



Промысловые виды и их биология

Оценка максимальной продолжительности жизни и естественной смертности камчатского краба на примере баренцевоморской популяции

С.И. Моисеев¹, А.М. Сенников², С.А. Моисеева³

¹ Всероссийский научный исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), Окружной проезд, 19, Москва, 105187

² Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ПНИРО») им. Н.М. Книповича), ул. Академика Книповича, 6, г. Мурманск, 183038

³ Институт биофизики клетки РАН (ФГБНУ «ИБК РАН»), ул. Институтская, 3, г. Пушкино, Московская обл., 142290

E-mail: moiseev@vniro.ru

SPIN-коды: Моисеев С.И. – 3045-4703; Моисеева С.А. – 8619-6734; Сенников А.М. – 9208-1933

Цель исследования: установить максимальную продолжительность жизни (t_{\max}) и естественную смертность (M) у промысловых Lithodidae на примере камчатского краба *Paralithodes camtschaticus*.

Материал и методы: рассмотрена динамика максимального размера ширины карапакса ($ШК_{\max}$) от первых поимок краба в 1974 г. до 2022 г. Используются данные собственных наблюдений и материалы из открытой печати.

Результаты: представлена ретроспективная динамика предельных размеров крабов для старших возрастов за 1974–2022 гг. Установлены максимальные размеры: у самцов $ШК_{\max}$ 280–312 и 298 мм отмечены в 2002 и 2003 гг., а у самок $ШК_{\max}$ 210–220 мм в 1995, 1998 гг. и в более поздний период.

Новые данные: исходя из пятидесятилетней динамики $ШК_{\max}$ выдвинуто предположение, что после окончания акклиматизации *P. camtschaticus* в 1969 г. первое поколение местной ювенильной молодежи появилось в районе интродукции в начале 1970-х гг., в отсутствие промысла эта молодежь смогла достичь максимальных исторических размеров и максимального возраста. Самцы, выловленные в 2002–2003 гг. с $ШК_{\max}$ 280–312 мм, могли иметь возраст 30–33 года (в среднем 31 год), а самки в 1995 г. с $ШК_{\max}$ 210 мм – 20–25 лет (в среднем 23 года). Этот предельный возраст крабов позволяет установить естественную смертность по формуле $M=3/t_{\max}$ для крабов с $ШК \geq 70-90$ мм, когда их естественная элиминация минимальна. Согласно выполненным расчётам M у самцов будет составлять 10% в год, у самок – 13%.

Практическая значимость: для оценки промыслового запаса *P. camtschaticus* применяемые сегодня значения естественной смертности в 1,8–2,3 раза выше, чем M , установленная нами по t_{\max} для этого вида в Баренцевом море. Применение в модельных расчётах двукратно завышенного значения M ведёт к снижению оцениваемой величины промыслового запаса краба и как следствие к уменьшению его общего допустимого улова.

Ключевые слова: интродукция, Баренцево море, ширина карапакса, максимальный возраст, естественная смертность, *Paralithodes camtschaticus*.

Estimating of the maximum life expectancy and natural mortality of the red king crab on the example of the Barents Sea population

Sergey I. Moiseev¹, Alexander M. Sennikov², Svetlana A. Moiseeva³

¹ Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography («VNIRO»), 19, Okružnoy proezd, Moscow, 105187, Russia

² Polar branch of «VNIRO» (N.M. Knipovich «PINRO»), 6, Academician Knipovich St., Murmansk, 183038, Russia

³ Institute of Cell Biophysics RAS (FSBIS «ICB RAS»), 3, Institutskaya str., Pushchino, Moscow reg., 142290, Russia

The purpose of the study is to establish the maximum life span (t_{\max}) and natural mortality (M) in commercial Lithodidae using the example of the red king crab *Paralithodes camtschaticus*.

Material and methods – after the introduction of *P. camtschaticus* into the Barents Sea in 1969, the dynamics of the maximum carapace width (CW_{\max}) from the first crab catches in 1974 to 2022 was considered. The data of the authors' own observations and the results of studies from the open press were used.

Results. The retrospective dynamics of the maximum size of crabs for older ages for 1974–2022 is presented. The maximum sizes were established: in males CW_{\max} 280–312 and 298 mm was in 2002 and 2003, and in females CW_{\max} 210–220 mm in 1995, 1998 and in a later period.

New data. Based on the fifty-year dynamics of CW_{\max} , it was suggested that after the end of the acclimatization of *P. camtschaticus* in 1969, the first generation of local juveniles appeared in the area of introduction in the early 1970s; in the absence of fishing, these juveniles were able to freely reach the maximum historical size and maximum age. Males caught in 2002–2003 with CW_{\max} 280–312 mm, could have been 30–33 years old (mean 31 years), and the age of females in 1995 with CW_{\max} 210 mm was 20–25 years (mean 23 years). This age limit of crabs allows us to establish a natural mortality according to the formula $M=3/t_{\max}$ for crabs with

CW ≥ 70 –90 mm, when their natural elimination is minimal. In this case, the decrease in M in males will be 10% per year, and in females 13%.

Practical significance. To estimate the commercial stock of *P. camtschaticus*, the values of natural mortality used today are 1.8–2.3 times higher than M established by t_{max} for this species in the Barents Sea. The use of a double overestimated value of M in model calculations leads to a decrease in the commercial stock of crab and, as a consequence, to a decrease in its total allowable catch.

Keywords: introduction, Barents Sea, width of the carapace, maximum age, natural mortality, *Paralithodes camtschaticus*.

ВВЕДЕНИЕ

Среди морских промысловых беспозвоночных животных для рыбной отрасли Российской Федерации наиболее ценными объектами являются крабы, но особо ценен – краб камчатский *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815). Исследования по оценке запаса *P. camtschaticus* проводятся регулярно – их цель рациональное управление и регулирование промысла [Алексеев и др., 2017]. В основе таких оценок лежат прогностические модели с множеством параметров [Бабаян, 2000; Михеев, 2003; 2004; Баканев, 2009; 2015; 2022; Буяновский, 2012; 2020; Михеев и др., 2012; Punt et al., 2012; Ильин, Иванов, 2015; Черниенко, 2016; Черниенко, Черниенко, 2019; Буяновский и др., 2023]. В большинстве методов расчёта запаса одним из важнейших параметров является смертность животных. Выделяют два вида смертности – промысловая смертность (F) и естественная смертность (M), которые в расчётах часто объединяют в общую смертность (Z). Промысловая смертность характерна для эксплуатируемых единиц запаса, её определяют в пределах рекомендуемой доли изъятия от промыслового запаса или установленной величины общего допустимого улова (ОДУ). Естественная смертность свойственна всем популяциям и не связана с прямым или с косвенным антропогенным воздействием на неё. M определяют природные причины: личинный процесс, возраст, изменение климатических условий среды обитания, различные заболевания, хищничество, физические повреждения естественного характера и другие причины. Вследствие этого оценка M любого вида является одним из ключевых факторов, определяющих потенциал единицы промыслового запаса и возможную степень её эксплуатации.

Ввиду того, что в период промысла изымаются старшие возрастные группы, установить продолжительность жизни крабов и естественную смертность не всегда предоставляется возможным, а при мечении крабов повторные поимки крайне редки. Поэтому, возраст и естественную смертность крабов, как и других ракообразных, определяют с использованием различных математических моделей и регрессий [Баканев, 2009; 2022; Matsuura, Takeshita, 1990;

Siddeek et al., 2002; Hewitt et al., 2007; Zheng, 2005; Windsland, 2015]. В математических моделях по оценке естественной смертности для промысловых видов крабов D.A. Hewitt и J.M. Hoenig [2005] выделяют два подхода: прямой и косвенный. При прямом подходе оценка M базируется на полевых (натурных) исследованиях, при этом M оценивается как параметр в рамках модельной динамики популяции. Косвенные методы основаны на аналогии между видами или единицами запасов. Если жизненный цикл исследуемого вида имеет сходство с жизненными циклами других видов с уже известным значением M (например, по продолжительности жизни), то предполагается, что M для изучаемого вида будет близкой. При использовании прямых методов надёжность оценки M зависит только от того, насколько достоверными были оценки параметров изучаемого запаса. При косвенных методах надёжность оценки зависит, в первую очередь, от степени сходства жизненных циклов сопоставляемых видов.

Модельные расчёты M для камчатского краба дают большой разброс значений – от 0,1 до 1,75 в год. Поэтому вопрос о реальной величине естественной смертности остаётся открытым. К началу 2000-х гг. стал чаще применяться косвенный подход к оценке значения M , основанный на корреляции продолжительности жизни, возраста зрелости и темпов роста [Hoenig, 1983; 2005¹; Vetter, 1988]. При таком подходе значение оценённой M варьировало уже в более узком диапазоне 0,18–0,3 в год.

В последние годы для дальневосточных популяций камчатского краба используется значение M , равное 0,2 [Ильин, Иванов, 2015]. Для крабов популяции Баренцева моря разными математическими моделями были установлены близкие оценки естественной смертности 0,20–0,23 в год при ожидаемой продолжительности жизни в 15 лет [Баканев, 2022; Windsland, 2015]. Эти величины M практически не отличаются от значения M равного 0,18 в год, вычисленного для бристольской популяции при предполо-

¹ Hoenig, J.M. 2005. Empirical Use of Longevity Data to Estimate Mortality Rates. SEDAR33-RD17. SEDAR, North Charleston, SC. 8 p.

жении, что продолжительность жизни краба достигает 25 лет [Zheng, 2005]. Таким образом, в настоящее время в оценках промыслового запаса камчатского краба M варьирует в пределах 0,18–0,23 в год (18–23%). Сходные значения M около 0,2 в год применяются для многих гидробионтов с продолжительностью жизни от 20 до 30 лет [Hoenig, 1983; 2005¹; Vetter, 1988].

В целом применяемые сегодня оценки продолжительности жизни и естественной смертности (M) неоднозначны, а значение наиважнейшего параметра M в оценках запаса промысловых видов крабов варьирует в широком диапазоне.

Цель исследования: установить максимальную продолжительность жизни камчатского краба, акклиматизированного в Баренцевом море, и на её основе определить значение естественной смертности для данного вида и других промысловых долгоживущих крабидов семейства Lithodidae.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 1961–1969 гг. проводилось трансокеаническое переселение камчатского краба в Баренцево море, а к 1992–1993 гг. в этом районе сформировалась самостоятельная популяция [Сенников, 1993; Орлов, 1994; 1995; 1996; 1997; Иванов, 2001]. К началу прошлого десятилетия в новой популяции сложилось до 5–6 промыслово-миграционных районов, сходных с таковыми шельфа Западной Камчатки [Моисеев

и др., 2011; Бизиков и др., 2018]. Исходя из пространственного распределения промыслово-миграционных районов, данные по размерному составу были сгруппированы в два более крупных района – Западный и Восточный с условной границей между ними по 36° в. д. (рис. 1).

В условиях отсутствия промышленного вылова в популяции, крабы смогли достичь максимальных размеров и предельного возраста. Нами был предложен следующий подход: если проследить ретроспективную динамику ежегодного появления в уловах особей с максимальными размерами карапакса, а затем их исчезновение с началом специализированного промысла в Баренцевом море в 2004 г., то можно установить максимальную продолжительность жизни (t_{\max} , maximum life expectancy) камчатского краба в новой сформировавшейся популяции. Поскольку интродукция крабов завершилась в 1969 г., то за точку отсчёта мы предлагаем взять 1970 г. – год появления первого поколения ювенильной молодежи крабов после вселения [Сенников, 1977]. В отсутствие промысла эта молодежь смогла беспрепятственно достичь максимальных исторических размеров и, соответственно, максимального возраста. Разность между годом достоверного наблюдения краба с предельной шириной карапакса (ШК, width of the carapace CW) и годом появления родившейся молодежи в Баренцевом море (1970 г.) позволяет установить предельный возраст краба. Опре-

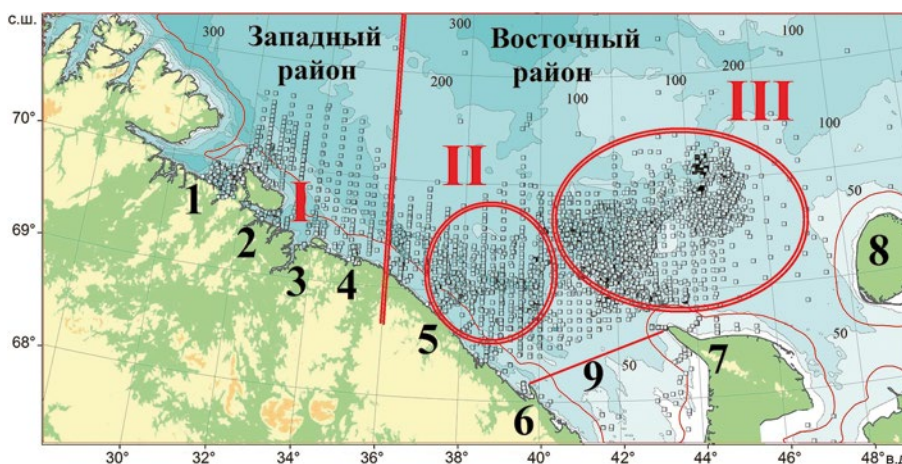


Рис. 1. Районы сбора данных по встречаемости *P. camtschaticus*: I – район исследований и научно-экспериментальный лов до конца 2003 г. проходил в основном в прибрежных водах; II – основной район промышленного лова с 2004 по 2011–12 гг.; III – район промысла в последние годы. Обозначения основных участков наблюдений в прибрежных водах: 1 – Варангер-фиорд (Варяжский залив); 2 – Мотовский залив; 3 – Кольский залив; 4 – Териберская губа; 5 – Архипелаг Семи Островов; 6 – мыс Святой Нос; 7 – мыс Канин Нос; 8 – о. Колгуев; 9 – Воронка Белого моря; красная линия вдоль берега – территориальное море

Fig. 1. Areas of data collection on the occurrence of *P. camtschaticus*: I – the area of research and scientific and experimental fishing until the end of 2003 took place mainly in coastal waters; II – the main area of industrial fishing from 2004 to 2011–12; III – the fishing area in recent years. Designations of the main observation sites in coastal waters: 1 – Varanger-fjord (Varangian Bay); 2 – Motovsky Bay; 3 – Kola Bay; 4 – Teriberskaya Bay; 5 – Archipelago of Seven Islands; 6 – Cape Svyatoy Nos; 7 – Cape Kanin Nos; 8 – Kolguev Island; 9 – Funnel of the White Sea; red line along the coast – territorial sea

делив таким способом t_{max} крабов из первого баренцевоморского поколения, можно установить и естественную смертность крабов, применив уравнение регрессии [Hoenig, 1983; 2005¹], трансформированное Д. Хьюиттом [Hewitt, 2008²] в несложную формулу $M=3/t_{max}$. Предлагаем это модифицированное уравнение применять для функциональных групп с ШК $\geq 70-90$ мм, когда они становятся физиологически зрелыми, а их поведение становится сходным с поведением представителей старших размерно-возрастных классов [Weber, Miyahara, 1962; Родин, 1985; Черниенко, 2011; Моисеев, 2015]. Данные крабы наиболее устойчивы к воздействию внешних факторов, а естественная элиминация среди них минимальная.

