

Научная статья

УДК 595.384.2–113.4(265.53)

DOI: 10.26428/1606-9919-2026-206-298-315

EDN: WPDFES



ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА И ОЦЕНКА ПАРАМЕТРОВ РОСТА *CHIONOECETES ANGULATUS* (DECAPODA: OREGONIIDAE) В РАЙОНЕ ВПАДИНЫ ТИНРО ОХОТСКОГО МОРЯ

А.Н. Деминов¹, О.Ю. Борилко¹, Д.В. Артеменков², Е.В. Руднева^{2*}¹ Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4;² Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии, 105187, г. Москва, Окружной проезд, 19

Аннотация. Представлены результаты детального исследования биологии краба-стригуна ангулятуса *Chionoecetes angulatus* в глубоководной впадине ТИНРО (Охотское море). Материал собран в ходе комплексных донных траловых съемок в летне-осенние (2010, 2012 гг.) и весенний (2018 г.) периоды. Установлено, что скопления вида приурочены к глубинам 540–980 м с температурой от 0 до 2 °С. Выявленное преобладание самцов относительно самок в уловах следует интерпретировать с осторожностью в связи со спецификой уловистости орудий лова (соотношение полов от 1,00 : 0,16 до 1,00 : 0,69 и их биомассы 596–1002 кг/км² у самцов против 55–189 кг/км² у самок). Диапазон размеров ширины карапакса у самцов составил 12–171 мм, у самок — 17–99 мм. Методом аллометрии клешни определены размеры наступления функциональной зрелости у самцов: $CW_{50} = 100,8$ мм, $CW_{75} = 112,9$ мм, $CW_{100} = 151,7$ мм. Размер CW_{50} для впадины ТИНРО превышает показатель для популяции восточной части Берингова моря (91,4 мм), что свидетельствует о более позднем созревании. Первично оценены параметры роста: предельная ширина карапакса составила 147,2 мм для самцов и 81,6 мм для самок; расчетный размер физиологической половозрелости — соответственно 67,5 и 49,4 мм. Выявлена четкая сезонная динамика, а именно линька самцов достигает пика в конце весны — в начале лета, а репродуктивный цикл самок синхронизирован и характеризуется доминированием особей с наружной икрой, отложенной на плеоподы в летне-осенний период.

Ключевые слова: краб-стригун ангулятус, *Chionoecetes angulatus*, Охотское море, впадина ТИНРО, рост, линочный цикл, половое созревание

Для цитирования: Деминов А.Н., Борилко О.Ю., Артеменков Д.В., Руднева Е.В. Особенности жизненного цикла и оценка параметров роста *Chionoecetes angulatus* (Decapoda: Oregoniidae) в районе впадины ТИНРО Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2026. — Т. 206, вып. 2. — С. 298–315. DOI: 10.26428/1606-9919-2026-206-298-315. EDN: WPDFES.

* Деминов Андрей Николаевич, главный специалист, andrei.deminov@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0008-5879-5359; Борилко Олег Юрьевич, заведующий сектором, oleg.borilko@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0007-7486-8215; Артеменков Дмитрий Владимирович, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, dmitriy.artemenkov@gmail.com, ORCID 0000-0002-9051-697X; Руднева Елизавета Владимировна, младший специалист, rudneva@vniro.ru, ORCID 0009-0004-6086-7463.

Original article

**Features of the life cycle and estimates of the growth parameters
for *Chionoecetes angulatus* (Decapoda: Oregoniidae) in the TINRO Basin
of Okhotsk Sea**

Andrey N. Deminov*, Oleg Yu. Borilko, Dmitry V. Artemenkov***,
Elizaveta V. Rudneva******

*, ** Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

**** Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,

19, Okružnnoy proezd, Moscow, 105187, Russia

* chief specialist, andrei.deminov@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0008-5879-5359

