвоены номера с I по IV (табл. 1). Для описания сходства и различия между широкопальмы (ШПС) и узкопальмы (УПС) самцами краба *S. angulatus* собраны биохимические пробы гемолимфы и выполнена оценка физиологического состояния мышечной ткани по методике принятой во ВНИРО [Моисеев и др., 2012; Мо-

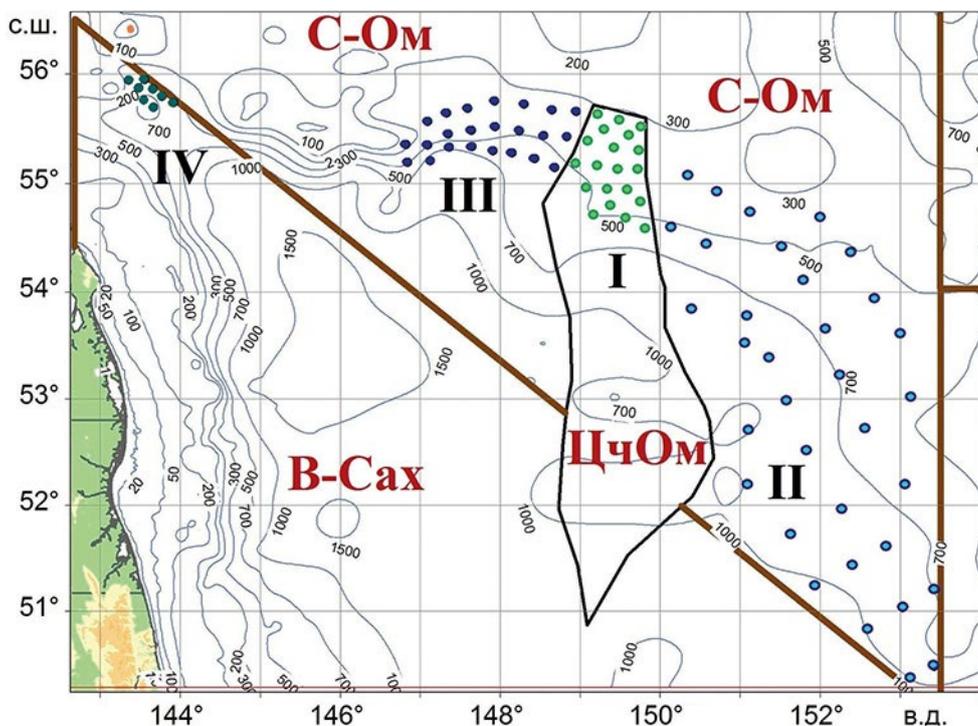


Рис. 1. Схема района сбора данных в Охотском море.

Обозначения: ЦчОм — подрайон Центральная часть Охотского моря (I); С-Ом — Северо-Охотоморская подзона, районы в юго-восточной (II) и юго-восточнее банки Кашеварова (III); В-Сах — Восточно-Сахалинская подзона, район в северной части (IV).

Таблица 1. Материал по *S. angulatus* из северной части Охотского моря

Район	Промеры, экз.				Пробы, шт.
	ШК*	ВКЛВ*	ДКл*	ВКЛМ*	Физиол. ¹ / Биохим. ²
I	499	212	440	471	20/20
II	816	207	808	809	240/240
III	790	474	766	761	106/106
IV	898	422	834	834	72/72
Всего	3003	1315	2848	2875	438/438

Примечание: * — сокращения, см. рис. 2; пробы:¹ — физиологические;² — биохимические

исеев, Моисеева, 2016; 2019; Moiseev et al., 2013]. В биохимических пробах определяли содержание белка в гемолимфе, а по наполнению конечностей мышечной тканью и её степени гидратации оценивали физиологическое состояние крабов.

Обработку данных проводили в два этапа. Вначале для каждого района был сформирован массив из натуральных логарифмов значений ширины карапакса и диагонали клешни. Выбор в качестве модельного параметра диагонали клешни был обусловлен тем, что, по сравнению с другими промерами, он наиболее чётко разделял морфометрически зрелых (широкопалых) и незрелых (узкопалых) самцов (см. ниже). Далее для каждого мас-

сива из 4-х районов был рассчитан индекс I [Буяновский, Горянина, 2018]:

$$I_i = (\ln(\text{ШК})_{ij} - C_j) / \ln(\text{ДКл})_{ij}, \quad (1)$$

где C_j — расчётное значение свободного члена в уравнения регрессии, описывающей зависимость натуральных логарифмов диагонали клешни от ширины карапакса, i — номер особи, j — номер района (от I до IV).

После графического представления результатов (рис. 3) каждую выборку визуально делили на 2 части, выбирая в качестве граничной такую величину индекса (с точностью до 0,01), которая содержала наименьшее число значений. После разделения выборки, каждой особи, чей индекс был выше граничного значения, присваивали ранг

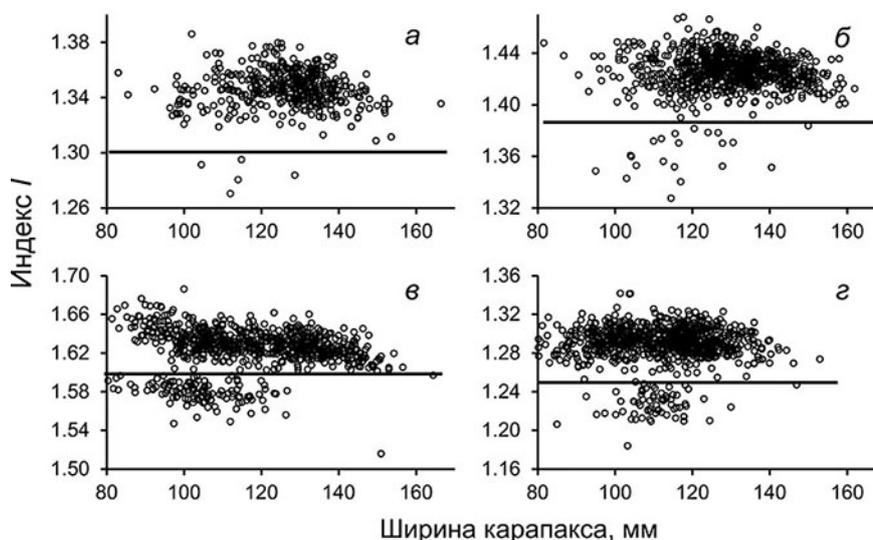


Рис. 3. Визуальное разделение значений индекса I , отложенного в зависимости от ширины карапакса, в разных районах.

а-г — районы I-IV соответственно

ШПС, ниже (или равен) — УПС. Далее каждый из 4 массивов (содержащих значения логарифмов ширины карапакса, диагонали клешни, индекса ШПС или УПС) был обработан с помощью дискриминантного анализа, который позволил уточнить принадлежность к ШПС или УПС особей, у которых значения индекса I_i были близки к граничным [Моисеев и др., 2018].

На втором этапе для каждой из двух групп, выделенных дискриминантным анализом, строили графики зависимости высоты (ВКлВ — высота клешни без шипов (ВНИРО, [Jadamec et al., 1999]) или ВКлМ — с учётом шипов (МагаданНИРО [Карасев, 2014])) или диагонали клешни (ДКл, [Слизкин и др., 2010 а]), от ширины карапакса. Аналогичную зависимость строили для коэффициента морфометрической зрелости (К%) [Моисеев и др., 2018], который определяли по формуле:

$$K\% = (a / ШК) \times 100\%, \quad (2)$$

где a — высота клешни ВКлВ или ВКлМ или её диагональ (ДКл), мм.

Для того, чтобы избежать ошибочных измерений параметров клешни, каждый массив значений К% проверяли на наличие сомнительных вариантов методом нормирования [Лакин, 1990]. Все значения коэффициента К% (вместе с соответствующим ему ШК и параметром клешни), которые были выше критических максимумов для УПС или ниже критических минимумов для ШПС удаляли из массива и только затем строили графики зависимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ранее было показано, что при разделении крабов-стригунов опилио и Бэрда на широкопалых и узкопалых самцов по коэффициенту морфометрической зрелости, определяемому по соотношению высоты клешни и ШК, существует зона перекрытия, в которой встречались как ШПС, так и УПС [Моисеев и др., 2018]. Поэтому было выдвинуто предположение, что и у *S. angulatus* для всех измеряемых параметров клешни может существовать подобная граничная зона, а её диапазон может варьировать в зависимости от района обитания краба или единицы запаса.

Морфометрические исследования крабов *S. angulatus*

Район I. У крабов *S. angulatus* в подрайоне Центральной части Охотского моря зона перекрытия отсутствовала. Граница между ШПС и УПС проходила для коэффициента морфометрической зрелости, рассчитанному по высоте клешни (КВ%) по значению равному 16 (независимо от метода измерения клешни, см. рис. 2), а для коэффициента морфометрической зрелости рассчитанному по диагонали клешни (КД%) — по значению 35 (рис. 4).

Район II. У крабов из юго-восточной части Северо-Охотоморской подзоны для ВКлВ область перекрытия отсутствовала, граница проходила по значению КВ% равному 16 (рис. 5 б). Для ВКлМ область перекрытия была в диапазоне КВ% 16–17; единственное значение КВ%, зарегистрированное для УПС и равное 17,9 (рис. 5 г), скорее всего, явилось следствием технической ошибки измерения, но не было удалено из-за отсутствия возможности установления ошибки статистическими методами. Для данных по измерению диагонали (ДКл) область перекрытия отсутствовала, граница проходила по значению КД% 35 (рис. 5 е).

Район III. У крабов из района банки Кашеварова Северо-Охотоморской подзоны для ВКлВ область перекрытия отсутствовала, граница проходила по значению КВ%, равному 16 (рис. 6 б). Для ВКлМ область перекрытия была в диапазоне КВ% 15–17 (рис. 6 г). Для ДКл максимальное значение КД% для УПС было равно 35,0 с вероятностью 0,01; для ШПС вероятность равенства КД% значениям, меньшим, чем 35 составила 0,005. Учитывая вышесказанное, полагаем, что и для этого района областью перекрытия можно пренебречь, установив границу между ШПС и УПС, по КД% равную 35 (рис. 6 е).