В Баренцевом море за период с начала 1990-х гг. по 2003 г. выполнено более 2000 учётных научных станций и более 50 тыс. промеров камчатского краба,

а в период промышленного лова 2004–2022 гг. – свыше 5000 учётных станций и свыше 150 тыс. промеров.

Сведения о максимальной ШК (ШК_{max}, maximum CW) от первой находки *P. camtschaticus* в 1974 г. и до 2022 г. собраны авторами или взяты из открытых публикаций [Сенников, 1977; 1989; 1993; Орлов, Карпевич, 1977; Орлов, 1995; 1996; Герасимова, Кузьмин, 1994; Иванов, 2001; Камчатский ..., 2001; 2003; Кузьмин, Гудимова, 2002; Донные ..., 2003; Бизиков и др., 2018]. По этим данным были сформированы ретроспективные таблицы по встречаемости самцов и самок с ШК_{max}, для каждого года указана ШК_{max}, отмеченная за этот год по двум районам (см. рис. 1, табл. 1–2).

В дальнейшем в тексте будут использованы сокращения и пояснения некоторых терминов смертности на основе формулировки, данной В.К. Бабаяном [2000: стр. 186] «Смертность – понятие, характеризую-

Таблица 1. Динамика максимального размера *P. camtschaticus* в период 1970–2022 гг. в районе западнее 36° в. д.
Table 1. Dynamics of the maximum size of *P. camtschaticus* in the period 1970–2022 in the area west of 36° E

Годы	Самцы		Самки	Источник данных*	Годы	Самцы		Самки	Источник данных*
	ШК _{max} , мм	ШК _{max} , мм				ШК _{max} , мм	ШК _{max} , мм		
1970–1975 ¹			180	1–2	2004	228		199	7; 8
1976 ²	205			1–3	2005	270		198	7
1977	200		180	1–3	2006	235		177	7; 8
1978	230			2–3	2007	227		184	7
1987 ²	200			3	2008	241		186	8
1988	200			3	2009	227		160	7
1989	230			3	2010	210		172	7
1991 ³	240			2; 4	2011	202		176	7
1992	240			2; 4	2012	195		164	7
1993	270	160		4; 5	2013	207		167	7
1994	235	165		5	2014	223		161	7
1995	230	210		5	2015	225		171	7
1996	230	200		5	2016	205		160	7
1997	236	155		5	2017	225		160	8
1998	245	220		5	2018	235		158	8
1999	255	205		5	2019	235		155	8
2000	245	190		5	2020	229		170	8
2001	255	194		5; 6; 8	2021	225		177	8
2002	312	218		5; 6; 8	2022	236		184	8
2003	298	178		7; 8					

Примечание: 1970–2003 гг. пост-интродукционный период, специализированного промысла нет; 2004–2022 гг. период промышленного вылова;¹ – в 1974 г. впервые отмечен камчатский краб (самка);² – за 1979–1986 гг. и за 1990 г. данных по ШК_{max} нет;³ – в 1976 г. в Западном районе впервые отмечена ранняя молодь краба с ШК 100–120 мм [*3]. * – источник данных: 1 – [Орлов, Карпевич, 1977]; 2 – [Орлов, 1989; 1995; 1996]; 3 – [Сенников, 1977; 1989; 1993]; 4 – [Герасимова, Кузьмин, 1994]; 5 – [Камчатский ..., 2001; 2003]; 6 – [Донные ..., 2003]; 7 – [Бизиков и др., 2018]; 8 – мониторинг промысла и НИР – данные ВНИРО и ПИНРО.

² Hewitt D.A. 2008. Natural Mortality of Blue Crab: Estimation and Influence on Population Dynamics. PhD Dissertation. Gloucester Point: The College of William and Mary in Virginia. 143p.+ xii application.

ющее темп убыли запаса или его структурных частей (возрастных и размерных групп) в результате гибель-

Таблица 2. Динамика максимального размера *P. camtschaticus* в период 1997–2022 гг. в районе восточнее 36° в. д.
Table 2. Dynamics of the maximum size of *P. camtschaticus* in the period 1997–2022 in the area east of 36°E

Годы	Самцы	Самки	Источник данных*	Годы	Самцы	Самки	Источник данных*
	ШК _{max} , мм	ШК _{max} , мм			ШК _{max} , мм	ШК _{max} , мм	
1970–1981 ¹			-	2009	254	201	7; 8
1982 ² –1996 ¹			3–5	2010	275	220	7; 8
1997	233	177	4; 5	2011	255	197	7; 8
1998	235	165	4; 5	2012	243	203	7; 8
1999	235	185	4; 5	2013	257	200	7; 8
2000	235	185	4; 5	2014	233	184	7; 8
2001	243	211	5; 8	2015	241	179	7; 8
2002	240	208	5; 6; 8	2016	251	190	7; 8
2003	242	158	5; 7; 8	2017	242	157	8
2004	250	184	7; 8	2018	244	168	8
2005	243	204	7; 8	2019	245	165	8
2006	245	205	7; 8	2020	256	170	8
2007	267	208	7; 8	2021	260	173	8
2008	266	190	8	2022	253	172	8

Примечание: 1970–2003 гг. постинтродукционный период, данных нет, специализированного промысла нет; 2004–2022 гг. период промыслового вылова;¹ – за 1970–1996 гг. данных о взрослых особях нет;² – в 1982 г. в Восточном районе впервые отмечена молодь краба [*3]. * – источник данных см. табл. 1.

ли особей; в зависимости от причин убыли различают естественную, промысловую и общую смертность; смертность обычно выражают в единицах мгновенного коэффициента (размерность: 1/год), или коэффициента убыли (размерность: % или доля)».

M – естественная смертность (natural mortality), это доля (%) сокращения (убыль) крабов по естественным причинам за год от оценённого промыслового запаса независимо от способов расчёта запаса или от оценки численности или биомассы других функциональных групп краба с ШК от 70–90 мм;

F – промысловая смертность (fishing mortality), это годовой уровень официального биологически обоснованного вылова (убыли), соответствующая доле (%) от оценённого объёма промыслового запаса вне зависимости от способов расчёта запаса;

Kf – косвенная смертность, это смертность, связанная с приловом или ННН-переловом краба (mortality indirect or related to by-catch or IUU overfishing of crab), она выражается в долях (%) от оценённого промыслового запаса или в абсолютных единицах численности или биомассы. *Kf* является видом смертности, вызванной антропогенным воздействием на популяцию или на единицу промыслового запаса, а также и на качество окружающей среды;

Z – общая смертность (total mortality), это доля (%) сокращения (убыли) крабов за год от оценённого промыслового запаса независимо от причин, вызвав-

ших смертность крабов (*Z* устанавливается для всех оценённых промысловых запасов независимо от способов расчёта запаса).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

После 1969 г. в прибрежной зоне Западного района встречавшиеся крупноразмерные самцы от 1976 г. и до начала 1980-х гг. (табл. 1) были вселенцами из районов советского Дальнего Востока. Одновременно с 1976–1977 гг. в уловах стали встречаться представители первого поколения молоди с ШК до 100–120 мм, родившегося в местах интродукции [Сенников, 1977; 1989; Орлов, 1989].

В Восточном районе за период 1970–1981 гг. данные о встречаемости *P. camtschaticus* отсутствуют. Этот район камчатский краб начал заселять с конца 70-х – начала 80-х гг. [Камчатский ..., 2001; 2003]. Начиная с 1982 г. в прибрежной зоне Восточного района в уловах периодически стала наблюдаться молодь с ШК около 100 мм [Сенников, 1989].

Установление максимального возраста камчатского краба

Самцы Западного района

В исследованиях ПИНРО с 1987 г. самцы с ШК_{max} 230–240 мм были представителями первого поколения молоди, родившейся к началу 1970-х гг. Самец

с ШК_{max} 270 мм, отмеченный в 1993 г. [Герасимова, Кузьмин, 1994] (см. табл. 1) мог относиться, как к первому поколению молоди, родившейся в Баренцевом море, так и к молоди, вселённой в конце 1960-х гг. В период 1994–2001 гг. у самцов ШК_{max} варьировала от 235 до 255 мм. В конце экспериментального научного лова были отмечены самцы с предельными размерами 262, 280 и 312 мм в 2002 г. и с ШК 298 мм в 2003 г. С началом промышленного лова (2004 г.) в Западном районе только однажды в 2005 г. отмечен самец с ШК 270 мм. После окончания вселения крабов в 1969 г., ювенильную молодь самцов, появившуюся в 1970 г., относят к первому поколению [Сенников, 1977], а самцы с ШК_{max}, отмечаемые в 2002–2003 гг. вероятно были из этого поколения и имели максимальный возраст 30–33 года (в среднем 31 год). Второе поколение молоди крабов появилось около 1980 г. [Сенников, 1989], а возраст самцов с ШК_{max} 270 мм из этого поколения в 2005 г. составлял 25–26 лет (табл. 3). Достижение самцами камчатского краба предельной старости в 2002–2003 гг. стало возможным лишь благодаря отсутствию промышленного лова в Баренцевом море до 2004 г.

Таблица 3. Возможный максимальный возраст самцов *P. camtschaticus* в Западном районе Баренцева моря, после вселения краба в период 1961–1969 гг.

Table 3. The possible maximum age of *P. camtschaticus* males in the Western region of the Barents Sea, after the introduction of the crab in the period 1961–1969

№	Возможный период рождения поколения	Период вылова с ШК _{max}	ШК _{max} , мм	Возможный возраст ♂♂
1	Начало 1970-х гг.	2002–2003 гг.*	280–312	30–33 года
2	Начало 1980-х гг.	2005 г.**	270	25–26 лет
				t _{max} ≈ 31 год

* Вплоть до 2003 г. отсутствие промышленного вылова; ** с 2004 г. промышленный вылов.

Самцы Восточного района

При выполнении рыбохозяйственных исследований в Восточном районе, начиная со второй половины 1990-х и до 2003 гг. в уловах наблюдались самцы с ШК_{max} 233–243 мм. Это были представители особей из поколения, появившегося на свет в конце 70-х – в начале 80-х гг. и начавшие заселять этот район [Сенников, 1989; 1993; Герасимова, Кузьмин, 1994; Камчатский ..., 2001; 2003]. В период экспериментального научного лова самцы с ШК_{max} 243 и 242 мм встретились в 2001 и 2003 гг. (см. табл. 2). С открытием промышленного лова в 2004 г. и до 2010 г. наблюдался рост максимальных значений ШК самцов.

Предельные значения ШК_{max} были отмечены в 2007–2008 и в 2010 гг. – 267–266 и 275 мм, соответственно. С 2011 и до 2022 гг. ШК_{max} была в пределах 233–260 мм [Камчатский ..., 2003; Донные ..., 2003; Бизиков и др., 2018]. Поэтому, исходя из разности периода появления первого поколения в Восточном районе (около 1980 г.) и периодов поимки самцов с ШК_{max} в 2001 и 2004 гг. их возраст соответствовал 22–25 годам. Вылов же самцов с ШК_{max} 266–275 мм в 2007–2008 и 2010 гг. соответствовал возрасту 30–32 года (табл. 4). В настоящее время крабы с подобными размерами в уловах не встречаются, поскольку, интенсивный лов приводит к промысловой и косвенной элиминации старших размерно-возрастных групп с ШК >220 мм.

Таблица 4. Возможный максимальный возраст самцов *P. camtschaticus* в Восточном районе Баренцева моря после заселения крабом этого района с конца 1970-х гг.