** head of sector, oleg.borilko@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0007-7486-8215

*** Ph.D., senior researcher, dmitriy.artemenkov@gmail.com, ORCID 0000-0002-9051-697X

**** junior specialist, rudneva@vniro.ru, ORCID 0009-0004-6086-7463

Abstract. Biology of triangle tanner crab *Chionoecetes angulatus* in the deep-water TINRO Basin (Okhotsk Sea) is studied in details on the data collected in comprehensive bottom trawl surveys in summer-autumn (2010, 2012) and spring (2018) seasons. Aggregations of the species were found at the depths of 540–980 m, under temperature 0–2 °C. Males dominated over females in catches (sex ratio ranged from 1.00 : 0.16 to 1.00 : 0.69, the ranges of biomass were 596–1002 kg/km² for males versus 55–189 kg/km² for females), possibly because of specific catchability of the trawl gear. The carapace width (CW) was 12–171 mm for males and 17–99 mm for females. The size levels of functional maturity were determined for males with the method of claw allometry as: CW_{50% maturity} 100.8 mm, CW_{75% maturity} 112.9 mm, and CW_{100% maturity} 151.7 mm. The CW₅₀ value in TINRO Basin exceeds this level for the population in eastern Bering Sea (91.4 mm) that indicates later maturation of the crabs in Okhotsk Sea. Growth parameters were estimated for first time: the maximum carapace width of 147.2 mm for males and 81.6 mm for females and the size of physiological sexual maturity of 67.5 mm and 49.4 mm, respectively. Clear seasonal patterns were identified, namely moulting of males with the peak in late spring or early summer and synchronous reproductive cycle in females with external eggs laid on pleopods in summer-autumn.

Keywords: *Chionoecetes angulatus*, Okhotsk Sea, TINRO Basin, growth, life cycle, sexual maturation

For citation: Deminov A.N., Borilko O.Yu., Artemenkov D.V., Rudneva E.V. Features of the life cycle and estimates of the growth parameters for *Chionoecetes angulatus* (Decapoda: Oregoniidae) in the TINRO Basin of Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2026, vol. 206, no. 2, pp. 298–315. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2026-206-298-315. EDN: WPDFES.

Введение

Краб-стригун ангулятус *Chionoecetes angulatus* — один из 7 видов крабов рода *Chionoecetes* семейства Oregoniidae, широко распространенный в северной части Тихого океана [Низяев, 2001; DecaNet, 2025*]. Его ареал простирается от вод Орегона на востоке до южной Аляски, через Берингово море, до Охотского моря и Курильских островов на западе [Somerton, Donaldson, 1996; Слизкин, Сафронов, 2000; Первеева, 2004]. Батиметрический диапазон обитания вида чрезвычайно широк — от 90 до 3330 м, что подчеркивает его адаптацию к глубоководным условиям и делает одним из наиболее эврибатных представителей рода.

В Охотском море краб формирует скопления, которые по ряду оценок могут обладать значительным промысловым потенциалом для Дальневосточного региона [Слизкин, 2010; Марин, 2013]. Промысловое значение имеют только два скопления — у восточного Сахалина и во впадине ТИНРО [Буяновский, 2023]. В последней сосредоточена основная часть запаса Северо-Охотоморской подзоны, в связи с чем изучение

* DecaNet eds. *Chionoecetes angulatus* Rathbun, 1924. World Register of Marine Species. <https://www.marinespecies.org>.

биологии краба-стригуна ангулятуса представляет здесь особый интерес. Однако его экономическая роль пока не получила должной оценки по сравнению с более популярными объектами, такими как камчатский краб или краб-стригун опилио.

Освоение ресурсов ранее было ограничено недостатком информации о распределении глубоководных видов, их численности и биологических характеристик. В том числе уровень изученности глубоководных стригунов, включая состояние запасов, биологические особенности и распределение, на данный момент также продолжает оставаться невысоким [Первеева, 2004; Метелев и др., 2016], а информация, полученная при глубоководных ловушечных промыслах, нуждается в совершенствовании методических подходов к оценке состояния биоресурсов.