Район IV. У крабов, из северной части Восточно-Сахалинской подзоны для ВКлВ область перекрытия отсутствовала, граница между ШПС и УПС проходила по значению КВ%, равному 16 (рис. 7 б). Для ВКлМ область перекрытия располагалась в диапазоне КВ% 16–18, причём для ШПС вероятность равенства значению КВ% ≤ 16 составляла

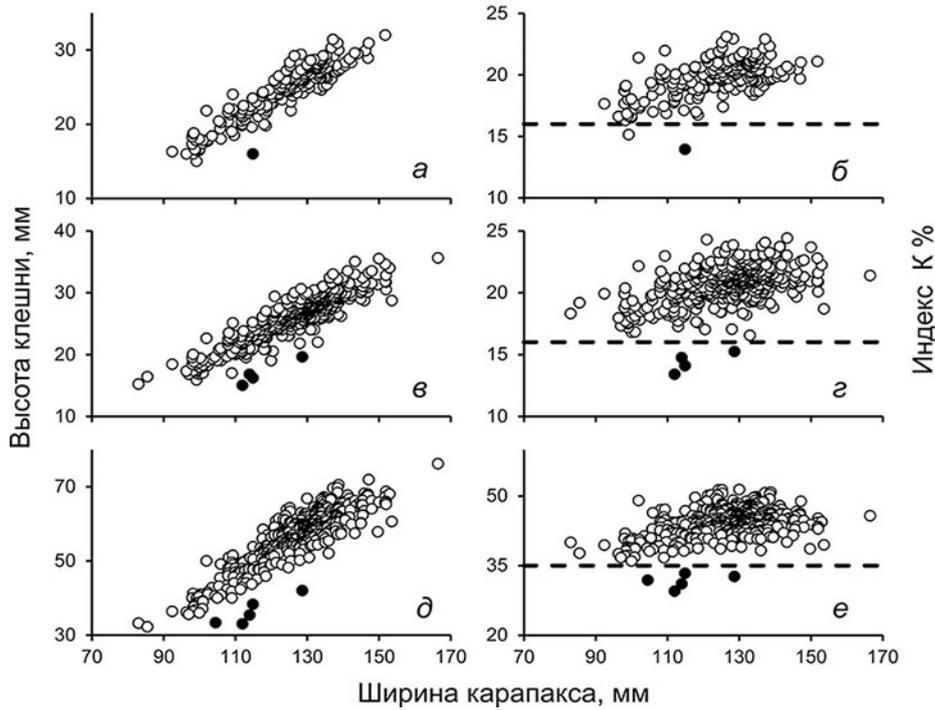


Рис. 4. Соотношение широкопалых (○) и узкопалых (●) самцов краба *C. angulatus* при измерении трёх параметров клешни (ВКлВ, ВКлМ и ДКл) и соответствующих индексов морфометрической зрелости К% в подрайоне Центральная часть Охотского моря.

Слева зависимость параметра клешни от ШК; справа — зависимость соответствующего индекса К% от ШК; а-б — ВКлВ (КВ%), в-г — ВКлМ (КВ%), д-е — ДКл (КД%).

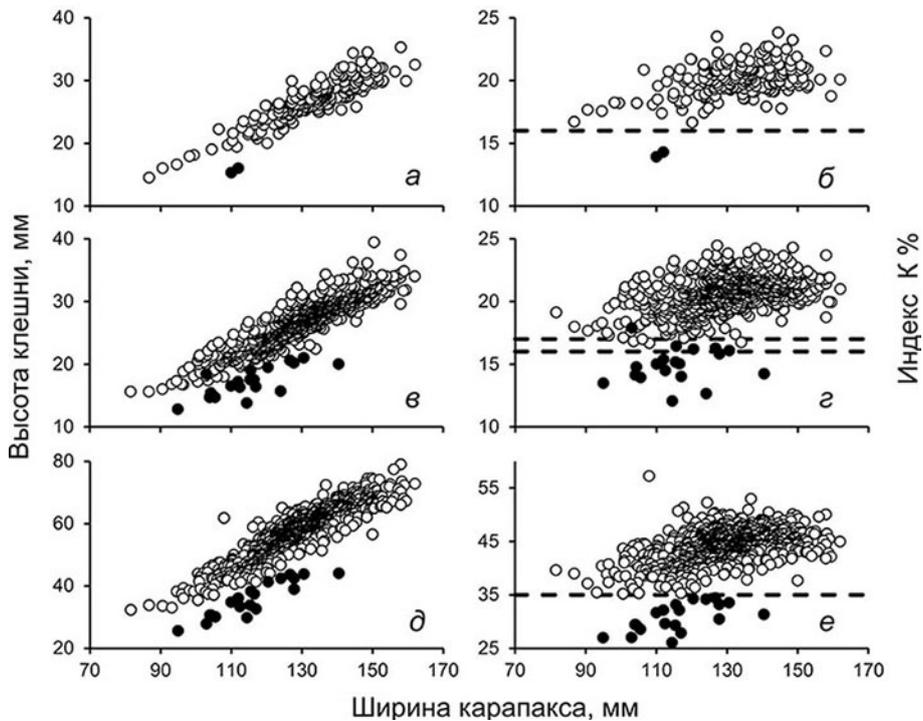


Рис. 5. Соотношение ШПС (○) и УПС (●) краба-стригуна *C. angulatus* при измерении трёх параметров клешни (ВКлВ, ВКлМ и ДКл) — юго-восточная часть Северо-Охотоморской подзоны. Обозначения такие же, как на рис. 4

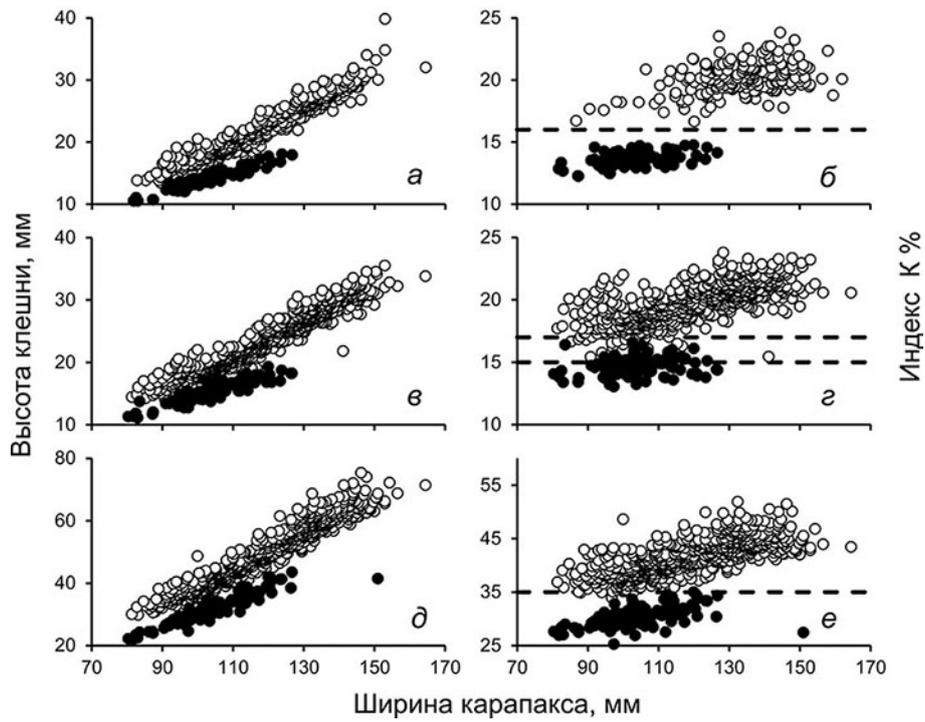


Рис. 6. Соотношение ШПС (○) и УПС (●) краба-стригуна *C. angulatus* при измерении трех параметров клешни (ВКлВ, ВКлМ и ДКл) — район банки Кашеварова Северо-Охотоморской подзоны. Обозначения такие же, как на рис. 4.

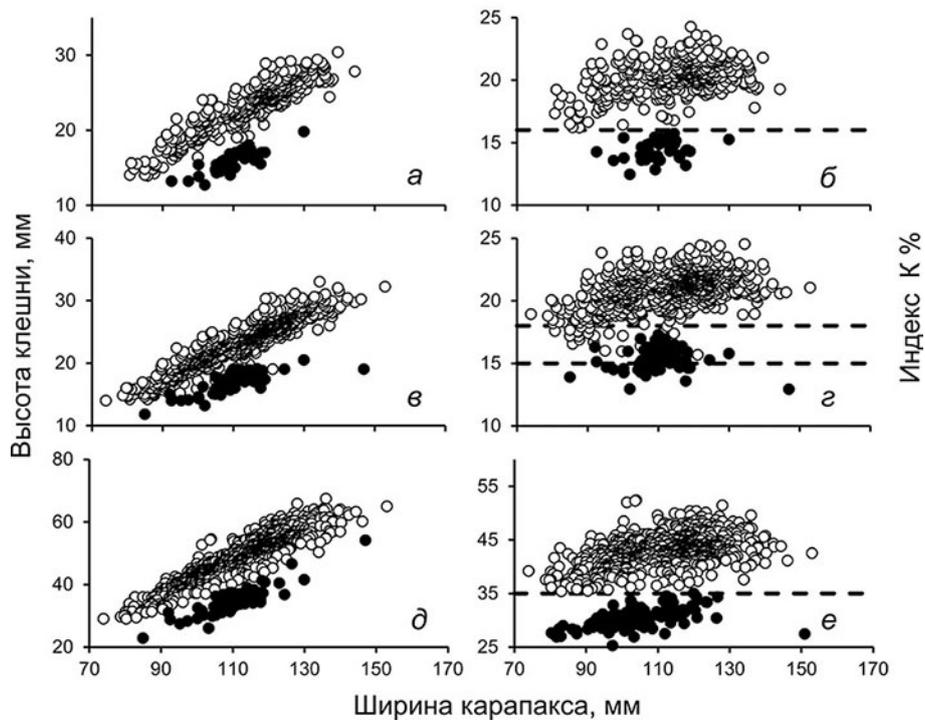


Рис. 7. Соотношение ШПС (○) и УПС (●) краба-стригуна *C. angulatus* при измерении трех параметров клешни (ВКлВ, ВКлМ и ДКл) — северная часть Восточно-Сахалинской подзоны. Обозначения такие же, как на рис. 4.

0,003, а значению меньше 17–0,01. Для ДКл область перекрытия отсутствовала, граница проходила по значению КД%, равному 37 (рис. 7 е). Для УПС вероятность равенства КД% значению ≥ 37 была 0,014.

Учитывая вышеизложенное, представляется, что для *S. angulatus* критические значения коэффициента морфометрической зрелости К%, разделяющие широкопалых и узкопалых самцов в разных районах, одинаковы. Для коэффициента КВ%, рассчитанного по высоте клешни (независимо от учёта шипов см. рис. 2), критическое значение равно 16, а для КД%, рассчитанного по диагонали клешни, это значение равно 35.