Table 4. The possible maximum age of *P. camtschaticus* males in the Eastern region of the Barents Sea, after the crab colonization of this area since the late 1970s

№	Возможный период рождения поколения	Период вылова с ШК _{max}	ШК _{max} , мм	Возможный возраст ♂♂
1	Конец 1970-х начало 1980-х гг.	2001–2003*гг. и 2004**г.*	242–243 и 250	22–25 лет
2		2007– 2008 гг.**	267–266	27–28 лет
3		2010 г.**	275	30–32 года
				t _{max} ≈ 31 год

* Вплоть до 2003 г. отсутствие промышленного вылова; ** с 2004 г. промышленный вылов.

Самки Западного района

После вселения камчатского краба (1969 г.) самки с ШК до 180 мм встречались в 1974 и 1977 гг., это были особи, ввезённые из нативных районов. С 1993 г. в уловах встречались уже половозрелые самки из первого поколения ювенильных самок, появившихся, как и самцы, к началу 70-х гг., ШК_{max} этих самок была 160 мм (см. табл. 1). В 1994–2003 гг. (период экспериментального научного лова) ШК_{max} самок достигла наибольших значений в 1995, 1998 и 2002 гг. – соответственно, 210, 220 и 216–218 мм. С началом промышленного лова камчатского краба, ШК_{max} самок снижалась от 199–198 мм в 2004 г. до 155 мм в 2019 г. В последние годы ШК_{max} самок варьирует в пределах 170–184 мм. Согласно нашему подходу (материалы и методы), исходя из разности периодов появления первого поколения молоди в начале 1970-х гг. [Сенников, 1977] и поимок самок с ШК_{max}

в 1995 г. следует, что максимальный возраст самок с $ШК_{max}$ составил 20–25 лет. Второе и третье поколения молоди крабов, отмеченные в начале и в конце 1980-х гг. [Сенников, 1989; 1993; Герасимова, Кузьмин, 1994] в 2002 и 2004–2005 гг. были в возрасте 20–23 лет. Таким образом, максимальный возраст самок варьировал от 20 до 25 лет, а в среднем составил 23 года (табл. 5).

Таблица 5. Возможный максимальный возраст самок *P. camtschaticus* в Западном районе Баренцева моря, после вселения краба в период 1961–1969 гг.

Table 5. The possible maximum age of *P. camtschaticus* females in the Western region of the Barents Sea, after the introduction of the crab in the period 1961–1969

№	Возможный период рождения поколения	Период вылова с $ШК_{max}$	$ШК_{max}$, мм	Возможный возраст ♀♀
1	Начало 1970-х гг.	1995; 1998 гг.*	210–220	20–25 лет
2	Начало 1980-х гг.	2002 г.*	216–218	20–23 года
3	Конец 1980-х гг.	2004; 2005**	199–198	20
				$t_{max} \approx 23$ года

* Вплоть до 2003 г. отсутствие промышленного вылова; ** с 2004 г. промышленный вылов.

Самки Восточного района

В период до промышленного лова, у самок с конца 1990-х гг. наблюдался рост значений $ШК_{max}$ с 177–165 мм до 211–208 мм к 2001–2002 гг. В дальнейшем у самок наблюдалось колебание $ШК_{max}$. В начальный период промышленного лова у самок отмечался рост значений $ШК_{max}$, при этом наибольшие величины были в 2007 и в 2010 гг. – соответственно, 208 и 220 мм (см. табл. 2) [Бизиков и др., 2018]. С середины прошлого десятилетия $ШК_{max}$ самок варьирует в диапазоне –

Таблица 6. Возможный максимальный возраст самок *P. camtschaticus* в Восточном районе Баренцева моря после заселения крабом этого района с конца 1970-х гг.

Table 6. Possible maximum age of *P. camtschaticus* females in the Eastern region of the Barents Sea, after crab settlement in this area since the late 1970s

№	Возможный период рождения поколения	Период вылова с $ШК_{max}$	$ШК_{max}$, мм	Возможный возраст ♀♀
1	Конец 1970-х начало 1980-х гг.	2001–2002 гг.*	211–208	21–23 года
2	Середина-конец	2007 г.**	208	21–22 года
3	1980-х гг.	2010 г.**	220	22–25 года
				$t_{max} \approx 23$ года

* Вплоть до 2003 г. отсутствие промышленного вылова; ** с 2004 г. промышленный вылов.

157–190 мм. Исходя из разности периодов появления первого поколения крабов в Восточном районе (около 1980 г.) [Сенников, 1989; 1993; Герасимова, Кузьмин, 1994] и поимки самок с $ШК_{max}$ в 2001–2002 гг. их возраст соответствовал 21–23 годам. А возраст самки с $ШК_{max}$ 220 мм, отмеченной в 2010 г., согласно нашему подходу составил 22–25 лет. В целом, по Восточному району средняя t_{max} самок была 23 года (табл. 6).

Установление естественной смертности камчатского краба

Только к началу 2000-х гг. исследователям с помощью модельных подходов удалось устранить и снизить необоснованные разбросы значений естественной смертности, варьировавшие от 0,1 и до 1,75. Установив M в пределах значений 0,18–0,23 в год их стали применять для оценки промыслового запаса краба камчатского. Но при этом оставался открытым вопрос о максимальной продолжительности жизни камчатского краба. Уже в середине 1990-х гг. Ю.И. Орлов [1995], исходя из результатов акклиматизации камчатского краба и размеров встречавшихся особей, сообщил о необходимости пересмотра параметра t_{max} в большую сторону. Полученный нами результат показывает, что после окончания вселения камчатского краба в Баренцево море предельный возраст самцов составил 30–33 года (в среднем 31), а самок – 21–25 лет (в среднем 23). Разница значений предельного возраста между самками и самцами обусловлена особенностями линочного цикла – самки линяют ежегодно, а самцы с $ШК$ 100–150 мм и более линяют нерегулярно [Weber, Miyahara, 1962; Лысенко, 2001; Лысенко, Гайдаев, 2005; Моисеева, Моисеев, 2008; 2009]. Данные по размерному составу камчатского краба в 2002 г. показали, что крупные самцы с $ШК$ 225–270 мм составляли >4,5%, а самки с $ШК$ 175–220 мм >5,3% [Моисеев, 2003]. С учётом установления t_{max} камчатского краба 31 год для самцов и 23 года для самок предлагаем естественную смертность крабов определять с помощью простой и эффективной формулы (1), которую приводит D. Hewitt [2008²] (стр. 24 и 30):

$$M = 3/t_{max}, \quad (1)$$

где: M – естественная смертность как сокращение или убыль крабов в год от оценённого запаса; t_{max} – максимальная продолжительность жизни крабов, установленная для камчатского краба в Баренцевом море.

Таким образом, используя уравнение (1) мы устанавливаем значение M как естественное сокращение или убыль крабов по естественным причинам. Значение естественной смертности M для камчатского краба будет составлять:

- для самцов $M = 3/31 = 0,097$ или 10% в год;
- для самок $M = 3/23 = 0,13$ или 13% в год.

Настоящее значение M следует применять для всех функциональных групп камчатского краба, начиная с ШК ≥ 70 –90 мм, т. к. при модельных оценках промыслового запаса камчатского краба в Баренцевом море определение естественной смертности проводят для особей в диапазоне от 90 мм и до 175–200 мм (по длине карапакса) [Баканев, 2009; 2022].

ОБСУЖДЕНИЕ

В заливах Кольского п-ва на территории РСФСР в 1961–1969 гг. была совершена интродукция камчатского краба, с советского Дальнего Востока было транспортировано и выпущено: 1) 1,5 млн личинок; 2) более 10,2 тыс. ранней молодежи (по-видимому 2–5 лет); 3) 0,938 тыс. экз. пререкрутов различных поколений (6–9 лет) и более 4 тыс. экз. производителей обоих полов в возрасте 10–16 лет. Ю.И. Орлов [1996] полагал, что успешной акклиматизации камчатского краба способствовала высокая численность вселённых самок-производителей (>2000 экз.), которые к 1970 г. могли выпустить не менее одного млрд личинок. Результатом вселения краба стало то, что уже к началу 70-х гг. в районе заливов и бухт Мурманского моря образовалось разновозрастное самовоспроизводящееся ремонтно-маточное стадо краба камчатского – термин из рыбоводства [Козлов, Абрамович, 1982]. Воспроизводственный потенциал созданного маточного стада камчатского краба способствовал быстрому расширению его ареала по всему мурманскому побережью Баренцева моря. А начиная с 1976–1977 гг., краб встречался уже и в водах Норвегии [Иванов, 1977; 2001; Карпевич, Супронович, 1977; Орлов, Карпевич, 1977; Орлов, 1989; 1995; Сенников, 1977; 1989; 1993; Камчатский ..., 2001; 2003; Кузьмин, Гудимова, 2002; Донные ..., 2003; Orlov, Ivanov, 1978].

Для изучения и наблюдения за стремительно растущей популяцией камчатского краба с 1993–1994 гг. по 2003 г. в России и Норвегии в контрольных целях стал проводиться научный экспериментальный вылов краба. Исследования в основном проходили в прибрежных водах, а за их пределами подробное исследование вселенца проводили со второй половины 90-х гг. В 2002 г. Норвегия начала промышленный лов камчатского краба, а Россия – в 2004 г. Таким образом, искусственно созданная баренцевоморская популяция камчатского краба до начала 2000-х и даже до середины нулевых годов находилась практически в девственном состоянии. Считаем, что изъятие крабов в научных и контрольных целях до 2003 г. оказало ничтожное малое влияние на его естественную

смертность. Популяцию камчатского краба мы принимали как неэксплуатируемую, без учёта экспериментального научного лова и ННН-вылова.

Оценки продолжительности жизни камчатского краба

Самцы

Освоение ресурсов камчатского краба имеет более чем столетнюю историю, но вопрос о максимальной продолжительности жизни камчатского краба устанавливался только в первых больших работах Х. Марукавы [Marukawa, 1933] и Л.Г. Виноградова [1941], а А.К. Клитин [2003] прямо указывает на то, что в современных исследованиях этот параметр отсутствует. По данным Х. Марукавы предельный возраст самцов камчатского краба составляет 31–32 года, а у Л.Г. Виноградова – около 20 лет. Современные авторы в модельных расчётах коэффициента M закладывают наибольший возраст самцов камчатского краба от 15 до 20–21 года [Черниенко, 2010; Matsuura, Takeshita, 1990; Zheng et al., 1997 a, б; Siddeek et al., 2001]. А.И. Буяновский с соавторами [2023] приводит математические расчёты, в которых наибольший возраст камчатского краба в условиях эксплуатации баренцевоморской популяции составляет 12+ лет. Но ещё в 2003 г. Jie Zheng [2005; Zheng, Siddeek, 2018] в своих расчётах приводит продолжительность жизни камчатского краба до 25 лет. К. Уиндсланд [Windstrand, 2015], моделируя коэффициент естественной смертности камчатского краба, даёт таблицу с данными из открытых источников, где t_{\max} устанавливается в 20 лет, но никак, не 12+ и даже не 15 лет. Такой разброс значений продолжительности жизни камчатского краба связан с тем, что в оценках M продолжительность жизни самцов камчатского краба устанавливалась для интенсивно эксплуатируемых популяций. В модельных расчётах возраста самцов камчатского краба (как и других крабоидов) должны учитываться пропуски линек у крабов с ШК >130–150 мм [Лысенко, 2001; Лысенко, Гайдаев, 2005]. Из-за сложности, связанной с определением доли особей, пропускающих линьку в размерном классе, математическое моделирование возраста крабов столкнулось с трудностями «зашумлённости» в размерно-возрастных классах, которые приводят к занижению истинного возраста крабов до 12–20 лет.

Отсутствие экспериментальной достоверности, какая доля крабов в старших размерных классах линяет, а какая доля пропускает (и когда пропускает) линьку, приводит к тому, что в модельных расчётах появляются существенные отличия. Например, в север-

ных районах Западной Камчатки самцы с ШК >190 мм линяют крайне редко и доля таких самцов на кривой вероятности линьки <5%. В озерновской популяционной группировке, а также в баренцевоморской и бристольской популяциях, подобная доля (5%) существует при ШК >220 мм [Лысенко, 2001; Черниенко, 2010; Баканев, 2022]. Для определения возрастных когорт (возраста) самцов камчатского краба часто применяют математические расчёты с атрибутом размерно-статистических параметров, но реальную возрастную картину расчёты дают лишь в первые 9 лет жизни [Лысенко, Гайдаев, 2005]. По оценкам авторов в размерной группе 190–200 мм возраст крабов варьирует от 22 до 28 лет, что обусловлено присутствием в этом размерном классе 6–7 возрастных групп. Поэтому, для установления предельного возраста краба большее значение имеют исследования, направленные на оценку доли крабов, линяющих в размерном классе, включая группы пострекрутов (ШК 170–190 мм).