Вероятно, поэтому наблюдается непостоянный интерес рыбодобывающих компаний к его промысловой эксплуатации. Однако интерес к глубоководным видам ракообразных закономерно возрастает при сокращении запасов традиционных объектов, что делает фундаментальные исследования биологии *C. angulatus* своевременными и актуальными [Бизиков и др., 2024].

В открытой печати имеются сведения по биологии краба-стригуна ангулятуса у Курильской гряды, на востоке от о. Сахалин, в центральной части Охотского моря и в Беринговом море [Somerton, Donaldson, 1996; Низяев, 2001; Первеева, 2004; Моисеев и др., 2020]. Также частично представлена информация о размерном распределении и личном состоянии краба-стригуна ангулятуса на участках впадины ТИНРО в Охотском море [Метелев и др., 2016]. Известны личинный цикл и плодовитость краба-стригуна ангулятуса на востоке от о. Сахалин [Первеева, Букин, 2013; Первеева, 2015]. Наиболее полные данные касаются морфологических признаков и питания [Низяев и др., 2006; Слизкин, 2010; Марин, 2013]. Известно, что в Западно-Камчатской подзоне основной пищей краба-стригуна ангулятуса являются полихеты, моллюски, десятиногие ракообразные и рыба, а спектр питания зависит от бентосного окружения и фауны в районе обитания [Чучукало и др., 2016]. В то же время подробные данные о биологии, динамике роста и достижении половой зрелости *C. angulatus* из впадины ТИНРО отсутствуют.

Впадина ТИНРО расположена в пределах природного ареала *C. angulatus*, но при этом характеризуется уникальными гидрологическими условиями и стабильным режимом глубоководных течений. Несмотря на это, комплексные исследования по росту краба-стригуна ангулятуса в данном районе до настоящего времени не проводились. Целью настоящей работы является первичное описание особенностей роста, параметров личинного цикла и показателей половой зрелости краба-стригуна ангулятуса *Chionoecetes angulatus* в условиях впадины ТИНРО на основе комплексных донных траловых съемок.

Материалы и методы

Материал для настоящей работы собран во время донных траловых съемок Охотского моря в августе-октябре 2010 и 2012 гг. соответственно на НИС «Профессор Кизеветер» и «ТИНРО», а также в апреле-мае 2018 г. на НИС «ТИНРО». Донной траловой съемкой НИС «Профессор Кизеветер» в 2010 г. охвачена обширная акватория шельфа в координатах от 50°27' до 57°35' с.ш. и от 150°09' до 156°06' в.д., НИС «ТИНРО» в 2012 г. — от 51°07' до 56°32' с.ш. и от 152°27' до 156°18' в.д., в 2018 г. — от 50°55' до 58°04' с.ш. и от 143°02' до 156°07' в.д. (рис. 1). Всего выполнено 446 траловых станций на глубинах от 92 до 981 м.

Для сбора первичного материала применялся стандартный донный трал ДТ/ТВ-27,1/24,4, оснащенный в кутовой части мелкочечной 10-миллиметровой делевой вставкой. Горизонтальное раскрытие трала составляло 16 м. Нижняя подбора была утяжелена якорной цепью (около 450 кг) для увеличения давления на грунт для более качественных и количественных сборов. Для расчета биомассы на единицу площади использовался коэффициент уловистости трала, принятый равным 0,6.