Биохимические и физиологические исследования крабов S. angulatus

Перед анализом результатов обработки биохимических и физиологических проб все самцы были разбиты на три группы по значениям коэффициента морфометрической зрелости КВ%. Узкопалые самцы с КВ% ≤ 16 (N=70 экз.), группа с неопределённым статусом ШПС или УПС (далее — самцы переходной зоны или СПЗ) с коэффициентом КВ% 16,1–16,5 (N=14 экз.) и широкопалые самцы с КВ% $> 16,5$ (N=351 экз.). В первой группе содержание белка в гемолимфе (СБГ) и наполнение конечностей мышечной тканью (НКМТ) варьировали от 1,8 до 7,5 г/100мл при среднем значении $4,53 \pm 0,15$ г/100мл и от 15 до 100% при среднем $78,3 \pm 2,3\%$ соответственно. Во второй группе эти показатели составили соответственно 3,3–7,3 при среднем $4,56 \pm 0,27$ г/100мл и 55–95% при

среднем $77,1 \pm 2,4\%$. В третьей группе — СБГ от 1,3 до 7,2 г/100мл при среднем $4,39 \pm 0,06$ г/100 мл, а НКМТ от 15 до 100% при среднем $83,0 \pm 0,8\%$.

Наблюдаемая вариабельность биохимических параметров у узкопалых самцов связана с наличием у них линочного цикла, а у широкопалых — со временем, прошедшим после окончания терминальной линьки. В связи с этим, для каждой группы самцов была рассмотрена динамика средних значений биохимических параметров в зависимости от внешнего состояния карапакса со 2-й до 4-й стадий (табл. 2).

У всех групп наблюдалось равномерное увеличение концентрации белка в гемолимфе от 2-й стадии к 3.2 (от 2 до 5,6 г/100мл) и понижение СБГ в 4-й стадии — до 4 единиц. Динамика наполнения конечностей мышечной тканью у УПС и у ШПС была сходной с динамикой СБГ. НКМТ нарастало от ранних стадий к 3-й поздней (с 30–35 до 90%) и снижалось на 10–15% в 4-й стадии. У самцов переходной зоны на стадии 3.0 НКМТ не отличалось от узкопалых и широкопалых самцов. В дальнейшем же на стадиях 3.1–4 особи СПЗ имели НКМТ на 10% ниже, чем у УПС и ШПС. Начиная со стадии 3.1 у узкопалых самцов и особей из переходной зоны содержание белка в крови было выше, чем у широкопалых в среднем на 0,5 г/100мл. По нашим данным на стадиях 3.1–4 особям СПЗ свойственен быстрый темп синтеза белка, но одновременно наблюдается дефицит роста мышечной массы по сравнению с УПС и ШПС.

Таблица 2. Средние значения содержания белка в гемолимфе и наполнение конечностей мышечной тканью в зависимости от внешнего состояния карапакса

Состояние карапакса, стадия	Узкопалые самцы, КВ% $\leq 16,0$		Самцы переходной зоны, КВ%=16,1–16,5		Широкопалые самцы, КВ% $\geq 16,6$	
	СБГ, г/100 мл	НКМТ, %	СБГ, г/100 мл	НКМТ, %	СБГ, г/100 мл	НКМТ, %
2	2,24	37,4	2	35	2,04	35
3.0	3,86	74,0	3,80	77,5	3,40	73,6
3.1	4,97	86,0	4,48	77,3	4,32	86,3
3.2	5,55	90,3	5,57	81,7	5,14	89,4
4	4	76,3	4,20	70,7	3,64	80,7

ОБСУЖДЕНИЕ

Учитывая отсутствие у краба *S. angulatus* пространственных различий в соотношении параметров клешни и ширины карапакса, мы объединили имеющиеся выборки из разных районов для удобства их дальнейшего анализа и интерпретации.

Коэффициент морфометрической зрелости К%

Для краба *S. angulatus* наиболее стабильным граничным значением, разделяющим узкопалых самцов от широкопалых является индекс коэффициента морфометрической зрелости КВ% рассчитанный по ВКлВ (см. рис. 4–7). Среди 233 узкопалых самцов коэффициент КВ% варьировал от 11,8 до 16,0 при среднем значении 14,0. Среди 1527 широкопалых самцов КВ% был от 16,1 до 26,0 при среднем значении 19,7. В целом, во время терминальной линьки аллометрический прирост высоты клешни по величине коэффициента КВ% варьирует от 4,3 (с минимального значения КВ% у УПС равного 11,8 до минимального КВ% у ШПС 16,1) и до 10,1 (с максимального значения КВ%=15,9

у УПС до максимального КВ%=26,0 у ШПС). Во время терминальной линьки, при переходе УПС в ШПС, наиболее вероятное изменение значения КВ% должно составить не менее чем 5,7 единиц. Эта величина составляет разность средних значений между коэффициентами КВ% ШПС (19,7) и УПС (14,0) и, по-видимому, максимальный прирост значения КВ% не превышает 8–12 единиц.

В целом, у краба *S. angulatus*, по аналогии с *S. opilio* [Моисеев и др., 2018], можно выделить четыре группы самцов с различной степенью функциональной зрелости.

1. УПС с ШК ≤ 90 мм имеющих по высоте клешни КВ% $< 13,5$ или по диагонали КД% ≤ 29 . Вероятно, эта группа самцов сформирована физиологически незрелыми и возможно ещё остающимися ювенильными или созревающими особями, не участвующими в воспроизводстве (рис. 8: группа I).

2. УПС с ШК от 90,1 до 120 мм имеющих КВ% от 12 до 16 или КД% 25–35 (рис. 8: группа II). Мы полагаем, что это — физиологически зрелые самцы, которые могут участвовать в воспроизводстве при отсутствии морфометрически зрелых самцов.

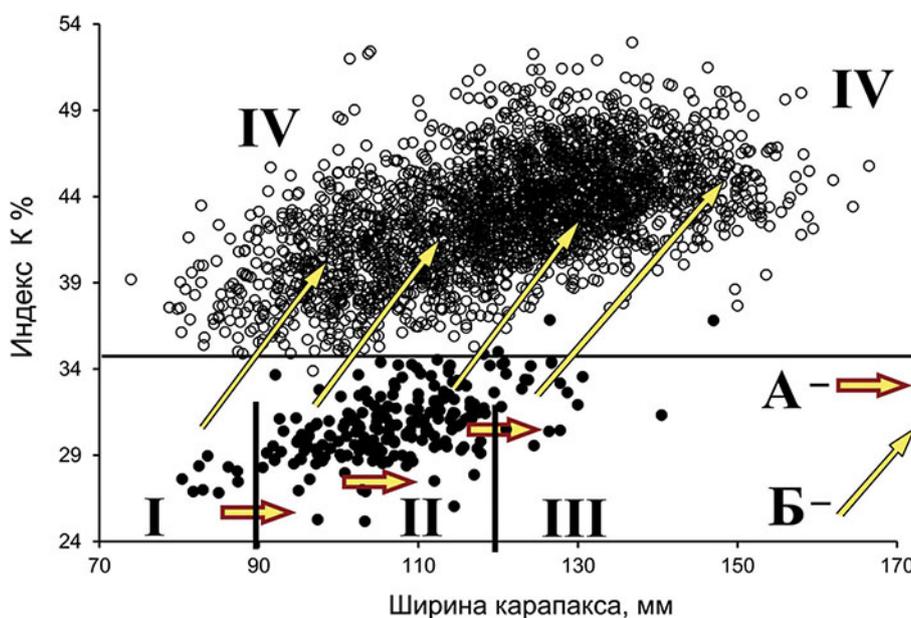


Рис. 8. Взаимосвязь коэффициента морфометрической зрелости (КД% по диагонали клешни) и ширины карапакса для крабов *S. angulatus* в Охотском море.

А — направление изометрического роста узкопалых самцов; Б — направление аллометрического роста после терминальной линьки; I–III — функциональные группы среди узкопалых самцов — физиологически незрелые (I) и физиологически зрелые (II) и крупноразмерные половозрелые (III) УПС; широкопалые самцы — морфометрически и функционально зрелые (IV) особи

3. УПС крупноразмерные физиологически половозрелые особи с ШК более 120 мм имеющих КВ% от 13 до 16 или КД% 29–35 (рис. 8: группа III). Это половозрелые узкопалые крупноразмерные самцы, у которых морфометрические параметры (ШК, ВКл, ДКл и др.) позволяют им успешно участвовать в воспроизводстве при малой численности широкопалых самцов или при их отсутствии.

4. ШПС морфометрически и функционально зрелые особи с ШК 74–167 мм. Широкопалые самцы имеют КВ% >16 или КД% >35 (рис. 8: группа IV). Во время терминальной линьки у этих крабов происходит значительный аллометрический рост клешни по отношению к ШК. В воспроизводстве популяции эта группа самцов является доминантной группой.

Выделение функциональных групп у самцов крабов-стригунов в достаточной мере уже описаны в карцинологической литературе. Авторами обычно рассматриваются две группы крабов — широкопалые и узкопалые самцы и реже три — физиологически незрелые и зрелые УПС и морфометрически зрелые ШПС [Comeau, Conan, 1992; Sainte-Marie et al., 1995; Слизкин, Сафронов, 2000; Михайлов и др., 2003; Tamone et al., 2005; Слизкин, Кобликов, 2010; 2013; 2014; Слизкин и др., 2010 а, б; Мельник и др., 2014; Карасев, 2014; Карасев, Карпинский, 2018]. Анализ распределения коэффициента морфометрической зрелости К% позволяет предположить, что среди выделенных нами 4-х функциональных групп у *S. angulatus* в первых двух группах узкопалых самцов (см. рис. 8: группы I–II) рост может быть как изометрическим, так и аллометрическим, отражающим прохождение терминальной линьки. В третьей группе узкопалых самцов (см. рис. 8: группа III), по-видимому, возможна только терминальная линька с аллометрическим ростом, такие особи, став ШПС, эти самцы имеют максимальные значения коэффициента морфометрической зрелости, как по КВ%, так и по КД%. Подобный сценарий был ранее отмечен для узкопалых самцов краба *S. opilio* [Моисеев и др., 2018].

Биохимические и физиологические особенности при аллометрическом росте

Около 70–90% белка гемолимфы крабов составляет гемоцианин (белок-переносчик кислорода) [Truchot, 1992]. При этом существует тесная корреляция между концентрацией гемоцианина в гемолимфе краба и уровнем наполнения конечностей мышечной тканью. То есть концентрация гемоцианина и/или общего белка крови позволяет судить о двигательной активности краба, а также об активности протекания у него различных физиологических процессов. Ранее, при сравнении динамики содержания белка в крови и наполнения конечностей у краба *S. opilio* было показано, что широкопалые самцы после терминальной линьки на стадиях 2–3.1 (внешнее состояние карапакса) опережают узкопалых самцов по темпу синтеза белка в гемолимфе и росту мышечных тканей. По этим показателям узкопалые самцы выравниваются с ШПС только в стадии 3.2. В 4-й стадии УПС *S. opilio* имеют СБГ выше, чем ШПС, но при этом у первых НКМТ ниже. Подобная вариабельность биохимических параметров у особей УПС объясняется наличием у них личиночного процесса и завершение такового у ШПС [Моисеев и др., 2018].