Во ВНИРО в 2001–2008 гг. изучались взаимосвязи линочного цикла камчатского краба с биохимическими и физиологическими параметрами [Моисеев, 2003; Моисеева, Моисеев, 2008; 2009]. Было установлено, уровень гемоцианина (белок, переносящий кислород) в гемолимфе камчатского краба баренцевоморской популяции закономерно изменяется в течение линочного цикла как и уровень наполнения конечностей мышечной тканью. Применение двух параметров для крабов с ШК >170 мм, бывших в 3-й поздней стадии, позволило среди них выделить две

группы особей, готовящихся к линьке и пропускающих линьку в текущем году. Кроме того, во ВНИРО исследована линька крабов с ШК <170 мм, их содержали на берегу в бассейнах [Загорский, Васильев, 2012; Ковачева и др., 2022]. Процесс линьки авторы показали для 4-х размерных групп самцов: молодь с ШК 120–129 мм – линяет до 100%; две группы пререкрутов I (130–139 мм) и II (140–149 мм) – линяют до 98%; группа рекрутов с ШК 150–170 мм – линяет 86–88%. Таким образом, данные, полученные по интервалам между линьками для самцов с ШК >150 мм (табл. 7), можно включать в математическую обработку для определения возраста самцов камчатского краба и возможно для других промысловых видов Lithodidae. Вследствие этого, возраст самцов камчатского краба будет значительно больше 20 лет, а тем более не 12–15 лет, т. к. необходимо учитывать количество линек краба до достижения определённого размерного класса. Например, глубоководному красному крабу *Geryon quinquedens* (Smith, 1879) необходимо совершить 13–15 линек, чтобы вырасти с 20 мм (ШК) до максимального размера 150 мм [Haefner, 1978]. По-видимому, и ювенильным трёхлетним самцам камчатского краба для достижения 130–150 мм потребуется до 15 линек. Поэтому, изучая размерно-возрастные когорты с целью определения возраста самцов, мы чаще всего будем наблюдать не возраст крабов в этих когортах [Баканев, 2022; Буяновский и др., 2023], а скорее всего количество линек, совершенных крабами при достижении конкретного раз-

Таблица 7. Определение доли линяющих крабов и интервальные периоды между линьками для различных размерно-функциональных групп самцов *P. camtschaticus* в Баренцевом море

Table 7. Determination of the proportion of molting crabs and the interval periods between molts for different size and functional groups of *P. camtschaticus* males in the Barents Sea

Группа	ШК, мм	Доля линяющих, %	Межлиночные стадии (1–4) ¹ ; интервал между линьками (сезоны, годы)				
			4 ¹	1–2 ¹	3.0 ¹	3.1 ¹	3.2 ¹
Молодь	120–129	≤100			ежегодно		
Пререкруты II	130–139	98			ежегодно		
Пререкруты I	140–149	98			ежегодно		
Рекруты	150–170	86			6/7 часть ежегодно		
Пострекруты	170–190	70			2/3 ежегодно; 1/3 раз в 2–3 года		
	191–205	25	0+4 ²	4	3–4	3–2	1–2
	206–240	22	0+(4–5) ²	4	3–4	3	1–2
Старшие размерно-возрастные	241–270	10–15 ³	0+(4–5) ²	4–5	3–4	3	1–2
	270–290	5 ³	0+(4–5) ²	4–5	3–4	3	1–2
Предэлиминационная	290–312	?					
Элиминационная	290–312	?					

¹ Межлиночные стадии по шкале [Лысенко, 2001; Моисеев, 2003; Моисеева, Моисеев, 2008; Соколов, 2003]; ² особи самцов, которые будут линять в текущем году и в дальнейшем будут пропускать количество сезонов (годы); ³ вероятность ежегодной линьки по С.В. Баканеву [2022].

мерного класса. А для установления реального возраста необходимо исследовать продолжительность интервалов между линьками в каждом размерном классе.

Для установления ориентировочных интервалов между линьками необходимо составлять размерные ряды с разделением крабов по межлиночным стадиям в каждом размерном классе или размерной группе (табл. 7). Дополнительным фактором о длительности времени, прошедшего после линьки, является степень (%) покрытия карапакса обрастаниями, выраженную в баллах (0–3) [Моисеев, 2003] или устанавливают по размеру эпибионта. Для крупноразмерных крабов с высокой степенью обрастания интервал между линьками составляет 24–36 месяцев [Donaldson, Byersdorfer, 2005] и даже 48 месяцев [Matsuura, Takeshita, 1990].

Но наибольшей эффективности в установлении длительности между линьками можно достичь, если представленный выше формат табл. 7 дополнить динамикой гормонов линьки в каждой стадии межлиночного периода и для каждого размерного класса или группы. Это связано с тем, что основная роль в личных процессах принадлежит гормонам, которые выделяются в гемолимфу до начала линьки краба. Гормоны участвуют в запуске линьки и кон-

тролируют межлиночный цикл [Tamone et al., 2005]. Уровни экдистероидов в гемолимфе обычно низкие между линьками, но повышаются в предлиночный период и затем понижаются до уровня, наблюдаемого во время межлиночной стадии, непосредственно перед экдизисом. Снижение уровней гормонов линьки по мере роста крабов согласуется с более низкой вероятностью линьки крупноразмерных самцов. Анализ зависимости титров гормонов линьки от размера краба выявил взаимосвязь между размерами *P. camtschaticus* и концентрацией гормонов в гемолимфе. Установлено, что с увеличением ШК крабов происходит уменьшение гормонов линьки в гемолимфе, а максимальный их уровень был у молоди с ШК <100 мм [Кузьмин, Гудимова, 2002; Биология ..., 2008]. Подобные исследования с целью набора статистического материала концентрации гормонов в размерных классах, позволит более точно определить долю линяющих крабов в каждом размерном классе и для каждой межлиночной стадии. Это в свою очередь поможет решить вопрос о возрастном составе эксплуатируемой популяции крабов и продолжительности их жизни.

В графической визуализации ретроспективных наблюдений за динамикой максимального размера крабов выделены 3 периода: 1-й – 1970–1993 гг. по-

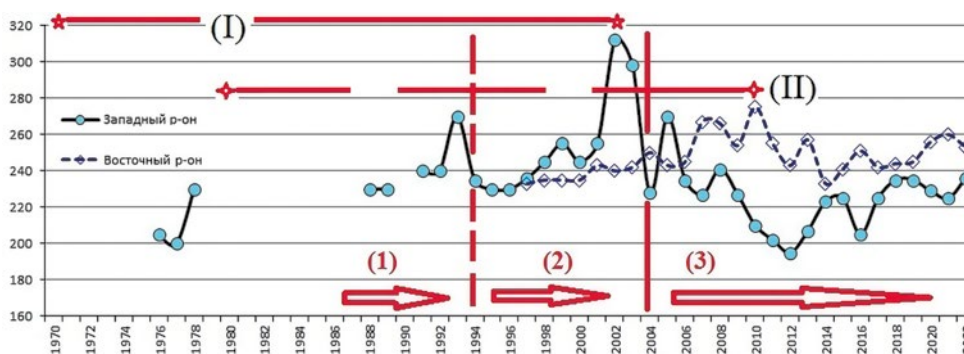


Рис. 2. Ретроспективная динамика максимальных размеров самцов *P. camtschaticus* в районе Баренцева моря после окончания его вселения в 1969 г. (по оси X – год наблюдения; по оси Y – максимальная ШК в мм)

Обозначение: *Западный район* – акватория вселения и поимок первого поколения крабов, родившихся к началу 1970-х гг. [Сенников, 1977; 1989], и возможная максимальная продолжительность жизни этих самцов (I); *Восточный район* – акватория распространения крабов, первое поколение крабов появилось здесь к началу 1980-х гг. [Сенников, 1989], и возможная максимальная продолжительность жизни самцов этого поколения (II); (1) – 1970–1993 гг. период формирования популяции *P. camtschaticus*, рыбохозяйственные исследования проводились нерегулярно; (2) – 1994–2003 гг. экспериментальный лов *P. camtschaticus* в научных и контрольных целях; (3) – с 2004 г. период промышленного лова.

Fig. 2. Retrospective dynamics of the maximum sizes of *P. camtschaticus* males in the Barents Sea area after the end of its introduction in 1969 (on the X axis – the year of observation; on the Y axis – the maximum WC in mm)

Designation: *The western region* is the water area for the introduction and capture of the first generation of crabs born in the early 1970s [Sennikov, 1977; 1989] and the possible maximum lifespan of males of this generation (I); *The eastern region* is the water area of crab distribution, the first generation of crabs appeared here by the beginning of the 1980s [Sennikov, 1989] and the possible maximum life expectancy of males of this generation (II); (1) – 1970–1993 the period of formation of the *P. camtschaticus* population, fishery research was carried out irregularly; (2) – 1994–2003 experimental fishing for *P. camtschaticus* for research and control purposes; (3) – since 2004, the period of industrial fishing for red king crab.

сле окончания вселения краба шло формирование баренцевоморской популяции; 2-й – 1994–2003 гг. – экспериментальный лов краба в научных и контрольных целях; 3-й – с 2004 г. по настоящее время – это период специализированного промышленного лова. Начиная с 1970-х гг. ретроспективная динамика воспроизводит появление самцов с $ШК_{max} > 270$ мм и их исчезновение из уловов. Динамическая визуализация показывает, что максимальный возраст камчатского краба в баренцевоморской популяции составляет в среднем 31 год. Эти значения максимальной продолжительности жизни были получены как в Западном, так и в Восточном районах Баренцева моря (см. табл. 3–4, рис. 2).

Установленное нами значение t_{max} самцов равно 31 году соответствует предельному возрасту камчатского краба в 31–32 года, выявленного Х. Марукавой [Marukawa, 1933]. Достижение камчатским крабом такого максимального возраста вписывается в кривые его роста, обсуждаемые А.К. Клитиним [2003] и В.Н. Лысенко с В.Э. Гайдаевым [2005]. В рассматриваемой А.К. Клитиним западно-сахалинской популяции камчатского краба официальный промышленный лов отсутствовал практически 20 лет – до осени 2022 г. За этот период только к лету 2022 г. максимальный размер самцов достиг 238 мм [Моисеев и др., 2022].

Необходимо отметить, что возраст самцов камчатского краба с $ШК$ 80–90 мм оценивается в 5 лет [Клитин, 2003] и их условно считают «взрослыми особями» [Weber, Miyahara, 1962], а промысловыми ($ШК \geq 150$ мм) они становятся в 7–11 лет [Камчатский ..., 2003; Лысенко, Гайдаев, 2005; Буяновский и др., 2023]. Поэтому, для западно-сахалинской популяции краба можно предположить, что к началу прекращения промысла на западе Сахалина, некоторая молодь самцов была в возрасте 3–5 лет, а промысло-

вые в возрасте 7–11 лет. Тогда, через 20 лет молодь могла быть уже в возрасте 23–25 лет, а промысловые самцы могли состариться до 27–31 года. Отмеченные в 2022 г. на западе Сахалина самцы с $ШК$ 221–230 и 231–238 мм (их доля в улове 6% и 2,5% от всех самцов) могут относиться к поколению 3–5-летней молодки (на момент прекращения промысла в начале 200-х гг.) и иметь возраст 23–25 лет. У таких самцов камчатского краба в будущем произойдет минимум 1–2 линьки, т.к. они были в межлиночных стадиях 2-я, 3-я ранняя и 3-я поздняя. По нашему мнению, у самцов камчатского краба с $ШК$ 290–310 мм и возрастом 30–32 года попытки совершить линьку заканчиваются элиминацией. Самцы баренцевоморской и западно-сахалинской популяций имеют сходный предельный возраст (t_{max}) около 31 года. Это сходство косвенно свидетельствует о их связи с приморской популяцией и общем происхождении от япономорской суперпопуляции камчатского краба.

Самки

Среди различных популяций камчатского краба наибольший размер имеют самки баренцевоморской популяции, их $ШК_{max}$ достигает 216–220 мм [Камчатский ..., 2001; 2003; Моисеев, 2003; Пинчуков, 2017; Бизиков и др., 2018]. С открытием специализированного промысла и его интенсификацией ретроспективная динамика $ШК_{max}$ самок указывает на то, что их максимальные размеры стали снижаться как в Западном районе, так и в Восточном (рис. 3).

В Западном районе снижение $ШК_{max}$ обусловлено тем, что в первые годы промышленного лова, с 2002 г. в Норвегии и с 2004 г. в России, он велся не только осенью, но и в январе-феврале (до 2008 г.), когда у краба начинается массовая линька. Поэтому, подъем и сортировка крабов могли привести к элиминации перелинявших особей, в том числе и среди крупных самок. Отсут-

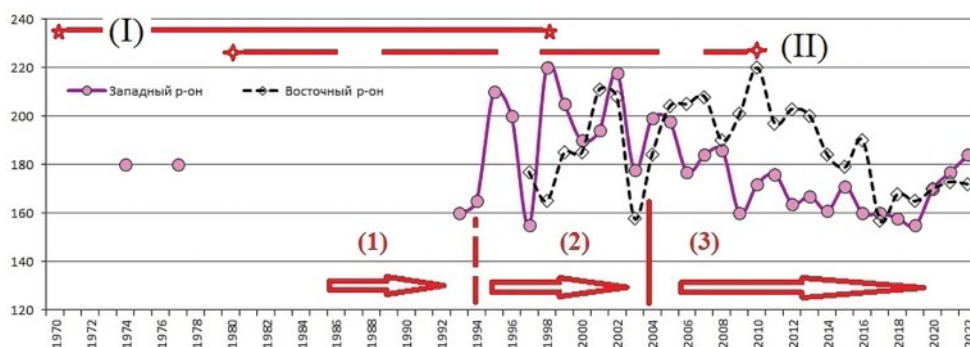


Рис. 3. Ретроспективная динамика максимальных размеров самок *P. camtschaticus* в районе Баренцева моря после окончания его вселения в 1969 г. (по оси X – год наблюдения; по оси Y – максимальная ШК в мм). Обозначение: (см. рис. 2)
Fig. 3. Retrospective dynamics of the maximum sizes of *P. camtschaticus* females in the Barents Sea area after its introduction in 1969 (X-axis is the year of observation; Y-axis is the maximum WC in mm). Designation: (see Fig. 2)

ствии сегодня крупных самок в Западном районе вызвано как масштабным промыслом самцов камчатского краба, так и его особенностями в примыкающих к этому району водах Норвегии. Известно, что в норвежских водах регулирование промысла краба осуществляется только восточнее 26° в. д., а с 2008 г., кроме коммерческих самцов здесь добывают и самок с длиной карапакса ≥ 130 мм (≥ 150 мм по ШК) [Windsland 2015; Aune et al., 2022³; Anders et al., 2023]. По-видимому, в Норвегии самок вылавливают не только для ординарной переработки краба-сырца в варёно-мороженую продукцию, но и с целью доставки самых крупных икраных самок потребителю. Кроме того, имеется прямое уничтожение самок и самцов в районе искоренения камчатского краба западнее 26° в. д. Данные особенности норвежского промысла краба в сопредельных водах с Западным районом и ННН-вылов крабов в запретных районах мурманского побережья в водах России, являясь негативными факторами, могли повлиять на исчезновение из уловов крупных самок с ШК >190 – 195 мм в этом районе (рис. 3).