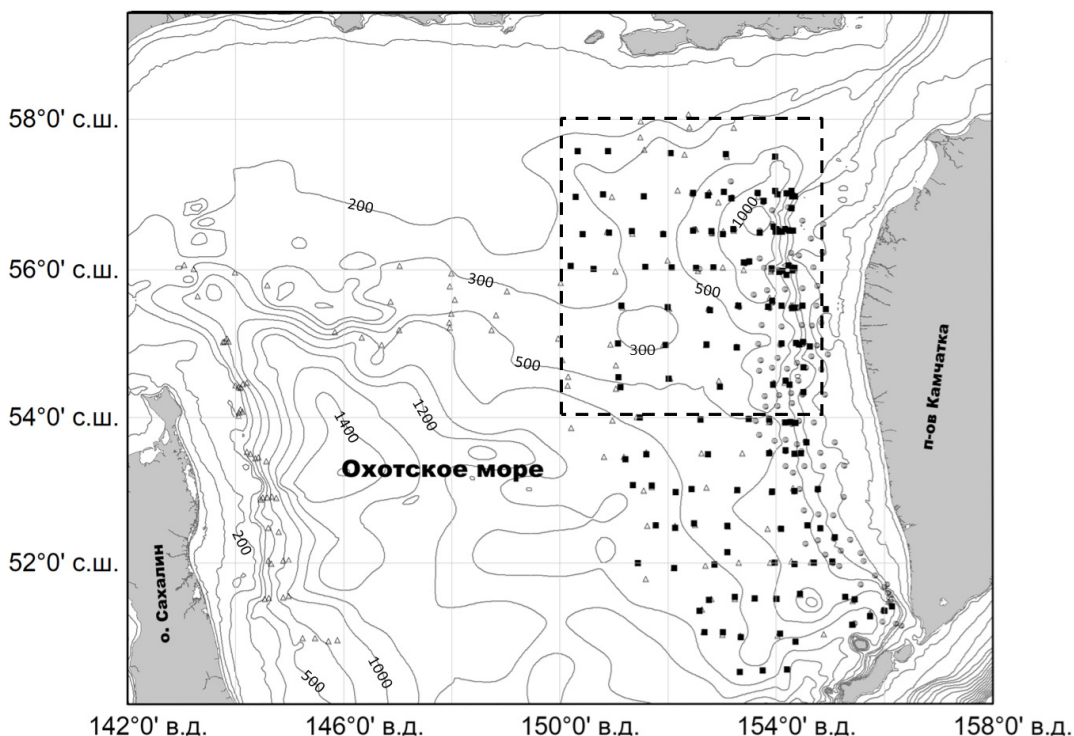


Рис. 1. Карта-схема расположения станций в период исследований в Охотском море (черные квадраты — станции в 2010 г., выполненные на НИС «Профессор Кизеветер»; кружки — станции в 2012 г., выполненные на НИС «ТИНРО»; треугольники — станции в 2018 г., выполненные на НИС «ТИНРО»), пунктирной линией выделен район впадины ТИНРО и сопредельных вод для подробного изучения скопления краба-стригуна ангулятуса

Fig. 1. Scheme of surveys in the Okhotsk Sea (black squares — RV Professor Kizevetter in 2010; circles — RV TINRO in 2012; triangles — RV TINRO in 2018; the studied area is limited by dotted line

Тип донного грунта на каждой станции определяли путем визуального осмотра выловленного в трале материала (наличие ракушечника, гальки, песчаных или илистых фракций), а также по общедоступным лоцманским картам грунтов, действовавшим в период проведения съемок. Данный подход является стандартным в практике проведения ресурсных донных траловых съемок, когда комплексное использование непосредственного осмотра и картографических материалов позволяет характеризовать тип грунта в районе траления.

Краб-стригун ангулятус в районе исследований был встречен на 111 станциях на глубинах от 123 до 981 м при температуре от 0 до 2 °C. За все время работ вылов крабов в районе впадины ТИНРО составил 8052 экз., в том числе в 2010 г. — 1526 экз., в 2012 г. — 2138 экз. и в 2018 г. — 4388 экз. У крабов измеряли ширину карапакса (ШК или CW carapace width) в самой широкой его части, как это принято в работах по роду *Chionoecetes* [Jadamec et al., 1999; Низяев и др., 2006; Мельник и др., 2014]. Измерения проводили штангенциркулем с точностью до 1 мм. Также определяли пол, внешнее состояние карапакса (линочные стадии), стадии зрелости икры у самок. Индивидуальную массу измеряли с точностью до 1 г с помощью морских весов, оборудованных устройством компенсации качки Marel M1100 (Исландия). Линочное состояние самцов оценивали по жесткости, цвету и степени изношенности экзоскелета по 4-балльной шкале. У самок дополнительно устанавливали стадию зрелости гонад или эмбрионов («неполовозрелая», «внутренняя икра», «икра оранжевая», «икра с глазком», «личинки выпущены», «яловая»). Все действия выполнялись в соответствии