В отличие от краба-стригуна опилио у крабов *S. angulatus* в трёх рассмотренных нами группах (УПС, самцы переходной зоны и ШПС) — наблюдается иная динамика синтеза белка в гемолимфе и роста НКМТ в различных стадиях внешнего состояния карапакса. Во-первых, в стадиях 3.0–3.2 у всех трёх групп крабов идёт равномерный рост СБГ до максимальных значений и равномерное снижение этого параметра в 4 стадии. Следует отметить, что во всех стадиях состояния карапакса у ШПС *S. angulatus* количество белка ниже, чем у УПС и самцов переходной зоны (СПЗ), в среднем на 0,5 г/100мл. По-видимому, данное отличие связано с повышенной двигательной активностью крабов УПС и СПЗ по сравнению с крабами ШПС и как следствие необходимостью обеспечения кислородом мышечных тканей во время сезонных, нагульных и иных онтогенетических миграций, а также связанных

с ними поведенческих особенностей УПС и СПЗ. Во-вторых, у всех групп *C. angulatus* в стадиях 3.0–3.2 происходит равномерный рост мышечной ткани до максимальных значений, а затем в 4 стадии НКМТ снижается. В 4-й стадии, как у крабов *C. opilio*, так и у *C. angulatus*, у широкопалых самцов наполнение конечностей мышцами было на 5–7% выше, чем у УПС. У особей СПЗ краба *C. angulatus* на поздних стадиях состояния карапакса НКМТ было на 10% ниже, чем у других групп (рис. 9).

Динамика биохимических показателей у особей СПЗ представлена в сравнении с УПС (рис. 9А, В) и с ШПС (рис. 9Б, Г). Особи СПЗ краба *C. angulatus* с коэффициентом КВ%=16,1–16,5, по-видимому, с одной стороны обладают повышенной двигательной активностью и высоким содержанием белка-переносчика кислорода — гемоглобина, с другой стороны у них замедляется рост мышечной ткани в стадиях 3.1–3.2, оставаясь на уровне стадии 3.0, а в стадии 4 значительно снижается — до 70%. Низкие значения НКМТ в 4 стадии у самцов с КВ%=16,1–16,5 (СПЗ) могут косвенно свидетельствовать о том, что у этой группы кра-

бов *C. angulatus* терминальная линька, возможно, ещё не проходила. Исходя из этого предположения, мы полагаем, что в районах с высоким промысловым прессом, при оценке численности крабов *C. angulatus* из расчётов промыслового запаса можно исключать самцов с коэффициентом КВ% 16,1–16,5 (по высоте клешни ВКлВ см. рис. 2). В таких районах промысла данный подход к оценке запаса позволит сохранять высокий потенциал воспроизводства не только за счёт старших некондиционных самцов предэлиминационного возраста, но и за счёт более молодых с КВ% ≤16,5, в настоящее время включаемых в промысловый запас.

Наблюдаемая динамика содержания белка в крови и мышечной массы у крабов зависит от биотических (доступность пищи) и абиотических (температура воды в придонных слоях) условий. Возможно, именно различием в условиях обитания двух близко родственных видов можно объяснить существующие отличия в динамике двух биохимических параметров (см. рис. 9). Если *C. opilio* шельфовый вид с широким диапазоном глубин обитания (эврибатный вид), то *C. angulatus* батимальный вид. Например,

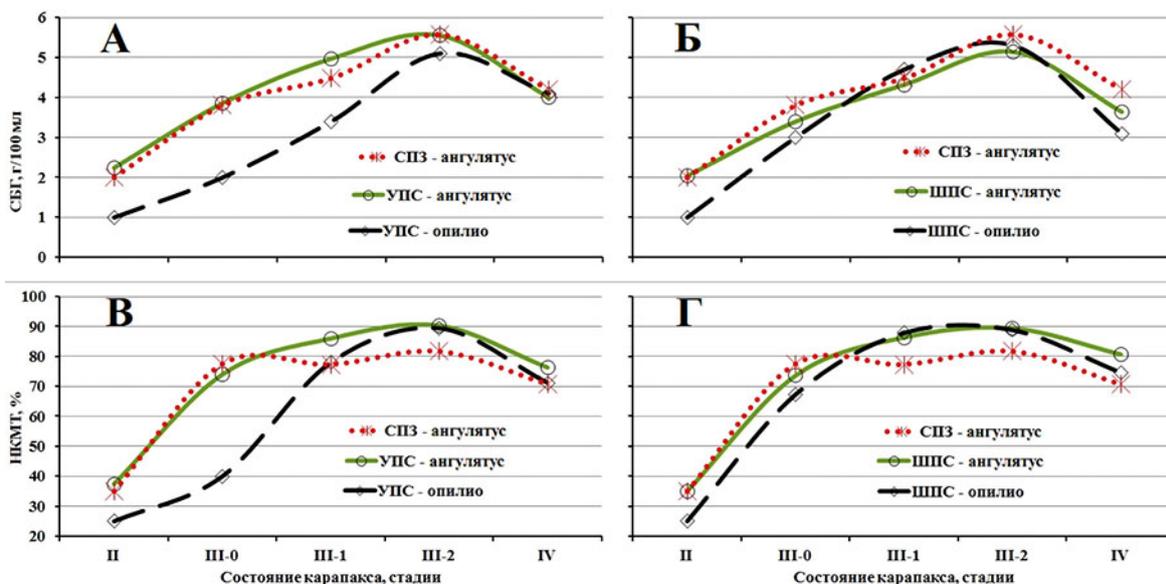


Рис. 9. Сравнение биохимических и физиологических показателей для трех групп краба *C. angulatus*: УПС — КВ%≤16,0; СПЗ — КВ%=16,1–16,5; ШПС — КВ%≥16,6) и для двух групп краба *C. opilio* (по материалам Моисеев и др., 2018, УПС — КВ%≤20; ШПС — КВ%≥20,1

Среднее значение содержания белка в гемолимфе для узкопалых (А) и широкопалых (Б). Среднее значение наполнения конечностей мышечной тканью для УПС (В) и ШПС (Г).

в Охотском море краб *S. opilio* наиболее массово обитает на шельфе и верхней части материкового склона от 100–150 до 350 м, его оптимальные температуры варьируют от $-0,5$ до $+0,5-0,8$ °С [Моисеев, Моисеева, 2016; 2017; 2019]. Кормовой базой для *S. opilio* служит значительная часть населения бентоса. В районах обитания опилио биомасса бентоса составляет от 100 до 400–600 г/м² и более [Савилов, 1961; Виноградов, Нейман, 1969; Кузнецов, 1980; Надточий и др., 2007; Бандурин, Карпинский, 2015]. В районах шельфа с увеличенной концентрацией бентоса плотность распределения ШПС в несколько раз выше, чем УПС. По-видимому, на таких участках нагула происходит внутривидовое соперничество между функциональными группами *S. opilio* за пищу. В этой конкуренции особи ШПС имеют морфометрические преимущества перед УПС и, как следствие, у узкопалых самцов отмечается снижение синтеза белка в гемолимфе и задержка роста мышечной массы. В пользу данного предположения указывают различия в пищевых предпочтениях молодых и взрослых крабов *S. opilio* [Слизкин, 2010]. Основными объектами питания *S. opilio* являются полихеты, моллюски, декаподы, амфиподы, офиуры, морские ежи и другие виды донного сообщества, но если у молодых доминируют только полихеты, то с увеличением размера — полихеты, моллюски и иглокожие.

В северной части Охотского моря в отличие от краба-стригуна опилио доминирующего в зоне шельфа, краб *S. angulatus* в наших уловах встречался на глубинах от 304 до 1150 м. Наибольшая плотность *S. angulatus* отмечалась в диапазоне 460–790 м с узким диапазоном придонных температур в нем от $+2,3-2,5$ до $+2,9$ °С [Моисеев, и др., 2019]. На изобатах обитания *S. angulatus* наблюдается невысокое разнообразие кормовой базы и очень низкая ее плотность, а в пищевом рационе этих крабов преобладают полихеты и моллюски [Надточий и др., 2007; Чучукало и др., 2016]. На материковом склоне Охотского моря общая биомасса бентоса составляет не более 100–50 г/м², а на глубинах около 1000 м может быть менее 5–10 г/м², при этом распределение бентосных животных на

глубинах более 500 м относительно равномерно [Савилов, 1961; Кузнецов, 1980].

Таким образом, в районах скопления *S. opilio* на глубинах 100–350 м наблюдается низкая температура воды ($-0,5-+0,8$ °С) и высокая концентрация кормовой базы, где из-за морфометрических особенностей преимущество в конкуренции за пищу имеют ШПС особи. В отличие от этого в районах обитания *S. angulatus* даже при более высоких температурах ($2,3-2,9$ °С), но при низкой плотности кормовой базы и её более равномерном распределении, особи ШПС уже не имеют морфометрических преимуществ в конкуренции за пищу перед УПС этого вида. Поэтому синтез белка в гемолимфе и рост мышечной массы у всех функциональных групп *S. angulatus* может проходить сравнительно равномерно. Более высокое значение СБГ у узкопалых самцов и у СПЗ было обусловлено тем, что этим животным необходимо иметь более высокую двигательную активность в поиске пищи и в соревновании за нее с ШПС. Более высокую двигательную активность поддерживает более высокая концентрация гемоглобина. Следует отметить, что у *S. angulatus* при внешнем состоянии карапакса в стадиях 3.1–4 у особей СПЗ при высоких параметрах СБГ наблюдалось пониженное значение НКМТ. Это может быть обусловлено обитанием особей СПЗ в районах повышенной концентрации ШПС имеющих преимущество в борьбе за пищу перед особями СПЗ имеющих более низкий коэффициент морфометрической зрелости К%.

Граничные значения коэффициента морфометрической зрелости К%

Применение коэффициента К% позволяет относительно надёжно разделять широкопалых и узкопалых самцов у различных видов крабов-стригунов. Если для самцов *S. opilio* и *S. bairdi* в зависимости от района сбора проб, существует зона перекрытия, где отмечается значительное количество как узкопалых, так и широкопалых самцов [Моисеев и др., 2018], то для самцов *S. angulatus* такая зона практически отсутствует.