В Восточном районе интенсификация промысловых операций произошла с 2010–2016 гг., и она также повлияла на исчезновение из уловов крупных самок с ШК >180 – 190 мм (рис. 3).

Для самок камчатского краба баренцевоморской популяции А.И. Буяновский с соавторами [2023] составили размерно-возрастной ключ по размерным когортам. Наибольший возраст самок в выборке за 2001–2022 гг. был определён как 13+. Подобный возраст (13–14 лет) самок ранее был установлен для мелкоразмерной (ШК_{max} 105 мм) аяно-шантарской популяции камчатского краба [Черниенко, 2010; 2011]. М.А. Пинчуков [2017] выполнил оценку возраста самок Баренцева моря в диапазоне 70–220 мм, по его оценке возраст самок с ШК 210–220 мм составляет 23 года. Этот возраст совпадает с максимальной продолжительностью жизни самок камчатского краба, установленной нами (см. табл. 5–6; рис. 3). В обоих последних случаях значение t_{max} самок оценено в 23 года, что соответствует предельному возрасту самок установленного Х. Марукавой [Marukawa, 1933] – 24 года.

Как видим, значение наибольшей продолжительности жизни самок не всегда совпадает с модельными оценками их возраста, в особенности в интенсивно эксплуатируемых популяциях. Разность в оценках

возраста самок, возможно, связана с тем, что в интервале от 3 до 7–9 лет прирост по ШК у самок несколько меньше, чем рост, рассчитанный А.И. Буяновским с соавторами [2023] для этого размерно-возрастного диапазона. Более того, ввиду разброса индивидуального прироста, в одной размерно-возрастной группе могут встречаться особи разных возрастов [Лысенко, Гайдаев, 2005].

Необходимо отметить сходство максимальных размеров у самок в баренцевоморской и западно-сахалинской популяциях. В районе западного Сахалина официального промысла не было 20 лет, а максимального размера 202 мм самки достигли к лету 2022 г. [Моисеев и др., 2022]. Если предположить, что к началу прекращения интенсивных промысловых операций на западе Сахалина, некоторая ювенильная молодь самок была в возрасте сеголетки или 3–5 лет, тогда, через 20 лет эта молодь самок могла быть в возрасте 21–25 лет, а в среднем составить 23 года и соответствовать максимальному возрасту самок баренцевоморской популяции. Сходство возраста самок, так же как и для самцов, косвенно свидетельствует о их связи с приморской популяцией и общем происхождении от япономорской суперпопуляции камчатского краба.

Естественная смертность камчатского краба

Самцы

Определив максимальный возраст крабов для баренцевоморской популяции, мы предложили установить и естественную смертность этих крабов, по формуле (1). Ранее J.M. Hoenig [1983; 2005¹] показал, что в линейной регрессии M обратно коррелирует с продолжительностью жизни у широкого спектра гидробионтов. Это уравнение, связывающее t_{max} с естественной смертностью, применялось и обсуждалось в ряде работ [Vetter, 1988; Hewitt, Hoenig, 2005; Hewitt et al., 2007]. В последующем уравнение регрессии было видоизменено в уравнение $M=3/t_{max}$, которое автор [Hewitt, 2008²] применял при изучении естественной смертности голубого краба *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896. Установленный нами максимальный возраст (31 год) для самцов камчатского краба допускает, что естественная смертность (убыль), определённая по этой формуле (1) – M составит 0,097 или – около 10% в год. Эта величина M значительно меньше, чем M , равная 0,18–0,23 в год, используемая для камчатского краба в настоящее время [Баканев, 2022; Siddeek et al., 2002; Zheng, 2005; Zheng, Siddeek, 2018].

Значение естественной смертности для самцов баренцевоморской популяции камчатского краба

³ Aune M., Jensen J.L.A., Siikavuopio S.I., Christensen G.N., Nilsen K.T., Merkel B., Renaud P.E. 2022. Space and Habitat Utilization of the Red King Crab (*Paralithodes camtschaticus*) in a Newly Invaded Fjord in Northern Norway // Front. Mar. Sci. 9:762087. DOI: 10.3389/fmars.2022.762087

было рассчитано математическими моделями на основе данных промысловой статистики для осеннего промысла [Баканев, 2015]. Согласно расчётам автора, коэффициент M самцов за период до трёх месяцев составил 1,4–4,1%. С учётом этих данных диапазон значений M за год будет составлять 5,6–16,4% в год (в среднем 11%). Это значение M всего лишь на 1% превышает значение естественной убыли M , установленной по формуле (1) с t_{\max} самцов камчатского краба в 31 год ($M=3/31=0,097$) и соответствует нижней границе $M=0,09$.

Большинство авторов естественную смертность определяли в интенсивно эксплуатируемых популяциях. Если промысел камчатского краба вёл только в осенний период, то расчёты M показывали значение около 0,2, а если в зимне-весенние месяцы, то значения M возрастали. Так, например, для интенсивно эксплуатируемой группировки краба в водах Варангер-фиорда регрессионный метод анализа давал значение M , равное 0,44 [Windsland, 2015]. Кроме того, разброс значений M в промысловых районах обусловлен косвенной смертностью крабов (отложенная смертность или травматическая), связанной с промыслом [Иванов, Соколов, 2003; Иванов, Карпинский, 2003; Рязанова, 2009; Zheng et al., 1997 а, б; Stoner, 2012]. Факторы, влияющие на смертность: 1) декомпрессия; 2) механические повреждения при промысловых манипуляциях; 3) гидрометеорологические условия (температура воздуха и волнение моря). Кроме того, влияние вышеперечисленных повреждающих факторов зависит от стадий личиночного цикла крабов [Лысенко, 2001; Моисеев, 2003; Моисеев и др., 2012; 2014; Соколов, 2003; Моисеева, Моисеев, 2008; Моисеев, Моисеева, 2017; Сенников, 2021]. У крабов, находящихся в межличиночных стадиях 1–2 и 3-я ранняя, значение отложенной смертности может составлять 10–20% и более. При изучении влияния промысловых операций на жизнеспособность синего краба *Paralithodes platypus* (Brandt, 1850), при подъёме экспериментальных ловушек, отход составлял около 31%. Все крабы были в межличиночных стадиях 2-я и 3-я ранняя [Моисеев, Моисеева, 2014]. А при вылове глубоководных крабов с внешними покровами в стадиях 2-я и 3-я ранняя, отход крабов достигал >40% [Моисеев, 2012 а, б]. Во время промысла в восточной части Берингова моря доля погибших крабов Lithodidae среди непромысловых особей (в том числе и на ранних стадиях личиночного цикла) достигала 20% [Zheng et al., 1997 а, б; Punt et al., 2012]. Такую вариабельность значений отложенной смертности крабов необходимо учитывать при оценке запаса и оперативно принимать управленческие решения в регулировании промысла.

Отдалённые последствия от подъёмов крабов в промысловых ловушках наблюдаются даже у наиболее устойчивых к внешним воздействиям особей, находящихся в межличиночных стадиях 3-я средняя и 3-я поздняя. При масштабном промысле косвенная смертность таких особей может иметь значительные величины – до 2–6% от поднятых на борт крабов и выпущенных обратно в море [Кобликов, 2004; Моисеев, Моисеева, 2010; Васильев, Клинушкин, 2011; Алексеев и др., 2011]. Подобный результат был получен и в экспериментах 2010–2013 гг. по выживаемости крабов баренцевоморской популяции – отход в среднем составил 4% [Сенников, 2021].

По нашему мнению, принимаемые на сегодня значения естественной смертности 0,18–0,23 для камчатского краба завышены в среднем в 2 раза. Это превышение вызвано тем, что в применяемых модельных лекалах поиска значений естественной смертности более половины величины M может составлять косвенная (отложенная или травматическая) смертность (K_f) крабов, вызванная различными видами промысла. Поэтому, три вида смертности – косвенную (K_f), промысловую (F) и естественную (M) следует рассматривать отдельно, не суммируя их. Кроме промышленного вылова камчатского краба, существуют промыслы донных рыб и других объектов. А.В. Стесько и С.В. Баканев [2021] оценивая прилов камчатского краба на промысле донных рыб установили, что ежегодный прилов камчатского краба в Баренцевом море составляет 1,7–9,8 тыс. т (0,6–2,9% от общего запаса в ИЭЗ России) и 1,1–4,1 тыс. т в районах, закрытых для промысла краба. Если применить имеющиеся данные по взаимосвязи K_f камчатского краба от промысловых операций и от межличиночного состояния карапакса, то при среднегодовом прилове краба 8,35 тыс. т, K_f составит минимум 0,334 тыс. т (в осенне-зимний период с сентября по январь – $K_f=4\%$) до 2,505 тыс. т (с февраля до конца лета – K_f до 30%). Сходный результат по косвенной смертности был получен ранее А.В. Стесько [2022]. При бережном возвращении крабов в море их ежегодная смертность от приловов на донном траловом промысле может составить 0,3–1,4 тыс. т, а при неблагоприятных условиях смертность возрастёт до 3,4 тыс. т. Следует учитывать, что ежегодно в прилове доля промысловых крабов может достигать 70%, остальная часть – самки и молодь самцов.

Самки

Установленный нами максимальный возраст самок камчатского краба составляет в среднем 23 года, это позволяет определить для них значение естественной смертности (убыли) по формуле (1). В этом

случае значение M для самок будет составлять 0,13 или 13% в год. Подобное значение 0,14 в год приводит К. Уиндсланд [Windsland, 2015], ссылаясь на работу Д. Алверсона и М. Карни [Alverson, Carney 1975]. Но К. Уиндсланд, используя литературные данные, даёт для самок камчатского краба в Варангер-фиорде среднюю величину M , равную 0,23 в год, как и для самцов. Полученное нами значение M , равное 0,13, для самок камчатского краба является самодостаточной величиной для учёта этого явления в популяции. А отложенную или косвенную смертность (Kf), которая прямо связана с различными видами промысловых операций, нет необходимости объединять с естественной смертностью (M).

Определение косвенной или травматической смертности

Представленное нами выше установление естественной смертности M на основе максимальной продолжительности жизни (t_{\max}) камчатского краба позволяет найти и косвенную или травматическую смертность (Kf), связанную с антропогенным воздействием на единицу запаса. В результатах модельных оценок промыслового запаса камчатского краба обычно определяется и общая смертность (Z) крабов, состоящая из промысловой смертности (F) и естественной (M) [Windsland, 2015]. Сегодня в большинстве модельных расчётов запаса ежегодное значение естественной смертности (M) камчатского краба составляет 0,18–0,23. Поэтому, если из этих применяемых в моделях значений M , вычесть найденное нами значение $M=0,1$ (см. уравнение 1), то оставшаяся величина от M , равная 0,08–0,13, и будет соответствовать значению косвенной смертности ($Kf = M - 0,1$). В этом случае общую смертность (Z) можно будет записать в следующем виде:

$$Z = F + (M - 0,1), \quad (2)$$

где: F – промысловая смертность как сокращение или убыль крабов в год от оценённого промыслового запаса; M – значение естественной смертности, полученной в модельных расчётах как сокращение или убыль крабов в год от оценённого промыслового запаса; 0,1 – значение естественной смертности крабов, полученное на основе t_{\max} самцов камчатского краба баренцево-морской популяции, как сокращение или убыль крабов в год от оценённого промыслового запаса.

Таким образом, значение естественной смертности/убыли (M), равное 10% в год для самцов камчатского краба и 13% для самок, допустимо к применению как при оценке мгновенной численности крабов по данным прямого учёта, так и при прогнозировании

их величины запаса методом «запас-пополнение» и/или другими модельными подходами.

ВЫВОДЫ

Интродукция камчатского краба в Баренцево море (1961–1969 гг.) и отсутствие специализированного промышленного лова до 2004 г. способствовали установлению некоторых максимальных параметров для баренцево-морской популяции камчатского краба, которые используются в прогностических оценках промыслового запаса.

1. Установлены максимальные размеры (ШК) камчатского краба. Для самцов максимальная ШК составляет 312 мм, а для самок – 220 мм.

2. Установлена максимальная продолжительность жизни для самцов камчатского краба, составляющая 31 год, и это соответствует максимальному возрасту самцов, установленному Х. Марукавой [Marukawa, 1933] для дальневосточных популяций.