с общепринятыми методиками изучения промысловых ракообразных [Jadamec et al., 1999; Низяев и др., 2006; Мельник и др., 2014]. Всего в скоплении краба-стригуна ангулятуса во впадине ТИНРО проведено подробное описание 4071 самцов и 1425 самок этого вида.

Для анализа зависимости массы (W , г) от ширины карапакса (CW , мм) использовано степенное уравнение, где константы a и b являются коэффициентами [Винберг, 1971; Мина, 1975; Froese, 2006]:

$$W = a CW^b. \quad (1)$$

Для оценки параметров роста популяции в условиях отсутствия прямых данных о возрасте были применены эмпирические методы, основанные на анализе размерной структуры. Максимальную наблюдаемую ширину карапакса (CW_{max}) оценивали как 95-й процентиль эмпирического размерного распределения [Taylor, Mildenerberger, 2017]. Предполагается, что этот показатель соотносится с максимальным возрастом краба. Предельную ширину карапакса группового роста (CW_{inf}) и ширину карапакса при наступлении физиологической половозрелости (CW_{mat}) для самцов и самок рассчитывали по уравнениям:

$$\log(CW_{inf}) = 0,044 + 0,9841 \log(CW_{max}); \quad (2)$$

$$\log(CW_{mat}) = 0,9469 \log(CW_{inf}) - 0,1162 \text{ для самок}; \quad (3)$$

$$\log(CW_{mat}) = 0,8915 \log(CW_{inf}) - 0,1032 \text{ для самцов}. \quad (4)$$

Для оценки CW_{inf} и CW_{mat} применены эмпирические соотношения, разработанные Froese и Binohlan [2000], из-за отсутствия видоспецифичных моделей для *C. angulatus*. Данный подход использован как вынужденная мера для первичной количественной оценки параметров роста, но требует валидации традиционными методами (например, анализом размерно-возрастных рядов или гистологическим подтверждением зрелости гонад) в будущих исследованиях.

Для идентификации самцов, прошедших терминальную линьку, произведено разделение на широкопалых (ШПС, функционально зрелых) и узкопалых (УПС, незрелых) самцов на основе аллометрии высоты клешни относительно ширины карапакса. Метод основан на установленном для крабов рода *Chionoecetes* изменении аллометрического роста клешни при достижении половой зрелости [Conan, Comeau, 1986; Paul, Paul, 1995; Sainte-Marie et al., 1995; Otto, 1998; Слизкин, Сафронов, 2000; Низяев и др., 2006; Буяновский, Войдаков, 2011; Моисеев и др., 2018; Артеменков и др., 2023]. По полученным бинарным данным (ШПС/УПС) для каждого размера CW с помощью логистической регрессии оценивали ширину карапакса, при которой 50 % (CW_{50}), 75 % (CW_{75}) и 100 % (CW_{100}) самцов в популяции проходят терминальную линьку. Расчеты выполнены с использованием статистического языка R* в составе программных пакетов FSA**.

Статистическую обработку данных проводили с использованием программного пакета STATISTICA 12.0. Для проверки нормальности распределения выборок применяли критерий Колмогорова-Смирнова. Поскольку большинство выборок не соответствовали нормальному распределению, для оценки достоверности различий средних величин (ширины карапакса, массы, глубины) использовали непараметрический U-критерий Манна-Уитни. Анализ соответствия полового соотношения гипотезе 1 : 1 проводили с помощью критерия χ^2 . Различия считались статистически значимыми при $p < 0,05$.

* R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2016. <http://www.R-project.org/>.