Полученные результаты по коэффициенту морфометрической зрелости К% показы-

вают, что для *S. angulatus* можно, во первых, достаточно надёжно разделять узкопалых и широкопалых самцов; во вторых, внутри функциональных групп можно идентифицировать и формировать подгруппы с различным диапазоном коэффициента морфометрической зрелости, как по КВ%, так и по КД% (см. рис. 8); в третьих, для разных районов обитания или единиц запаса Охотского моря, граничные значения коэффициента К% не отличаются — ни по КВ%, ни по КД%.

Роль терминальной линьки в онтогенезе дальневосточных видов крабов-стригунов уже хорошо изучена, а результаты часто применяются с целью выполнения осторожных расчётов промыслового запаса и оценок величины общего допустимого улова (ОДУ) для этих видов. Узкопалых самцов с промысловой ШК исключают из расчётов запаса исходя из того, что эти особи, линия очередной раз, продолжают рост до наступления терминальной линьки [Слизкин и др., 2010 а, б; Слизкин, Кобликов, 2010; 2013; 2014; Карасев, 2014; Буяновский, Горянина, 2018; Карасев, Карпинский, 2018; Сологуб и др., 2018]. Если в предшествующих исследованиях определение и разделение крабов-стригунов на ШПС и УПС проводили только после создания массива данных, то результаты изучения коэффициента морфометрической зрелости К% (как по КВ%, так и по КД%) у *S. angulatus* и других видов крабов-стригунов позволяют это делать ещё на этапе сбора данных при рыбохозяйственных исследованиях.

Значения коэффициента морфометрической зрелости К% можно применять при изучении структуры уловов в экспедиционных условиях на каждой станции и для каждой отдельной особи, как на стадии заполнения полевого журнала биологического анализа, так и при составлении декадных и иных промежуточных рейсовых отчётов. При составлении окончательных отчётов и прогнозных материалов для *S. angulatus*, так же как и для других видов крабов-стригунов [Моисеев и др., 2018], можно выполнять дополнительную обработку данных с помощью дискриминантного анализа. При этом в качестве начальных значений для УПС *S. angulatus* можно вводить величины КВ% ≤ 16

по высоте клешни или КД% ≤ 35 по диагонали; соответственно для ШПС эти значения должны быть >16 или >35 . В целом, применение коэффициента морфометрической зрелости К% позволяет более точно оценить численность *S. angulatus* в каждой выделенной функциональной группе на любой отдельной станции сбора данных и оперативно реализовать их оценку численности в программе «ГИС КартМастер» [Бизиков и др. 2006].

Применение коэффициента морфометрической зрелости К% для оценки мгновенной численности S. angulatus

С помощью коэффициента КВ%, рассчитанного по высоте клешни, было сформировано четыре группы самцов: 1) крупные широкопалые самцы с ШК ≥ 110 мм; 2) маломерные широкопалые самцы с ШК ≤ 109 мм; 3) особи самцов из переходной зоны — СПЗ (см. табл. 2); 4) все узкопалые самцы как с ШК ≥ 110 мм, так и с ШК ≤ 109 мм. В районе исследований с помощью программы «ГИС КартМастер» было построено распределение выделенных групп самцов и самок с реализацией их оценки мгновенной численности (рис. 10, табл. 3). Если самцы встречались практически по всему району исследований, то самки *S. angulatus* традиционно встречались редко, поэтому, их оценка мгновенной численности (около 0,023 млн экз.) с помощью ловушек крайне неточная и приближительная.

Следует заметить, что самки *S. angulatus* относительно часто встречались на западном склоне б. Кашеварова в районах III и IV (рис. 10), что указывает на наличие здесь локальных зон воспроизводства для этого вида. По данным Е.А. Метелёва с соавторами [2017] в 2015 г. самки *S. angulatus* иногда встречались в районе I, причём 75% встречавшихся в прилове самок были ювенильными особями. Возможно, к 2018 г. молодое поколение этих самок стало половозрелым и этим можно объяснить повышенную плотность широкопалых самцов в наших уловах в Центральном подрайоне Охотского моря.

Крупные широкопалые самцы (ШК ≥ 110 мм эта группа наиболее востре-

бована промыслом) *C. angulatus* встречались повсеместно в верхней части материкового склона Охотского моря. Было отмечено три скопления таких самцов, из них два располагались на участках, где чаще встречались самки (рис. 10). Самцы узкопалые, маломерные широкопалые (≤ 109 мм) и особи СПЗ встречались мозаично в основном в северной части исследований. В районах I и II основную долю уловов составляли промысловые (крупноразмерные) особи ШПС — 83 и 87% соответственно, средняя плотность была 0,3–0,35 тыс. экз./км², а максимальная плотность таких ШПС наблюдалась в 4-м районе — более 1 тыс. экз./км² (рис. 10; табл. 3). В районах III и IV наблюдалась высокая доля маломерных ШПС с ШК ≤ 109 мм — до 20–30%, а особи СПЗ чаще

встречались в районе III на западных склонах банки Кашеварова.

Неравномерность распределения среди различных групп самцов *C. angulatus* возможно обусловлена тем, что за последние 8–10 лет в районах III и IV (см. рис. 1) шёл интенсивный рост добычи *C. angulatus*, а районы I и II до последнего времени промыслом не осваивались, оставаясь в нетронутом состоянии. По мнению А.Г. Слизкина с соавторами [2010 а, б] неравномерная промышленная нагрузка на крабов-стригунов может создавать диспропорцию между численностью широкопалых и узкопалых самцов. Высокий промысловый пресс на крабов *C. angulatus* в районе III и в меньшей степени в IV, по-видимому, повлиял на низкие показатели плотности распределения

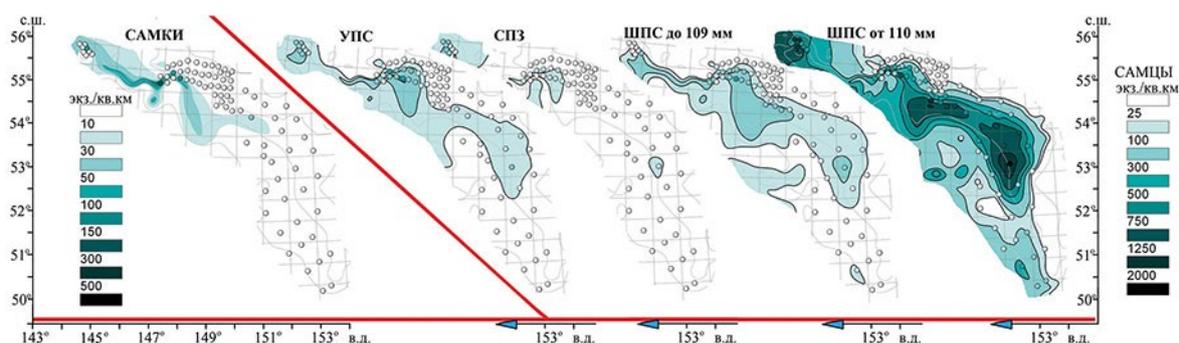


Рис. 10. Распределение различных функциональных групп самцов краба *C. angulatus* и его самок летом 2018 г. (схему расположения станций по районам I–IV см. на рис. 1).

Таблица 3. Оценка мгновенной численности краба-стригуна ангулятуса (*C. angulatus*) с учётом коэффициента морфометрической зрелости (K%)

Район	Кол-во	ШПС*				УПС**	Самцы, все	Самки, млн экз.
		тыс. кв. км	%	≥ 110 мм	< 110 мм			
I	7,9	млн экз.	2,432	0,422	0,038	0,051	2,944	—
		%	82,61	14,35	1,30	1,74		
II	78,5	млн экз.	29,118	2,315	0,523	1,419	33,374	0,002
		%	87,25	6,94	1,57	4,25		
III	7,3	млн экз.	2,048	0,845	0,175	1,152	4,22	0,011
		%	48,53	20,03	4,15	27,29		
IV	0,75	млн экз.	0,785	0,396	0,013	0,137	1,332	0,01
		%	58,93	29,76	0,99	10,32		
В целом	94,45	млн экз.	34,383	3,979	0,749	2,759	41,87	0,023
		%	65,80	18,75	2,22	13,24		

Примечание: * — ШПС разделены на две группы кондиционного и некондиционного размера; ** — все узкопалые особи из оценки промысловой численности исключены

ШПС в этих районах в 2018 г. В целом, оценка мгновенной численности всех самцов *S. angulatus* на обследованной акватории составила 42 млн экз. (табл. 3).

Таким образом, применение коэффициента морфометрической зрелости $K\%$ может эффективно использоваться в рыбохозяйственных исследованиях с целью более объективного определения численности различных функциональных групп крабов-стригунов. При необходимости полученные значения можно оперативно вводить в расчёты для оценки промыслового запаса и величины ОДУ для различных единиц запаса крабов-стригунов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Применение коэффициента морфометрической зрелости ($K\%$) у самцов краба *S. angulatus* позволяет выделить четыре функциональные группы: 1) узкопалые физиологически незрелые самцы с ШК ≤ 90 мм, $KВ\% > 13,5$ по высоте клешни (ВКл) или $KД\% > 29$ по диагонали (ДКл), это ювенильные или созревающие особи не участвующие в воспроизводстве; 2) узкопалые физиологически зрелые самцы с ШК 90,1–120 мм ($KВ\% 12–16$ или $KД\% 25–35$), они участвуют в воспроизводстве при отсутствии морфометрически зрелых самцов; 3) узкопалые крупноразмерные физиологически половозрелые самцы с ШК > 120 мм ($KВ\% 13–16$ или $KД\% 29–35$), морфометрические параметры (ШК, ВКл, ДКл и др.) позволяют им успешно участвовать в воспроизводстве в условиях малочисленности или отсутствия широкопалых самцов; 4) широкопалые морфометрически и функционально зрелые самцы с ШК 74–167 мм ($KВ\% > 16$ или $KД\% > 35$), в воспроизводстве популяции эта группа самцов является доминантной.

Для *S. angulatus* аллометрия роста клешни, возможно, проявляется не только во время терминальной линьки, но и на более раннем этапе онтогенеза, вероятно, при физиологическом созревании (см. рис. 8) узкопалых самцов. Вероятно, в общей схеме роста и созревания самцов существует несколько альтернативных вариантов, отличающихся степенью прироста параметров

клешни по отношению к ширине карапакса. В зависимости от абиотических и биотических условий в районе обитания краба один из вариантов становится наиболее предпочтительным.

Данные по аллометрии краба *S. angulatus* могут быть использованы для оценки численности промысловой части запаса. У *S. angulatus* коэффициент морфометрической зрелости имеет граничное значение $KВ\% = 16$ по высоте клешни (без шипов) или $KД\% = 35$ по диагонали клешни, которые позволяют достоверно разделить узкопалых и широкопалых самцов.