3. Установлена максимальная продолжительность жизни для самок камчатского краба, составляющая 23 года, что соответствует максимальному возрасту самок, определённому М.А. Пинчуковым [2017], и возрасту самок в 24 года, установленному Х. Марукавой [1933].

4. Установленный максимальный возраст для обоих полов камчатского краба позволяет применить формулу $M=3/t_{\max}$ для определения естественной смертности (доли убыли или снижения) крабов за год. Для самцов она составила 0,097 (соответствует убыли около 10% в год), для самок – 0,13 (13% в год). Указанные значения относятся к размерной категории с ШК ≥ 70 –90 мм, у которой поведение сходно с поведением старших возрастных классов обоих полов, начиная с этого размера, элиминация крабов от естественных факторов минимальная.

5. При расчётах и установлении *промысловой смертности* (F) или планируемого вылова в эксплуатируемых популяциях камчатского краба необходимо учитывать и дополнять этот параметр *косвенной или травматической смертностью* (Kf), которая будет вызвана различными промысловыми операциями и/или другим антропогенным воздействием. Косвенная смертность составляет 2–6% в осенний период и может быть в 4–7 раз больше в другие сезоны. Данное обстоятельство вызвано предлиночным и постлиночным состоянием крабов в эти периоды.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность и благодарность коллегам, сотрудникам ПИНРО, участвовавшим в сборе данных по камчатскому крабу на

протяжении более 50 лет, а также сотрудникам ВНИРО, подключившимся к изучению этого вида более 20 лет назад. Мы благодарны научным сотрудникам этих рыбохозяйственных институтов, выпустивших замечательные работы, в которых мы смогли найти необходимые параметры для решения поставленной цели. Мы признательны рецензентам за замечания и полезные комментарии к рукописи, ответы на которые позволили значительно улучшить нашу статью.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа была выполнена в порядке личной инициативы и не имела дополнительного финансирования.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Д.О., Буяновский А.И., Бизиков В.А. 2017. Принципы построения единой стратегии регулирования промысла крабов и крабоидов в морях России // Вопросы рыболовства. Т. 18. № 1. С. 21–41.
- Алексеев Д.О., Буяновский А.И., Моисеев С.И. 2011. Учет косвенной промысловой смертности некоторых ракообразных при прогнозировании их численности. // Тез. докл. Четвертой Междунар. науч.-практ. конф. (19–22 сентября 2011 года, Южно-Сахалинск, Россия). Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО. С. 126, с. 21–41.
- Бабаян В.К. 2000. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ): Анализ и рекомендации по применению. М.: ВНИРО. 192 с.
- Баканев С.В. 2009. Динамика популяции камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в Баренцевом море (опыт моделирования). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 24 с.
- Баканев С.В. 2015. Оценка запаса камчатского краба в Баренцевом море с использованием моделей истощения // Вопросы рыболовства. Т. 16 (4). С. 465–476.
- Баканев С.В. 2022. Биологические основы эксплуатации запасов промысловых беспозвоночных в Баренцевом море. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 49 с.
- Бизиков В.А., Сидоров Л.К., Алексеев Д.О., Буяновский А.И. 2018. Динамика численности и размерного состава камчатского краба в Баренцевом море в период 2003–2016 гг. // Труды ВНИРО. Т. 172. С. 91–127.
- Биология и физиология камчатского краба прибрежья Баренцева моря. 2008. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 168 с.
- Буяновский А.И. 2012. Прогноз потенциального вылова прибрежных беспозвоночных при затруднении с оценкой запаса. Методические рекомендации. М.: Изд-во ВНИРО. 222 с.
- Буяновский А.И. 2019. К использованию моделей истощения для оценки промысловых запасов крабов // Вопросы рыболовства. Т. 20 (1). С. 107–122.
- Буяновский А.И. 2020. Динамика промысловых запасов синего краба в морях России с учётом данных промысловой статистики // Вопросы рыболовства. Т. 21 (4). С. 423–439.
- Буяновский А.И., Стесько А.В., Горянина С.В., Сидоров Л.К. 2023. Динамика возрастного состава самцов камчатского краба в Баренцевом море // Труды ВНИРО. Т. 191. С. 5–24.
- Васильев А.Г., Клинушкин С.В. 2011. Данные о смертности краба-стригуна ангулятуса (*Chionoecetes angulatus*) в ловушках в северной части Охотского моря // Вопросы рыболовства. Т. 12. № 3 (47). С. 566–575.
- Виноградов Л.Г. 1941. Камчатский краб. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 94 с.
- Герасимова О.В., Кузьмин С.А. 1994. Некоторые особенности распределения и биологии камчатского краба в Баренцевом море // Мат. отчетн. сессии по итогам НИР ПИНРО в 1993 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 144–158.
- Донные экосистемы Баренцева моря. 2003. Труды ВНИРО. Т. 142. 312 с.
- Загорский И.А., Васильев Р.М. 2012. Линька камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в искусственных условиях на побережье Баренцева моря // Современные проблемы и перспективы рыбохозяйственного комплекса. Мат. III науч.-практ. конф. молодых учёных ВНИРО с межд. участием. М.: Изд-во ВНИРО. С. 26–29.
- Иванов Б.Г. 1977. Десятиногие ракообразные (Crustacea, Decapoda) Северной Пацифики как источник интродукции в Атлантику // Симп. по реакции водных экосистем на вселение новых видов. Таллин 24–28 октября 1977 г. М.: Изд-во ВНИРО. С. 43–45.
- Иванов Б.Г. 2001. Десятиногие ракообразные (Crustacea, Decapoda) Северной Пацифики как фонд для интродукции в Атлантику: интродукция возможна, но целесообразна ли? // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 32–74.
- Иванов Б.Г., Карпинский М.Г. 2003. Смертность крабов в ловушках: краб-стригун в северной части Охотского моря // Вопросы рыболовства. Т. 4. № 4 (16). С. 590–607.
- Иванов Б.Г., Соколов В.И. 2003. Смертность крабов в ловушках: камчатский краб у Западной Камчатки // Вопросы рыболовства. Т. 4. № 1. (13). С. 116–134.
- Ильин О.И., Иванов П.Ю. 2015. Об одном модельном подходе к оценке состояния запасов камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* западнокамчатского шельфа // Известия ТИНРО. Т. 182. С. 38–47.
- Камчатский краб в Баренцевом море (результаты исследований ПИНРО в 1993–2000 гг.). 2001. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 198 с.
- Камчатский краб в Баренцевом море (издание 2-е дополненное). 2003. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 383 с.
- Карпевич А.Ф., Супрунович А.В. 1977. Результаты и перспективы акклиматизации пищевых беспозвоночных в СССР // Симп. по реакции водных экосистем на вселение новых видов. Таллин 24–28 октября 1977 г. М.: Изд-во ВНИРО. С. 54–56.
- Клитин А.К. 2003. К вопросу об определении возраста камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) // Труды СахНИРО. Т. 5. С. 133–145.
- Кобликов В.Н. 2004. О смертности японского краба-стригуна (*Chionoecetes japonicus*) в промысловых ловушках и некоторые аспекты его добычи в северной части Японско-

- го моря // Вопросы рыболовства. Т. 5. № 3 (19). С. 458–469.
- Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., Жигин А.В., Загорская Д.С., Загорский И.А., Кряхова Н.В., Лебедев Р.О., Никонова И.Н., Паршин-Чудин А.В., Печёнкин Д.С., Тырин Д.В., Чертопруд Е.С. 2022. Аквакультура камчатского краба. М.: ВНИРО. 224 с.
- Козлов В.И., Абрамович Л.С. 1982. Краткий словарь рыбоведа. М.: Россельхозиздат. 160 с.
- Кузьмин С.А., Гудимова Е.Н. 2002. Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 236 с.
- Лысенко В.Н. 2001. Особенности линьки камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на западнокамчатском шельфе // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 111–119.
- Лысенко В.Н., Гайдаев В.Э. 2005. Рост камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в северной части западнокамчатского шельфа // Известия ТИНРО. Т. 143. С. 119–127.
- Михеев А.А. 2003. Стохастическая когортная модель для беспозвоночных с прерывистым ростом // Труды СахНИРО. Т. 5. С. 216–242.
- Михеев А.А. 2004. Моделирование стохастических процессов в эксплуатируемых популяциях рыб и беспозвоночных. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 24 с.
- Михеев А.А., Букин С.Д., Первеева Е.Р., Живоглядова Л.А., Крутченко А.А., Смирнов И.П. 2012. Оценка запасов беспозвоночных в Сахалино-Курильском районе на основе анализа временных рядов уловов с применением фильтра Калмана // Известия ТИНРО. Т. 168. С. 99–120.
- Моисеев С.И. 2003. Промыслово-биологические исследования камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в январе-марте 2002 г. в прибрежной зоне Варангерфиорда (Баренцево море) // Труды ВНИРО. Т. 142. С. 151–177.
- Моисеев С.И. 2012 а. Выживаемость различных видов крабов при ловушечном промысле в Охотском море // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование: Мат. III Всерос. науч.-практ. конф. (20–22 марта 2012 г.). Петропавловск-Камчатский: КамГТУ. С. 218–220.
- Моисеев С.И. 2012 б. Особенности выживаемости крабов при ловушечном промысле в западной части Берингова моря // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование: Мат. III Всерос. науч.-практ. конф. (20–22 марта 2012 г.). Петропавловск-Камчатский: КамГТУ. С. 221–222.
- Моисеев С.И. 2015. Некоторые морфометрические различия клешней у камчатского краба аяно-шантарской популяции // Промысловые беспозвоночные: сб. материалов VIII Всерос. науч. конф. Калининград: КГТУ. С. 82–85.
- Моисеев С.И., Глебов И.И., Дробязин Е.Н., Лукьянов В.С., Смирнов И.П., Частиков В.Н., Моисеева С.А. 2022. Краткие результаты биологических исследований северной части Японского моря весной 2022 г. // Труды ВНИРО. Т. 190. С. 178–185.
- Моисеев С.И., Горянина С.В., Шацкий А.В. 2011. Сравнение распределения камчатского краба в Баренцевом море и на шельфе западной Камчатки. // Тез. докл. Четвертой Междунар. науч.-практ. конф. (19–22 сентября 2011 года, Южно-Сахалинск, Россия). Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО. С. 154.
- Моисеев С.И., Моисеева С.А. 2010. Отдалённые последствия подъёма в ловушках для различных видов крабов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Мат. XI межд. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 190–193.
- Моисеев С.И., Моисеева С.А. 2014. Изменение показателей гемолимфы у синего краба *Paralithodes platypus* вследствие стресса, вызываемого ловушечным промыслом // Вопросы рыболовства. Т. 15 (3). С. 189–208.
- Моисеев С.И., Моисеева С.А. 2017. Проблемы содержания и транспортировки крабов в живом виде на крабовых судах // Труды ВНИРО. Т. 166. С. 22–31.
- Моисеев С.И., Моисеева С.А., Лантеева А.М. 2012. Изменение показателей гемолимфы у крабов-стригунов вследствие стресса, вызываемого ловушечным промыслом // Вопросы рыболовства. Т. 13. No 1 (49). С. 125–144.
- Моисеева С.А., Моисеев С.И. 2008. Зависимость между наполнением конечностей мышечной тканью и концентрацией гемоцианина в гемолимфе у камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) баренцевоморской популяции // Вопросы рыболовства. Т. 9. No 1 (33). С. 200–217.
- Моисеева С.А., Моисеев С.И. 2009. Оценка доли крупноразмерных самцов камчатского краба баренцевоморской популяции, вступающих в линьку, по уровню гемоцианина в гемолимфе // Тез. докл. X Всерос. конф. по проблемам рыбопромыслового прогнозирования. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 97–98.
- Орлов Ю.И. 1989. Результаты обнадёживают, но проблемы остаются // Рыбное хозяйство. № 6. С. 61–66.
- Орлов Ю.И. 1994. Акклиматизация промысловых крабов в Северо-Восточной Атлантике: обоснование и первые результаты // Рыбное хозяйство. Обзорная информация. Сер.: Аквакультура. Вып. 1. 55 С.
- Орлов Ю.И. 1995. Акклиматизация промысловых крабов в Северо-Восточной Атлантике // Результаты работ по акклиматизации водных организмов / Под ред. Кудерского Л.А. СПб.: ЦУРЭН, ГосНИОРХ. С. 154–160.
- Орлов Ю.И. 1996. Биологическое обоснование: опыт прогнозирования // Рыбное хозяйство. Сер. Аквакультура. Информационный пакет ВНИЭРХ. Вып. 6. С. 2–7.
- Орлов Ю.И. 1997. Информационный взрыв уже происходит // Рыбное хозяйство. Сер. Аквакультура. Информационный пакет ВНИЭРХ. Вып. 8. С. 1–3.
- Орлов Ю.И., Карпевич А.Ф. 1977. Трансплантация камчатского краба в Баренцевом море // Симп. по реакции водных экосистем на вселение новых видов. Таллин 24–28 октября 1977 г. М.: Изд-во ВНИРО. С. 86–87.
- Пинчуков М.А. 2017. Оценка возраста самок баренцевоморского камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Decapoda, Lithodidae) по их размерному составу // Учёные записки Казанского университета. Сер. Естественные науки. Т. 159 (3). С. 480–491.
- Родин В.Е. 1985. Пространственная и функциональная структура популяций камчатского краба // Известия ТИНРО. Т. 110: 86–97.
- Рязанова Т.В. 2009. Развитие у крабов бактериальных инфекций и газо-пузырьковой болезни вследствие подъёма в ловушках // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 1. С. 95–100.

- Сенников А.М. 1977. Предварительные сведения об итогах акклиматизации камчатского краба *Paralithodes camtschatica* в Баренцевом море // Всес. научн. конф. по использованию промысловых беспозвоночных на пищевые, кормовые и технические цели. Тез. докл. М.: ЦНИИТЭИРХ. С. 85–86.
- Сенников А.М. 1989. Камчатский краб в Баренцевом море // Рыбное хозяйство. № 6. С. 58–60.
- Сенников А.М. 1993. Результаты акклиматизации камчатского краба в Баренцевом море // Мат. отчетной сессии по итогам НИР ПИНРО в 1992 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 210–220.
- Сенников А.М. 2021. Смертность камчатского краба при ловушечной добыче в прибрежных водах Баренцева моря // Камчатский краб в Баренцевом море. Изд. 3-е, переработанное и дополненное. М: Изд-во ВНИРО. С. 549–561.
- Стесько А.В. 2022. К вопросу о выживаемости камчатского краба при траловом лове в Баренцевом море // Труды ВНИРО. Т. 187. С. 5–17.
- Стесько А.В., Баканев С.В. 2021. Приловы камчатского краба на донном траловом промысле в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. Изд. 3-е, переработанное и дополненное. М: Изд-во ВНИРО. С. 529–548.
- Соколов В.И. 2003. Распределение и некоторые особенности биологии массовых видов десятиногих ракообразных (Crustacea, Decapoda) в губе Териберка Баренцева моря // Труды ВНИРО. Т. 142. С. 77–91.
- Черниенко И.С. 2010. Рост камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в северо-западной части Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 163. С. 185–198.
- Черниенко И.С. 2011. Биология и промысловый потенциал аяношантарской популяции камчатского краба *Paralithodes camtschaticus*. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-Центр. 20 с.
- Черниенко И.А. 2016. Моделирование динамики запаса ключевого краба *Paralithodes brevipes* южных Курильских островов конечно-разностной моделью с запаздыванием // Известия ТИНРО. Т. 185. С. 102–111.
- Черниенко И.С., Черниенко Э.П. 2019. Мультимодельный подход к прогнозированию некоторых единиц запаса водных биологических ресурсов Сахалино-Курильского региона // Вопросы рыболовства. Т. 20. № 3. С. 374–386.
- Alverson, D.L., Carney, M.J. 1975. A graphic review of the growth and decay of population cohorts // J. du Conseil International Pour L'Exploration de la Mer. V. 36. P. 133–143.
- Anders N., Arnesen K., Hustad A., Jørgensen T., Løkkeborg S., Siikavuopio S., Thesslund T., Utne-Palm A.C. 2023. Improving size selection in the Norwegian red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) fishery through modification to pot design and soak time // Fisheries Research. V. 261. P. 106641.
- Donaldson W.E., Byersdorfer S.C. 2005. Biological field techniques for lithodid crabs // Fairbanks Alaska: Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska. 82 p.
- Haefner P.A.JR. 1978. Seasonal aspects of the biology, distribution and relative abundance of the deep-sea red crab, *Geryon quinque-dens* Smith, in the vicinity of the Norfolk Canyon, Western North Atlantic // Proc. Natl Shellfish. Assoc. V. 68. P. 49–62.
- Hewitt D.A., Hoenig J.M. 2005. Comparison of two approaches for estimating natural mortality based on longevity // Fishery Bulletin. V. 103. P. 433–437.
- Hewitt D.A., Lambert D.M., Hoenig J.M., Lipcius R.M., Bunnell D.B., Miller T.J. 2007. Direct and Indirect Estimates of Natural Mortality for Chesapeake Bay Blue Crab // Transactions of the American Fisheries Society. V. 136. P. 1030–1040.
- Hoenig J.M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates // Fishery Bulletin V. 82. P. 898–903.
- Matsuura S., Takeshita K. 1990. Longevity of red king crab *Paralithodes camtschatica* revealed by long-term rearing study // Proc. of the Intern. Symp. on King and Tanner Crabs. Fairbanks: Univ. of Alaska Press. P. 181–191.
- Marukawa H. 1933. Biological and fishery research on Japanese king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // J. Imp. Fish. Exp. Stat. Tokyo. V. 37. № 4. 152 p.
- 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*) // Fishery Bulletin V.111. P. 233–251.
- Orlov Yu. I., Ivanov B.G. 1978. On the Introduction of the Kamchatka King Crab *Paralithodes camtschatica* (Decapoda: Anomura: Lithodidae) into the Barents Sea // Marine Biology V. 48. P. 373–375.
- Punt A.E., Siddeek M.S.M., Garber-Yonts B., Dalton M.I., Rugolo L., Stram D., Turnock B.J., Zheng J. 2012. Evaluating the impact of buffers to account for scientific uncertainty when setting TACs: application to red king crab in Bristol Bay, Alaska // ICES J. of Marine Science. V. 69. № 4. P. 624–634.
- Siddeek M.S.M., Watson L.J., Blau S.F., Moore H. 2002. Estimating natural mortality of king crabs from tag recapture data // Proc. of the Symp. Crab 2001, Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics. University of Alaska Sea Grant College Program AK-SG-02–01, Fairbanks, Alaska. P. 51–75.
- Stoner A.W. 2012. Assessing stress and predicting mortality in economically significant crustaceans // Reviews in Fisheries Science. V. 20. № 3. P. 111–135.
- 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.
- Vetter E.F. 1988. Estimation of natural mortality in fish stocks: a review // Fishery Bulletin. V. 86. P. 25–43.
- Weber D.D. Miyahara T. 1962. Growth of the adult male king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service. V. 62. № 200. P. 52–75.
- Windsland K. 2015. Total and natural mortality of red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in Norwegian waters: catch-curve analysis and indirect estimation methods // ICES J. of Marine Science. V. 72. № 2. P. 642–650.
- Zheng J. 2005. Review of natural mortality estimation for crab stocks: Data-limited for every stock? In Fisheries Assessment and Management in Data-Limited Situations // Proc. of the Symp. Assessment and Management of New and Developed Fisheries in Data-Limited Situations University of Alaska Fairbanks, AK-SG-05–02. P. 595–612.
- Zheng J., Murphy M.C., Kruse G.H. 1997 a. Kruse Analysis of the harvest strategies for red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, in Bristol Bay, Alaska // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 54. P. 1121–1134.
- Zheng J., Murphy M.C., Kruse G.H. 1997 b. Application of a Catch-Survey Analysis to Blue King Crab Stocks Near Pribilof and St. Matthew Islands // Alaska Fishery Research Bulletin. No 4 (1). P. 62–74.

Zheng J., Siddeek M.S.M. 2018. Bristol Bay Red king crab stock assessment in fall 2018 // Alaska Department of Fish and Game Division of Commercial Fisheries. 132 p.

REFERENCES

- Alekseyev D.O., Buyanovskiy A.I., Bizikov V.A. 2017. General organizing principles of a unified strategy for managing crabs and king crabs fishery in the seas of Russia // Problems of Fisheries. V. 18 (1). P. 21–41. (in Russ.)
- Babayan V.K. 2000. Precautionary Approach to Assessment of Total Allowable Catch (TAC): Analysis and practical recommendations]. MOSCOW: VNIRO Publishing. 192 p. (in Russ.)
- Bakanev S.V. 2009. Dynamics of the red king crab population (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea (simulation experience). PhD Abstr. in biology. Moscow: VNIRO. 24 p. (in Russ.)
- Bakanev S.V. 2015. Stock assessment of the red king crab in the Russian EEZ of the Barents Sea by using depletion models // Problems of Fisheries. V. 16 (4). P. 465–476. (in Russ.)
- Bakanev S.V. 2022. Biological bases of exploitation of commercial invertebrate stocks in the Barents Sea. Abstr. diss. doct. of sciences in biology. Moscow: VNIRO. 49 p. (in Russ.)
- Bizikov V.A., Sidorov L.K., Alexeev D.O., Buyanovsky A.I. 2018. Changes in abundance and size composition of the Red King Crab in the Barents Sea during the period from 2003 till 2016 // Trudy VNIRO. V. 172. P. 91–127. (in Russ.)
- Biology and physiology of the red king crab from the coastal zone of the Barents Sea. 2008. Apatity: Publ. KSC RAS. 168 p. (in Russ.)
- Buyanovsky A.I. 2012. Forecast of potential catch for coastal invertebrates: data-poor cases. Moscow: VNIRO Publish. 222 s. (in Russ.)
- Buyanovsky A.I. 2019. On application of the depletion models for the commercial crabs stocks assessment // Problems of Fisheries. V. 20 (1). P. 107–122. (in Russ.)
- Buyanovsky A.I. 2020. The blue king crab commercial stocks dynamics in the Russian seas with account on fisheries statistics // Problems of Fisheries. V. 21 (4). P. 423–439. (in Russ.)
- Buyanovskiy A.I., Stesko V.A., Goryanina S.V., Sidorov L.K. 2023. Dynamics of the age composition of the red king crab males in the Barents Sea // Trudy VNIRO. V. 191. P. 5–24. (in Russ.)
- Vasilyev A.G., Klimushkin S.V. 2011. Data on mortality of angulatus strigun crab (*Chionoecetes angulatus*) in traps in the northern part of the Sea of Okhotsk // Problems of Fisheries. V. 12. № 3 (47). H. 566–575. (in Russ.)
- Vinogradov L.G. 1941. The red king crab. Vladivostok: TINRO Publish. 94 p. (in Russ.)
- Gerasimova O.V., Kuzmin S.A. 1994. Some features of the distribution and biology of red king crab in the Barents Sea // Materials of the reporting session on the results of PINRO research in 1993. Murmansk: PINRO Publish. P. 144–158. (in Russ.)
- Bottom ecosystems of the Barents Sea. 2003. Trudy VNIRO. V. 142. 312 p. + 8 p. incl. (in Russ.)
- Zagorsky I.A., Vasiliev R.M. 2012. Moulting of red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in artificial conditions on the coast of the Barents Sea // Modern problems and prospects of the fisheries complex. Mat. of the III scient. and pract. Conf. of young scientists of VNIRO with intern. participation. Moscow: VNIRO Publis. P. 26–29. (in Russ.)
- Ivanov B.G. 1977. Decapod crustaceans (Crustacea, Decapoda) Northern Pacifica as a source of introduction to the Atlantic // Symp. on the reaction of aquatic ecosystems to the introduction of new species. Tallinn, October 24–28, 1977. Moscow: VNIRO Publish, P. 43–45. (in Russ.)
- Ivanov B.G. 2001. Decapod crustaceans (Crustacea, Decapoda) of the Northern Pacific as a pool for the introduction in the Atlantic: An introduction is feasible but is it advisable? // Study of biology of commercial crustaceans and algae of Russia seas: collected papers. Moscow: VNIRO Publish. P. 32–74. (in Russ.)
- Ivanov B.G., Karpinsky M.G. 2003. Mortality of crabs in traps: snow crab in the northern part of the Sea of Okhotsk // Problems of Fisheries. V. 4. No4 (16). P. 590–607. (in Russ.)
- Ivanov B.G., Sokolov V.I. 2003. Mortality of crabs in traps: red king crab off Western Kamchatka // Problems of Fisheries. V. 4. № 1 (13). P. 116–134. (in Russ.)
- Ilyin O.I., Ivanov P.Yu. 2015. On one model approach to stock assessment for red king crab *Paralithodes camtschaticus* on the shelf of West Kamchatka // Izvestiya TINRO. V. 182. P. 38–47. (in Russ.)
- Red king crab in the Barents Sea (results of PINRO research in 1993–2000). 2001. Murmansk: PINRO Publish. 198 p. (in Russ.)
- Red king crab in the Barents Sea (second edition). 2003. Murmansk: PINRO Publish. 383 p. (in Russ.)
- Karpevich A.F., Suprunovich A.V. 1977. Results and prospects of acclimatization of food invertebrates in the USSR // Symp. on the reaction of aquatic ecosystems to the introduction of new species. Tallinn, October 24–28, 1977, Moscow: VNIRO Publish. P. 54–56. (in Russ.)
- Klitin A.K. 2003. To the question on defining the age of red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) // Water life biology, resources status and condition of inhabitation in Sakhalin-Kuril region and adjoining water areas. V. 5. P. 133–145. (in Russ.)
- Kovacheva N.P., Borisov R.R., Zhigin A.V., Zagorskaya D.S., Zagorskij I.A., Krjahova N.V., Lebedev R.O., Nikonova I.N., Parshin-Chudin A.V., Pechjonkin D.S., Tyrin D.V., Chertoprud E.S. 2022. Aquaculture of the red king crab. Moscow: VNIRO. 224 p. (in Russ.)
- Koblikov V.N. 2004. Mortality of the Japanese snow crab (*Chionoecetes japonicus*) in field traps and some aspects of its production in the Northern part of the Sea of Japan // Problems of Fisheries. V. 5. № 3 (19). P. S 458–469. (in Russ.)
- Kozlov V.I., Abramovich L.S. 1982. A short dictionary of the fish breeder. Moscow: rosselkhozizdat. 160 p. (in Russ.)
- Kuzmin S.A., Gudimova E.N. 2002. Introduction of the kamchatka (red king) crab into the Barents Sea. Peculiarities of biology, perspectives of fishery. Apatity: Publ. KSC RAS. 236 p. (in Russ.)
- Lysenko V.N. 2001. Molt features of red king crab, *Paralithodes camtschaticus* on the West Kamchatka shelf // Study of biology of commercial crustaceans and algae of Russia seas. Moscow: VNIRO. P. 111–119. (in Russ.)
- Lysenko V.N., Gaydaev V.E. 2005. Growth of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* in the northern part of the West