В районах с высокой эксплуатацией промыслового запаса *S. angulatus* (например, районы III и IV см. рис. 1) при осторожном подходе к оценке объемов ОДУ предлагаем в расчетах учитывать только численность широкопалых самцов с промысловой ШК и имеющих коэффициент морфометрической зрелости $KВ\% > 16,5$ (по высоте клешни без шипов) или $KД\% > 36$ (по диагонали клешни).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность и благодарность экипажу НИС «Зодиак» и сотруднику ТИНРО М.В. Петренко за помощь и активное содействие в сборе научной информации.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Д.О., Буяновский А.И. 2015. Крабы-стригуны: проблемы определения промыслового запаса и пополнения // Промысловые беспозвоночные. VIII Всерос. науч. конф. по промысловым беспозвоночным. Мат. докл. Калининград: КГТУ. С. 49–51.
- Алексеев Д.О., Буяновский А.И., Бизиков В.А. 2017. Принципы единой стратегии регулирования промысла крабов и крабоидов в морях России // Вопросы рыболовства. Т. 18. № 1. С. 21–41.
- Бандурин К.В., Карпинский М.Г. 2015. Креветки северной части Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО. 214 с.
- Бизиков В.А., Гончаров С.М., Поляков А.В. 2006. Новая географическая информационная система «КартМастер» для обработки данных биоресурсных съёмов // VII Всерос. конф. по пром.

- беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова), Мурманск, 9–13 октября 2006 г. М.: Изд-во ВНИРО. С. 18–24.
- Буяновский А.И., Алексеев Д.О. 2017. Промысловая статистика как индикатор состояния запаса промысловых беспозвоночных // Вопросы рыболовства. Т. 18, № 3. С. 368–382.
- Буяновский А.И., Горянина С.В. 2018. Возрастной состав самцов краба-стригуна опилио из ловушечных уловов в Баренцевом море // Вопросы рыболовства. Т. 19, № 3. С. 327–342.
- Виноградов Л.Г., Нейман А.А. 1969. Донное население шельфа восточной части Охотского моря и некоторые черты биологии камчатского краба // Океанология. Т. 9, Вып. 2. С. 329–340.
- Иванов Б.Г., Соколов В.И. 1997. Краб-стригун *Chionoecetes opilio* (Crustacea Decapoda, Brachyura Majidae) в Охотском и Беринговом морях // Arthropoda Selecta. Т. 6, вып. 3–4. С. 63–86.
- Иванов П.Ю. 2010. К вопросу оценки численности пополнения промыслового запаса краба-стригуна Бэрда (*Chionoecetes bairdi* Rathbun) по данным учётных ловушечных съёмки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 18. С. 18–21.
- Карасев А.Н. 2014. Краб-стригун опилио северной части Охотского моря (особенности биологии, запасы, промысел). Магадан: Новая полиграфия. 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.
- Кузнецов А.П. 1980. Экология донных сообществ Мирового океана (Трофическая структура морской донной фауны). М.: Наука. 244 с.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высшая школа 352 с.
- 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., Абаев А.Д., Клинушкин С.В., Васильев А.Г. 2017. Распределение и численность промысловых видов крабов в центральной части Охотского моря // Труды ВНИРО. Т. 165. С. 3–12.
- Михайлов В.И., Бандурин К.В., Горничных А.В., Карасев А.Н. 2003. Промысловые беспозвоночные шельфа и континентального склона северной части Охотского моря. Магадан: МагаданНИРО. 284 с.
- Моисеев С.И. 2003. Изучение производительности крабовых ловушек различного типа в прибрежной зоне Баренцева моря // Труды ВНИРО. Т. 142. С. 178–191
- Моисеев С.И., Буяновский А.И., Моисеева С.А. 2018. Определение широкопалости у крабов-стригунов рода *Chionoecetes* в полевых условиях // Труды ВНИРО. Т. 172. С. 6–26.
- Моисеев С.И., Деминов А.Н., Клинушкин С.В., Моисеева С.А. 2019. Материалы изучения глубоководных промысловых крабов в центральной части Охотского моря в июне-июле 2018 г. // Труды ВНИРО. Т. 175. С. 200–207.
- Моисеев С.И., Моисеева С.А. 2016. Материалы оперативных исследований промысловых крабов в Охотском море весной 2016 г. // Труды ВНИРО. Т. 163. С. 172–178.
- Моисеев С.И., Моисеева С.А. 2017. Мониторинг промысловых крабов в Охотском море в осенне-зимний период 2016 г. // Труды ВНИРО. Т. 165. С. 176–184.
- Моисеев С.И., Моисеева С.А. 2019. Исследования доминирующих промысловых видов крабов Охотского моря осенью 2018 г. и весной 2019 г. // Труды ВНИРО. Т. 177. С. 204–214.
- Моисеев С.И., Моисеева С.А., Лантева А.М. 2012. Изменение показателей гемолимфы у крабов-стригунов вследствие стресса, вызываемого ловушечным промыслом // Вопросы рыболовства. Т. 13, № 1 (49). С. 125–144.
- Надточий В.А., Будникова Л.Л., Безруков Р.Г. 2007. Некоторые результаты бонитировки бентоса в российских водах дальневосточных морей: состав и количественное распределение (Охотское море) // Известия ТИНРО. Т. 149. С. 310–337.
- Первеева Е.Р. 2015. Личиночный цикл батиального краба-стригуна *Chionoecetes angulatus* в водах Восточного Сахалина // Вопросы рыболовства. Т. 16, № 2. С. 193–206.
- Савилов А.И. 1961. Экологическая характеристика донных сообществ беспозвоночных Охотского моря // Труды ИО АН СССР. Т. 46. С. 3–84.
- Слизкин, А.Г. 2010. Атлас-определитель крабов и креветок дальневосточных морей России. Владивосток: ТИНРО-Центр. 256 с.
- Слизкин А.Г., Кобликов В.Н. 2010. Некоторые черты биологии и особенности промысла японского краба-стригуна (*Chionoecetes japonicus*): обоснование промысловой меры // Вопросы рыболовства. Т. 11, № 3(43). С. 428–441.
- Слизкин А.Г., Кобликов В.Н. 2013. Динамика биологических параметров, распределение и некоторые вопросы прогнозирования состояния запасов краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* в южной части подзоны Приморье // Известия ТИНРО. Т. 175. С. 26–41.
- Слизкин А.Г., Кобликов В.Н. 2014. Морфометрический критерий половой и функциональной зрелости, прогнозирование запасов и пополнения краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* в южной части подзоны приморье // Известия ТИНРО. Т. 178. С. 124–134.
- Слизкин А.Г., Кобликов В.Н., Федотов П.А. 2010а. К методике оценки запасов и доли изъятия глубоководных крабов рода *Chionoecetes* по данным

- ловушечных съёмки // Известия ТИНРО. Т. 160. С. 24–43.
- Слизкин А.Г., Федотов П.А., Деминов А.Н., Первеева Е.А. 2010б. К оценке промысловых запасов и возможного вылова краба-стригуна *Chionoecetes angulatus* в водах восточного Сахалина // Известия ТИНРО. Т. 163. С. 207–216.
- Слизкин А.Г., Сафронов С.Г. 2000. Промысловые крабы прикамчатских вод. Петропавловск-Камчатский: Северная Пацифика. 180 с.
- Сологуб Д.О., Алексеев Д.О., Горянина С.В. 2018. Пространственное распределение функциональных групп баренцевоморской популяции краба-стригуна опилио в районе его промысла в 2013–2017 гг. // Труды ВНИРО. Т. 172. С. 49–69.
- Чучукало В.И., Надточий В.А., Напазаков В.В., Борилко О.Ю., Нужденко С.А. 2016. Питание и некоторые черты экологии крабов равношипного *Lithodes aequispinus* и угловатого *Chionoecetes angulatus* в водах северо-западной камчатки в осенний период // Морской биологический журнал. Т. 1. № 2. С. 51–60.
- Comeau M., Conan G.Y. 1992. Morphometry and gonad maturity of male snow crab, *Chionoecetes opilio* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 49. P. 2460–2468.
- Conan G., Comeau M. 1986. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 43. P. 1710–1719.
- Dawe E.G., Mullett D.R., Moriyasu M., Wade E. 2012. Effects of temperature on size-at-terminal molt and molting frequency in snow crab *Chionoecetes opilio* from two Canadian Atlantic ecosystems // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 469. P. 279–296.
- Jadamec L.S., Donaldson W.E., Cullenberg P. 1999. Biological field techniques for *Chionoecetes* crabs // Alaska Sea Grant College Program Report AK-SG-99-02. (Univ. Alaska, Fairbanks, AK. doi:10.4027/bftcc.1999). 80 p.
- Lovrich G.A., Sainte-Marie B., Smith B.D. 1995. Depth distribution and seasonal movements of *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) in Baie Sainte-Marguerite, Gulf of Saint Lawrence // Can. J. Zool. Vol. 73. P. 1712–1726.
- Miller R.J., Watson J. 1976. Growth per molt and limb regeneration in the spidercrab, *Chionoecetes opilio* // J. Fish. Res. Board Can. V. 33. P. 1644–1649.
- Moiseev S.I., Moiseeva S.A., Ryazanova T.V., Lapteva A.M. 2013. Effects of pot fishing on the physical condition of snow crabs (*Chionoecetes opilio*) and southern Tanner crabs (*Chionoecetes bairdi*) // Fish. Bull. V. 111. P. 233–251.
- Otto R.S. 1998. Assessment of the eastern Bering Sea snow crab *Chionoecetes opilio* stock under the terminal molting hypothesis // Proc. of the North Pacific Symp. on Invertebrate Stock Assessment and Management: Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. № 125. P. 109–124.
- Paul A.J., Paul J.M. 1995. Molting of functionally mature male *Chionoecetes bairdi* Rathbun (Decapoda: Majidae) and changes in carapace and chela measurements // J. Crustac. Biol. Vol. 15. № 4. P. 686–692.
- Sainte-Marie B., Raymond S., Brêthes J.C. 1995. Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 52. P. 903–924.
- Tamone S.L., Adams M.M., Dutton J.M. 2005. Effect of Eyestalk-Ablation on Circulating Ecdysteroids in Hemolymph of Snow Crabs, *Chionoecetes opilio*: Physiological Evidence for a Terminal Molt // Integr. Comp. Biol. V. 45. P. 166–171.
- Truchot J.P. 1992. Respiratory function of arthropod hemocyanins // Adv. Comp. Environ. Physiol. V. 13. P. 377–410.

Поступила в редакцию 09.04.2020 г.
Принята после рецензии 26.04.2020 г.

Commercial species
and their biology**Application of the morphometric maturity
coefficient to determine terminal molt in the crab
Chionoecetes angulatus from the Okhotsk Sea**S.I. Moiseev¹, A.I. Buyanovsky¹, A.N. Deminov², S.V. Klinushkin³, S.A. Moiseeva⁴¹ Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI «VNIRO»), Moscow, Russia² Pacific Branch of FSBSI «VNIRO» («TINRO»), Vladivostok, Russia³ Magadan Branch of FSBSI «VNIRO» («MagadanNIRO»), Magadan, Russia⁴ Institute of Cell Biophysics (FSBIS «ICB RAS»), Pushchino, Moscow reg., Russia

Results of studies on the relationship between the claw morphometric parameters and the carapace width (CW) of the triangle crab (*Chionoecetes angulatus*) crab from the Sea of Okhotsk presented. For the operational screening and separation of males into morphometrically mature (MM – large-clawed) and immature (MI – small-clawed) species, it is proposed to use the coefficient of morphometric maturity (K%). This coefficient can be defined as the ratio of claw height to carapace width (KH%) or as the ratio of claw diagonal to carapace width (KD%), expressed as a percentage. When assessing the coefficient of morphometric maturity (K%), the boundary value for KH% is 16, and for KD% it is 35, which allows reliable identification of large-clawed (MM) males at K% values above the boundary values, and small-clawed (MI) males at K% values below the boundary values. Four functional groups were distinguished in males of *C. angulatus*: 1) MI physiologically immature — CW ≤90 mm, KH% <13.5, and KD% ≤29; 2) MI physiologically mature — CW 90.1–120 mm, KH% 12–16 and KD% 25–35; 3) MI large-sized physiologically sexually mature — CW >120 mm, KH% 13–16 and KD% 29–35; 4) MM morphometrically and functionally mature — CW 74–167 mm, KH% >16 and KD% >35. The correlation of the onset of morphometric maturity with biochemical parameters of hemolymph and with the development of muscle tissue is discussed. For various functional groups of males *C. angulatus*, an abundance estimate was implemented taking into account the K% coefficient.

Keywords: *Chionoecetes angulatus*, distribution, terminal molt, broad-toed, narrow-toed, morphometric coefficient of maturity, protein, hemolymph, muscles.

DOI: 10.36038/2307-3497-2020-179-5-25

REFERENCES

- Alekseev D. O., Buyanovskij A. I. 2015. Kraby-striguny: problemy opredeleniya promyslovogo zapasa i popolneniya [Snow crabs: stock & recruitment estimation problem] // Promyslovye bespozvonochnye. VIII Vseross. nauch. konf. po promyslovym bespozvonochnym. Mat. dokl. Kaliningrad: KGTU. S. 49–51.
- Alekseyev D. O., Buyanovskiy A. I., Bizikov V. A. 2017. Printsipy edinoy strategii regulirovaniya promysla krabov i kraboidov v moryakh Rossii [General organizing principles of a unified strategy for managing crabs and king crabs fishery in the seas of Russia] // Voprosy rybolovstva. 2017. T. 18. № 1. S. 21–41.
- Bandurin K. V., Karpinsky M. G. 2015. Krevetki severnoj chasti Ohotskogo moray [Shrimps and prawns of the

- northern part Sea of Okhotsk]. M.: Izd-vo VNIRO. 214 p.
- Bizikov V.A., Goncharov S.M., Polyakov A.V. 2006. Novaya geograficheskaya informatsionnaya sistema «KartMaster» dlya obrabotki dannyh bioresursnyh s'emok [GIS "Cartmaster"— new geographical information system for processing the data of hydrological surveys] // Mat. VII Vseros. konf. po prom. bespozvonochnym (pamyati B.G. Ivanova). Murmansk, 9–13 oktyabrya 2006 g. M.: Izd-vo VNIRO. S. 18–24.
- Buyanovskij A.I., Alekseev D.O. 2017. Promyslovaya statistika kak indikator sostoyaniya zapasa promyslovyh bespozvonochnyh [Fisheries statistics as indicator of stock assessment of marine invertebrates] // Voprosy rybolovstva. T. 18. № 3. S. 368–382.
- Buyanovsky A.I., Goryanina S.V. 2018. Vozrastnoj sostav samcov kraba-striguna opilio iz lovushechnykh ulovov v Barencevom more [Age composition of the male snow crabs in the trap catches of the Barents Sea] // Voprosy rybolovstva. T. 19. № 3. S. 327–342.
- Vinogradov L.G., Neyman A.A. 1969. Donnoe naselenie shel'fa vostochnoj chasti Ohotskogo morya i nekotorye cherty biologii kamchatskogo kraba [The bottom population of the shelf of east part of the Sea of Okhotsk and some biological features of the king crab] // Okeanologiya. T.9. Vyp. 2. S. 329–340.
- Ivanov B.G., Sokolov V.I. 1997. Krab-strigun *Chionoecetes opilio* (Crustacea Decapoda, Brachyura Majidae) v Ohotskom i Beringovom moryah [Snow crab *Chionoecetes opilio* (Crustacea Decapoda Brachyura Majidae) in the Okhotsk and Bering Seas] // Arthropoda Selecta. T. 6. Vyp. 3–4. S. 63–86.
- Ivanov P. Yu. 2010. K voprosu ocenki chislennosti popolneniya promyslovogo zapasa kraba-striguna Behrda (*Chionoecetes bairdi* Rathbun) po dannykh uchetykh lovushechnykh s'emok [On the issue of the evaluation of recruitment abundance and the forecast of stock abundance of tanner crab (*Chionoecetes bairdi* Rathbun) on the data of trap surveys] // Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoj chasti Tihogo okeana. Vyp. 18. S. 18–21.
- Karasyov A.N. 2014. Krab-strigun opilio severnoj chasti Ohotskogo morya (osobennosti biologii, zapasy, promysel) [Snow crab *Chionoecetes opilio* of the northern part of the Sea of Okhotsk (features of biology, stocks, fishery)]. Magadan: Novaya poligrafija. 194 s.
- Karasev A.N., Karpinsky M.G. 2018. Prostranstvennoe raspredelenie i funkcional'naya struktura areala kraba-striguna opilio v severnoj chasti Ohotskogo morya [Spatial distribution and functional structure of the snow crab area in the Northern part of the Okhotsk Sea] // Trudy VNIRO. T. 172. S. 27–48.
- Kuznetsov A.P. 1980. Ekologiya donnykh soobshchestv Mirovogo okeana [Ecology of bottom communities Of the world ocean]. M.: Nauka. 244 s.
- Lakin G.F. 1990. Biometriya [Biometrics]. M.: Vyshaya shkola 352 s.
- Mel'nik A.M., Abaev A.D., Vasil'ev A.G., Klinushkin S.V., Metelev E.A. 2014. Kraby i kraboidy severnoj chasti Okhotskogo moray [Crabs and king crabs of the northern part of the Okhotsk Sea]. Magadan: MagadanNIRO. 198 s.
- Metelyov E.A., Abaev A.D., Klinushkin S.V., Vasilyev A.G. 2017. Raspredelenie i chislennost' promyslovyh vidov krabov v central'noj chasti Ohotskogo morya [Commercial crabs distribution and number in the central part of the Sea of Okhotsk] // Trudy VNIRO. T. 165. S. 3–12.
- Mikhajlov V.I., Bandurin K.V., Gornichnykh A.V., Karasev A.N. 2003. Promyslovye bespozvonochnye shel'fa i materikovogo sklona severnoj chasti Okhotskogo morya [Commercial invertebrates of shelf and continental slope of the northern part of the Okhotsk sea]. Magadan: MagadanNIRO. 284 s.
- Moiseev S.I. 2003. Izuchenie proizvoditel'nosti krabovykh lovushek razlichnogo tipa v pribrezhnoj zone Barentseva morya [A study of effectiveness of different crab pots in coastal zone of the Barents Sea] // Trudy VNIRO. T. 142. S. 178–191.
- Moiseev S.I., Buyanovskij A.I., Moiseeva S.A. 2018. Opredelenie shirokopalosti u krabov-strigunov roda *Chionoecetes* v polevykh usloviyakh [Determination of the terminal molt of the snow and tanner crabs in the field] // Trudy VNIRO. T. 172. S. 6–26.
- Moiseev S.I., Deminov A.N., Klinushkin S.V., Moiseeva S.A. 2019. Materialy izucheniya glubokovodnykh promyslovyh krabov v centralnoj chasti Ohotskogo morya v iyune-iyule 2018 g. [Materials of study of deep-sea commercial crabs in the Central part of the sea of Okhotsk in June-July 2018] // Trudy VNIRO. T. 175. S. 200–207.
- Moiseev S.I., Moiseeva S.A. 2016. Materialy operativnykh issledovaniy promyslovyh krabov v oxotskom more vesnoj 2016 g. [Materials operational research fishing for crabs in the Sea of Okhotsk in the spring of 2016] // Trudy VNIRO. T. 163. S. 172–178.
- Moiseev S.I., Moiseeva S.A. 2017. Monitoring promyslovykh krabov v Okhotskom more v osenne-zimnij period 2016 g. [Monitoring of commercial crabs in the Sea of Okhotsk during the autumn-winter period 2016.] // Trudy VNIRO. T. 165. S. 176–184.
- Moiseev S.I., Moiseeva S.A. 2019. Issledovaniya dominiruyushchih promyslovyh vidov krabov Ohotskogo morya osenyu 2018 g. i vesnoj 2019 g. [Studies of the dominant commercial species of crabs of the Sea of Okhotsk in autumn 2018 and spring 2019] // Trudy VNIRO. T. 177. S. 204–214.
- Moiseev S.I., Moiseeva S.A., Lapteva A.M. 2012. Izmenenie pokazatelej gemolimfy u krabov-strigunov vsledstvie stressa, vyzyvayemogo lovushechnym promyslom [Change of hemolymph parameters in Tanner crabs due to the stress caused by fishing with crab pots] // Voprosy rybolovstva. T. 13. № 1 (49). S. 125–144.
- Nadochy V.A., Budnikova L.L., Bezrukov R.G. 2007. Nekotorye rezul'taty bonitirovki bentosa v rossijskikh vodah dal'nevostochnykh morej: sostav