- Kamchatka shelf // *Izvestiya TINRO*. V. 143. P. 119–127. (in Russ.)
- Mikheev A.A. 2003. A stochastic cohort model for invertebrates with the interrupted growth // *Trudy SahNIRO*. V. 5. P. 216–242. (in Russ.)
- Mikheev A.A. 2004. Modeling of stochastic processes in exploited populations of fish and invertebrates. PhD Abstr. in biology. Moscow: MSU. 24 s. (in Russ.)
- Mikheev A.A., Bukin S.D., Perveyeva E.R., Zhivoglyadova L.A., Krutchenko A.A., Smirnov I.P. 2012. Sakhalin-Kuril region invertebrate stock assessing based on the catch time series analysis with the Kalman filter application // *Izvestiya TINRO*. V. 168. P. 99–120. (in Russ.)
- Moiseev S.I. 2003. Fisher y research of Kamchatka red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) from January to March, 2002 in the Varanger-fjord // *Trudy VNIRO*. V. 142. P. 5–20. (in Russ.)
- Moiseev S.I. 2012 a. Survival rate of various crab species in pot fishing in the Sea of Okhotsk // Natural resources, their current state, protection, commercial and technical use. Proc. of the III All-Russ. Scient. and Pract. Conf. (March 20–22, 2012). Petropavlovsk-Kamchatsky: KamGTU. P. 218–220. (in Russ.)
- Moiseev S.I. 2012 b. Peculiarities of survival of crabs in pot fishing in the western part of the Bering Sea // Natural resources, their current state, protection, commercial and technical use: Proc. of the III All-Russ. Scient. and Pract. Conf. (March 20–22, 2012). Petropavlovsk-Kamchatsky: KamGTU. P. 221–222. (in Russ.)
- Moiseev S.I. 2015. Some morphometric differences of claws in the red king crab of the ayano-shantar population // Commercial invertebrates. Collec. of mat. of the VIII All-Russian Scient. Conf. Kaliningrad: KGTU. P. 82–85. (in Russ.)
- Moiseev S.I., Glebov I.I., Drobyazin E.N., Lukjanov V.S., Smirnov I.P., Chastikov V.N., Moiseeva S.A. 2022. Brief results of biological studies of the northern part of the Sea of Japan in the spring of 2022 // *Trudy VNIRO*. V. 190. P. 178–185. (in Russ.)
- Moiseev S.I., Moiseeva S.A. 2010. Long-term aftermath of lifting in traps for species of crabs // Conservation of the biodiversity of Kamchatka and adjacent seas. Mat. of the XI intern. Scient. Conf. dedicated to the 100th anniversary of the birth of A.P. Andriyashev and A. Ya. Taranets. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress. C. 190–193. (in Russ.)
- Moiseev S.I., Moiseeva S.A. 2014. Change of hemolymph parameters in blue king crab *Paralithodes platypus* due to the stress caused by fishing using crab pots // *Problems of Fisheries*. V. 15 (3). P. 189–208. (in Russ.)
- Moiseev S.I., Moiseeva S.A. 2017. Problems of keeping and transporting live crabs on crab fishing vessels // *Trudy VNIRO*. V. 166. P. 22–31. (in Russ.)
- Moiseev S.I., Moiseeva S.A., Lapteva A.M. 2012. Change of hemolymph parameters in tanner crabs due to the stress caused by fishing with crab pots // *Problems of Fisheries*. V. 13. № 1 (49). P. 125–144. (in Russ.)
- Moiseeva S.A., Moiseev S.I. 2008. Relation between muscularin in limbs and hemocyanin concentration in the hemolymph of red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea // *Problems of Fisheries*. V. 9. No. 1 (33). P. 200–217. (in Russ.)
- Moiseeva S.A., Moiseev S.I. 2009. Estimation of the proportion of large-sized males of the red king crab of the Barents Sea population entering molting by the level of hemocyanin in the hemolymph // Abstr. of the reports of the X All-Russ. Conf. on the problems of fishing forecasting. Murmansk: PINRO Publishing. P. 97–98. (in Russ.)
- Orlov Yu.I. 1989. The results are encouraging, but problems remain // *Rybnoe khozyajstvo*. No. 6. P. 61–66. (in Russ.)
- Orlov Yu.I. 1994. Acclimatization of commercial crabs in the Northeast Atlantic: justification and first results // *Fisheries*. Overview information. Ser.: Aquaculture. Vyp. 1. 55 P. (in Russ.)
- Orlov Yu.I. 1995. Acclimatization of commercial crabs in the Northeast Atlantic // Results of work on acclimatization of aquatic organisms / Ed. Kuderskogo L.A. S-Pb: TSUREN, GosNIORH. P. 154–160. (in Russ.)
- Orlov Yu.I. 1996. Biological justification: the experience of forecasting // *Fisheries*. Information package. Ser.: Aquaculture. Vyp. 6. P. 2–7. (in Russ.)
- Orlov Yu.I. 1997. The information explosion is already happening // *Rybnoye khoz*. Ser. Aquaculture: probl. and achievements: inform. Package / VNIERH. Vyp. 8. P. 1–3. (in Russ.)
- Orlov Yu.I., Karpevich A.F. 1977. Transplantation of the red king crab in the Barents Sea // Symposium on the reaction of aquatic ecosystems to the introduction of new species. Tallinn, October 24–28, 1977. Moscow: VNIRO Publish. P. 86–87. (in Russ.)
- Pinchukov M.A. 2017. Estimation of age in females of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Decapoda, Lithodidae) from the Barents Sea based on their size composition // *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta*. Ser. Estestvennye Nauki. V. 159 (3). P. 480–491. (in Russ.)
- Rodin V.E. 1985. Spatial and functional structure of the red king crab populations // *Izvestiya TINRO*. V. 110. P. 86–97. (in Russ.)
- Ryazanova T.V. 2009. Development of bacterial infections and gas bubble disease in crabs to lifting in traps // *Issledovaniya vodnyh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoj chasti Tihogo okeana*. Vyp. 13. P. 95–100. (in Russ.)
- Sennikov A.M. 1977. Preliminary information on the results of acclimatization of the red king crab *Paralithodes camtschatica* in the Barents Sea // All-Union Scient. Conf. on the use of commercial invertebrates for food, fodder and technical purposes: Tez. dokl. Moscow: TSNIITEIRH. P.85–86. (in Russ.)
- Sennikov A.M. 1989. Red king crab in the Barents Sea // *Rybnoe khozyajstvo*. No. 6. P. 58–60. (in Russ.)
- Sennikov A.M. 1993. The results of acclimatization of the red king crab in the Barents Sea // Materials of the reporting session on the results of PINRO research in 1992. Murmansk: PINRO Publish. P. 210–220. (in Russ.)
- Sennikov A.M. 2021. Mortality of the Kamchatka crab during trap mining in the coastal waters of the Barents Sea // The red king crab in the Barents Sea. 3rd edition, revised and supplemented. Moscow: VNIRO Publishing. P. 549–561. (in Russ.)
- Sokolov V.I. 2003. On the biology and distribution of common Decapoda in the Teriberskaja guba, the Barents Sea // *Trudy VNIRO*. V. 142. P. 77–91. (in Russ.)

- Stesko A.V. 2022. On the question of survival of the red king crab in trawl bycatches in the Barents Sea // Trudy VNIRO. V. 187. P. 5–17. (in Russ.)
- Stesko A.V., Bakanev S.V. 2021. By-catch of the red king crab on bottom trawl fishing in the Barents Sea // The red king crab in the Barents Sea. 3rd edition, revised and supplemented. Moscow: VNIRO Publish. P. 529–548. (in Russ.)
- Chernienko I.S. 2010. Growth of red king crab *Paralithodes camtschaticus* in the northwestern Okhotsk Sea // Izvestiya TINRO. V. 163. P. 185–198. (in Russ.)
- Chernienko I.S. 2011. Biology and fishing potential of the ayano-shantar population of the red king crab *Paralithodes camtschaticus*. PhD Abstr. in biology. Vladivostok: TINRO-Center. 20 p. (in Russ.)
- Chernienko I.S. 2016. Modelling of stock dynamics for spiny king crab *Paralithodes brevipes* at southern Kuril Islands using a finite-difference model with delay // Izvestiya TINRO. T. 185. S. 102–111. (in Russ.)
- Chernienko I.S., Chernienko E.P. 2019. Multi-model approach to some marine biological resources stock forecast in Sakhalin-Kuril region // Problems of Fisheries. T. 20. No. 3. S. 374–386. (in Russ.)
- Alverson, D.L., Carney, M.J. 1975. A graphic review of the growth and decay of population cohorts // J. du Conseil International Pour L'Exploration de la Mer. V. 36. P. 133–143.
- Anders N., Arnesen K., Hustad A., Jørgensen T., Løkkeborg S., Siikavuopio S., Thesslund T., Utne-Palm A.C. 2023. Improving size selection in the Norwegian red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) fishery through modification to pot design and soak time // Fisheries Research. V. 261. P. 106641
- Donaldson W.E., Byersdorfer S.C. 2005. Biological field techniques for lithodid crabs // Fairbanks Alaska: Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska. 82 p.
- Haefner P.A.J.R. 1978. Seasonal aspects of the biology, distribution and relative abundance of the deep-sea red crab, *Geryon quinquedens* Smith, in the vicinity of the Norfolk Canyon, Western North Atlantic // Proc. Natl Shellfish. Assoc. V. 68. P. 49–62.
- Hewitt D.A., Hoenig J.M. 2005. Comparison of two approaches for estimating natural mortality based on longevity // Fishery Bulletin. V. 103. P. 433–437.
- Hewitt D.A., Lambert D.M., Hoenig J.M., Lipcius R.M., Bunnell D.B., Miller T.J. 2007. Direct and Indirect Estimates of Natural Mortality for Chesapeake Bay Blue Crab // Transactions of the American Fisheries Society. V. 136. P. 1030–1040.
- Hoenig J.M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates // Fishery Bulletin V. 82. P. 898–903.
- Matsuura S., Takeshita K. 1990. Longevity of red king crab *Paralithodes camtschatica* revealed by long-term rearing study // Proc. of the Intern. Symp. on King and Tanner Crabs. Fairbanks: Univ. of Alaska Press. P. 181–191.
- Marukawa H. 1933. Biological and fishery research on Japanese king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // J. Imp. Fish. Exp. Stat. Tokyo. V. 37. No. 4. 152 p.
- 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*) // Fishery Bulletin V.111. P. 233–251.
- Orlov Yu. I., Ivanov B.G. 1978. On the Introduction of the Kamchatka King Crab *Paralithodes camtschatica* (Decapoda: Anomura: Lithodidae) into the Barents Sea // Marine Biology V.48. P. 373–375.
- Punt A.E., Siddeek M.S.M., Garber-Yonts B., Dalton M.I., Rugolo L., Stram D., Turnock B.J., Zheng J. 2012. Evaluating the impact of buffers to account for scientific uncertainty when setting TACs: application to red king crab in Bristol Bay, Alaska // ICES J. of Marine Science. V. 69. No 4. P. 624–634.
- Siddeek M.S.M., Watson L.J., Blau S.F., Moore H. 2002. Estimating natural mortality of king crabs from tag recapture data // Proc. of the Symp. Crab 2001, Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics. University of Alaska Sea Grant College Program AK-SG-02–01, Fairbanks, Alaska. P. 51–75.
- Stoner A.W. 2012. Assessing stress and predicting mortality in economically significant crustaceans // Reviews in Fisheries Science. V. 20 No 3. P. 111–135.
- 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.
- Vetter E.F. 1988. Estimation of natural mortality in fish stocks: a review // Fishery Bulletin. V. 86. P. 25–43.
- Weber D.D., Miyahara T. 1962. Growth of the adult male king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service. V. 62. No 200. P. 52–75.
- Windsland K. 2015. Total and natural mortality of red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in Norwegian waters: catch-curve analysis and indirect estimation methods // ICES J. of Marine Science. V. 72. No 2. P. 642–650.
- Zheng J. 2005. Review of natural mortality estimation for crab stocks: Data-limited for every stock? In Fisheries Assessment and Management in Data-Limited Situations // Proc. of the Symp. Assessment and Management of New and Developed Fisheries in Data-Limited Situations University of Alaska Fairbanks, AK-SG-05–02. P. 595–612.
- Zheng J., Murphy M.C., Kruse G.H. 1997 a. Kruse Analysis of the harvest strategies for red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, in Bristol Bay, Alaska // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 54. P. 1121–1134.
- Zheng J., Murphy M.C., Kruse G.H. 1997 b. Application of a Catch-Survey Analysis to Blue King Crab Stocks Near Pribilof and St. Matthew Islands // Alaska Fishery Research Bulletin. No 4 (1). P. 62–74.
- Zheng J., Siddeek M.S.M. 2018. Bristol Bay Red king crab stock assessment in fall 2018 // Alaska Department of Fish and Game Division of Commercial Fisheries. 132 p.

Поступила в редакцию 20.04.2023 г.
Принята после рецензии 29.06.2023 г.