- i kolichestvennoe raspredelenie (Ohotskoe more) [Some results of benthos voluation in Russian waters of the Far Eastern Seas: composition and quantitative distribution (Okhotsk Sea)] // *Izvestiya TINRO*. T. 149. P. 310–337.
- Perveeva E.R.* 2015. Lichinochnyj cikl batial'nogo kraba-striguna *Chionoecetes angulatus* v vodah Vostochnogo Sahalina [Molting cycle of deep snow crab *Chionoecetes angulatus* in the Eastern Sakhalin waters] // *Voprosy rybolovstva*. T. 16. № 2. S. 193–206.
- Savilov A.I.* 1961. Ekologicheskaya karakteristika donnyh soobshchestv bespozvonochnyh Ohotskogo morya [Ecologic characteristics of the bottom communities of invertebrates in the Okhotsk Sea] // *Trudy IO AN SSSR*. T. 46. S. 3–84.
- Slizkin, A.G.* 2010. Atlas-opredelitel krabov i krevetok dalnevostochnyh morej Rossii [Atlas-determinant of crabs and shrimps of the Far Eastern seas of Russia] // Vladivostok: TINRO-Center. 256 s.
- Slizkin A.G., Koblikov V.N.* 2010. Nekotorye cherty biologii i osobennosti promysla yaponskogo kraba-striguna (*Chionoecetes japonicus*): obosnovanie promyslovoj mery [Some features of biology and feature of extraction of beni-zuwai crab crab (*Chionoecetes japonicus*): the substantiation of fishing measure] // *Fishing of problems*. V. 11. № 3(43). P. 428–441.
- Slizkin A.G., Koblikov V.N.* 2013. Dinamika biologicheskikh parametrov, raspredelenie i nekotorye voprosy prognozirovaniya sostoyaniya zapasov kraba-striguna opilio *Chionoecetes opilio* v yuzhnoj chasti podzony Primor'e [Dynamics of biological parameters, distribution, and some problems of forecasting the state of resources for snow crab *Chionoecetes opilio* in the southern part of the subzone Primorye] // *Izvestiya TINRO*. T. 175. S. 26–41.
- Slizkin A.G., Koblikov V.N.* 2014. Morfometricheskij kriterij polovoj i funkcional'noj zrelosti, prognozirovaniye zapasov i popolneniya kraba-striguna opilio *Chionoecetes opilio* v yuzhnoj chasti podzony primor'e [Morphometric criterion of sexual and functional maturity; forecasting of stocks and recruitment for snow crab *Chionoecetes opilio* in the southern part of the Primorye subarea] // *Izvestiya TINRO*. T. 178. S. 124–134.
- Slizkin A.G., Koblikov V.N., Fedotov P.A.* 2010a. K metodike ocenki zapasov i doli iz'yatiya glubokovodnyh krabov roda *Chionoecetes* po dannym lovushechnyh s'emok [To technique of the stocks estimation and the shares of withdrawal definition for deep-water crabs of genus *Chionoecetes* on the base of crab-pots catches data] // *Izvestiya TINRO*. T. 160. S. 24–43.
- Slizkin A.G., Fedotov P.A., Deminov A.N., Perveeva E.A.* 2010b. K ocenke promyslovyh zapasov i vozmozhnogo vylova kraba-striguna *Chionoecetes angulatus* v vodah Vostochnogo Sahalina // *Izvestiya TINRO*. T.163. S. 207–216.
- Slizkin A.G., Safronov S.G.* 2000. Promyslovye kraby prikamchatskikh vod. [Fishing crab in Kamchatka waters]. Petropavlovsk-Kamchatskij: Severnaya Patsifika. 180 s.
- Sologub D.O., Alekseyev D.O., Goryanina S.V.* 2018. Prostranstvennoe raspredelenie funkcional'nyh grupp barencevomorskoj populyacii kraba-striguna opilio v rajone ego promysla v 2013–2017gg. [Spatial distribution of the *Chionoecetes opilio* functional groups in the Barents Sea population during 2013–2017 fishing seasons] // *Trudy VNIRO*. T. 172. S. 49–69.
- Chuchukalo V.I., Nadtochy V.A., Napazakov V.V., Borilko O. Yu., Nuzhdenko S.A.* 2016. Pitanie i nekotorye cherty ekologii krabov ravnoshipogo *Lithodes aequispinus* i uglovatogo *Chionoecetes angulatus* v vodah severo-zapadnoj kamchatki v osennij period [Nutrition and some features of ecology of golden king crab *Lithodes aequispinus* and triangle tanner crab *Chionoecetes angulatus* in the waters of the North-Western Kamchatka in autumn] // *Morskoj biologicheskij zhurnal*. T. 1. № 2. S. 51–60.
- Comeau M., Conan G.Y.* 1992. Morphometry and gonad maturity of male snow crab, *Chionoecetes opilio* // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 49. P. 2460–2468.
- Conan G., Comeau M.* 1986. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio* // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 43. P. 1710–1719.
- Dawe E.G., Mullowney D.R., Moriyasu M., Wade E.* 2012. Effects of temperature on size-at-terminal molt and molting frequency in snow crab *Chionoecetes opilio* from two Canadian Atlantic ecosystems // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 469. P. 279–296.
- Jadamec L.S., Donaldson W.E., Cullenberg P.* 1999. Biological field techniques for *Chionoecetes* crabs // Alaska Sea Grant College Program Report AK-SG-99-02. (Univ. Alaska, Fairbanks, AK. doi:10.4027/bftcc.1999). 80 p.
- Lovrich G.A., Sainte-Marie B., Smith B.D.* 1995. Depth distribution and seasonal movements of *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) in Baie Sainte-Marguerite, Gulf of Saint Lawrence // *Can. J. Zool.* Vol. 73. P. 1712–1726.
- Miller R.J., Watson J.* 1976. Growth per molt and limb regeneration in the spidercrab, *Chionoecetes opilio* // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 33. P. 1644–1649.
- Moiseev S.I., Moiseeva S.A., Ryazanova T.V., Lapteva A.M.* 2013. Effects of pot fishing on the physical condition of snow crabs (*Chionoecetes opilio*) and southern Tanner crabs (*Chionoecetes bairdi*) // *Fish. Bull.* V. 111. P. 233–251.
- Otto R.S.* 1998. Assessment of the eastern Bering Sea snow crab *Chionoecetes opilio* stock under the terminal molting hypothesis // *Proc. of the North Pacific Symp. on Invertebrate Stock Assessment and Management: Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* № 125. P. 109–124.
- Paul A.J., Paul J.M.* 1995. Molting of functionally mature male *Chionoecetes bairdi* Rathbun (Decapoda: Majidae) and changes in carapace and

- chela measurements // J. Crustac. Biol. Vol. 15. № 4. P. 686–692.
- Sainte-Marie B., Raymond S., Brêthes J.C. 1995. Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 52. P. 903–924.
- Tamone S.L., Adams M.M., Dutton J.M. 2005. Effect of Eyestalk-Ablation on Circulating Ecdysteroids in Hemolymph of Snow Crabs, *Chionoecetes opilio*: Physiological Evidence for a Terminal Molt // Integr. Comp. Biol. V. 45. P. 166–171.
- Truchot J.P. 1992. Respiratory function of arthropod hemocyanins // Adv. Comp. Environ. Physiol. V. 13. P. 377–410.

TABLE CAPTIONS

- Table 1.** Material on *C. angulatus* from the Northern part of the Okhotsk Sea
- Table 2.** Average values of protein content in hemolymph (g / 100ml) and filling of extremities with muscle tissue (%) depending on the state of carapax (stage)
- Table 3.** Estimation of the instant abundance of the triangle Tanner crab (*C. angulatus*) taking into account the coefficient of morphometric maturity (KH%)

FIGURE CAPTIONS

- Fig. 1.** Scheme of the data collection area in the of Okhotsk Sea.
Designations: ЦЧОМ — subarea Central part of the Sea of Okhotsk (I); C-ОМ — North-Okhotsk subzone, areas in the southeast (II) and southeast of the Kashevarov (III) bank; B-Cax — East Sakhalin Subzone, a region in the northern part (IV).
- Fig. 2.** Measurement of claws in *Chionoecetes spp* crabs. (according to Karasev, 2014, with our additions). Claw measurement designations: ДКл (diagonal); ВКлВ (claw height without spikes); ВКлМ (claw height with spikes).
- Fig. 3.** Visual separation of the values of the index *I*, pending depending on the width of the carapace, in different areas. *a-b-в-г* — regions I–IV, respectively.
- Fig. 4.** The ratio of morphometrically mature (ШПЦ — MM, large-clawed) (○) and immature (УПЦ — MI, small-clawed) (●) males crab *C. angulatus* shear crab when measuring three claw parameters (ВКлВ, ВКлМ and ДКл) and the corresponding morphometric maturity indices K% in the Central Sea of Okhotsk subarea. On the left is the dependence of the claw parameter on the width of the carapace; on the right — the dependence of the corresponding index K% on the width of the carapace; *a-b* — ВКлВ (KB% / KH%), *в-г* — ВКлМ (KB% / KH%), *д-е* — ДКл (KD%). Designations ВКлВ, ВКлМ and ДКл, see fig. 2.
- Fig. 5.** The ratio of MM (ШПЦ) (○) and MI (УПЦ) (●) of crab *C. angulatus* when measuring three claw parameters (ВКлВ, ВКлМ and ДКл) — the southeastern part of the North Okhotsk Sea Subzone. Designations are the same as in figure 4.
- Fig. 6.** The ratio of MM (ШПЦ) (○) and MI (УПЦ) (●) of the crab of *C. angulatus* when measuring three claw parameters (ВКлВ, ВКлМ and ДКл) is the Kashevarov Bank area of the North Okhotsk subzone. Designations are the same as in figure 4.
- Fig. 7.** The ratio of MM (ШПЦ) (○) and MI (УПЦ) (●) of crab *C. angulatus* when measuring three claw parameters (ВКлВ, ВКлМ and ДКл) — the northern part of the East Sakhalin subzone. Designations are the same as in figure 4.
- Fig. 8.** Correlation of morphometric maturity coefficient (KD% along the claw diagonal) and carapace width for *C. angulatus* crabs in the Sea of Okhotsk.
Designations: A — direction of isometric growth of morphometrically immature (MI – small-clawed) males; B — direction of allometric growth after terminal molt; I–III — functional groups among morphometrically immature males (small-clawed) — MI physiologically immature (I) and MI physiologically mature (II) and MI large-sized physiologically sexually mature (III); MM (large-clawed) males — morphometrically and functionally mature (IV) individuals.
- Fig. 9.** Comparison of biochemical and physiological parameters for 3 groups of crab *C. angulatus* (MI / УПЦ — KH% ≤16.0; MM / ШПЦ — KH% =16.1–16.5; MM / ШПЦ — KH% ≥16.6) and 2 groups of crab *C. opilio* (according to the materials of Moseev and others, 2018, MI / УПЦ — KH% ≤20; MM / ШПЦ — KH% ≥20.1). The average protein content in hemolymph for morphometrically immature (MI / УПЦ — small-clawed) males (A) and morphometrically and functionally mature — MM / ШПЦ (B).
The average value of filling the limbs with muscle tissue for MI / УПЦ (B) and MM / ШПЦ (Г).
- Fig. 10.** Distribution of various functional groups of males of the triangle Tanner crab and its females in the summer of 2018 (station diagram for regions I–IV, see Fig. 1).