** Ogle D.H. FSA: fisheries stock analysis. R package version 0.4.30. 2011. <http://www.rforge.net/FSA/>.

Результаты и их обсуждение

Распределение самцов и самок

В период исследований скопления краба-стригуна ангулятуса *C. angulatus* во впадине ТИНРО Охотского моря были локализованы в нескольких районах, преимущественно между 55 и 57° с.ш. (рис. 2, табл. 1). В летне-осенний период скопления самцов приурочены к глубинам 540–981 м (среднее $772,4 \pm 25,7$ м) при температуре от 0,5 до 1,3 °C ($0,9 \pm 0,1$ °C), самок — к 543–981 м ($753,1 \pm 33,9$ м) и температуре 0,5–1,1 °C ($0,9 \pm 0,1$ °C). Весной (апрель–май 2018 г.) оба пола смещались в несколько более глубокие слои: самцы регистрировались на глубине 692–972 м ($799,8 \pm 20,9$ м) при 1,8–2,0 °C ($1,9 \pm 0,1$ °C), самки — на 738–972 м ($809,9 \pm 24,2$ м) при аналогичной температуре. Таким образом, четкой сезонной миграции по глубине не выявлено, но отмечена тенденция к обитанию самок в несколько более глубоких водах по сравнению с самцами, что согласуется с данными по популяции восточной части Берингова моря [Somerton, Donaldson, 1996].

Таблица 1

Характеристики условий обитания и показатели уловов краба-стригуна ангулятуса во впадине ТИНРО Охотского моря в 2010, 2012, 2018 гг. с апреля по октябрь

Table 1

Habitat environments and catches of triangle tanner crab in the TINRO Basin in April-October of 2010, 2012, 2018

Параметр		2010, август-сентябрь		2012, сентябрь-октябрь		2018, апрель-май	
		Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Глубина, м	Пределы	446–981		123–970	157–970	356–972	442–972
	Средняя глубина (M±m)	$776,5 \pm 31,5$	$752,0 \pm 37,3$	$800,1 \pm 39,1$	$758,0 \pm 94,0$	$799,8 \pm 20,9$	$809,9 \pm 24,2$
	Глубина макс. улов	755	658	851	970	967	750
Температура, °C	Пределы	–	–	0–1,4	0,2–1,4	1,8–2,0	1,8–2,3
	При макс. улове	–	–	1,2	0,5	2,0	1,8
Индекс биомассы, кг/час./трал.	Макс.	188,3	13,9	175,8	71,6	256,3	47,8
	Сред.	34,0	2,9	47,6	5,4	39,3	9,3
Биомасса, кг/км²	Макс.	3345,7	320,5	3891,9	1584,1	5252,9	944,3
	Сред.	596,5	54,7	1002,4	117,4	795,8	188,9

В большинстве случаев самцы предпочитали илисто-песчаные или илистые грунты — 81 % (рис. 2). Полученное распределение самцов *C. angulatus* ожидаемо, так как грунты впадины ТИНРО представляют классический пример глубоководных осадков изолированной котловины [Лисицын, 1978]. Диатомовые илы являются основным и наиболее распространенным типом грунта на большей части дна котловины. Самки так же, как и самцы, предпочитали в основном илисто-песчаные грунты. Летне-осеннее распределение *C. angulatus* относительно весеннего распределения не характеризуется значимыми изменениями по глубинам и координатам. Поэтому преимущественные типы грунтов такие же, илисто-песчаные или илистые.

Биомасса самцов в районе исследований значительно превосходила таковую самок. Нельзя исключать, что уловистость трала может различаться для особей разного пола и размера. В летне-осенний период средняя плотность биомассы самцов составила 596,5 кг/км² в 2010 г. и 1002,4 кг/км² в 2012 г., тогда как у самок — лишь 54,7 и 117,4 кг/км² (табл. 1). Весной 2018 г. этот дисбаланс сохранялся: 795,8 кг/км² у самцов против 188,9 кг/км² у самок, однако был не столь выражен (самцы превосходили самок по биомассе в 10 раз осенью и лишь в 4 раза весной).

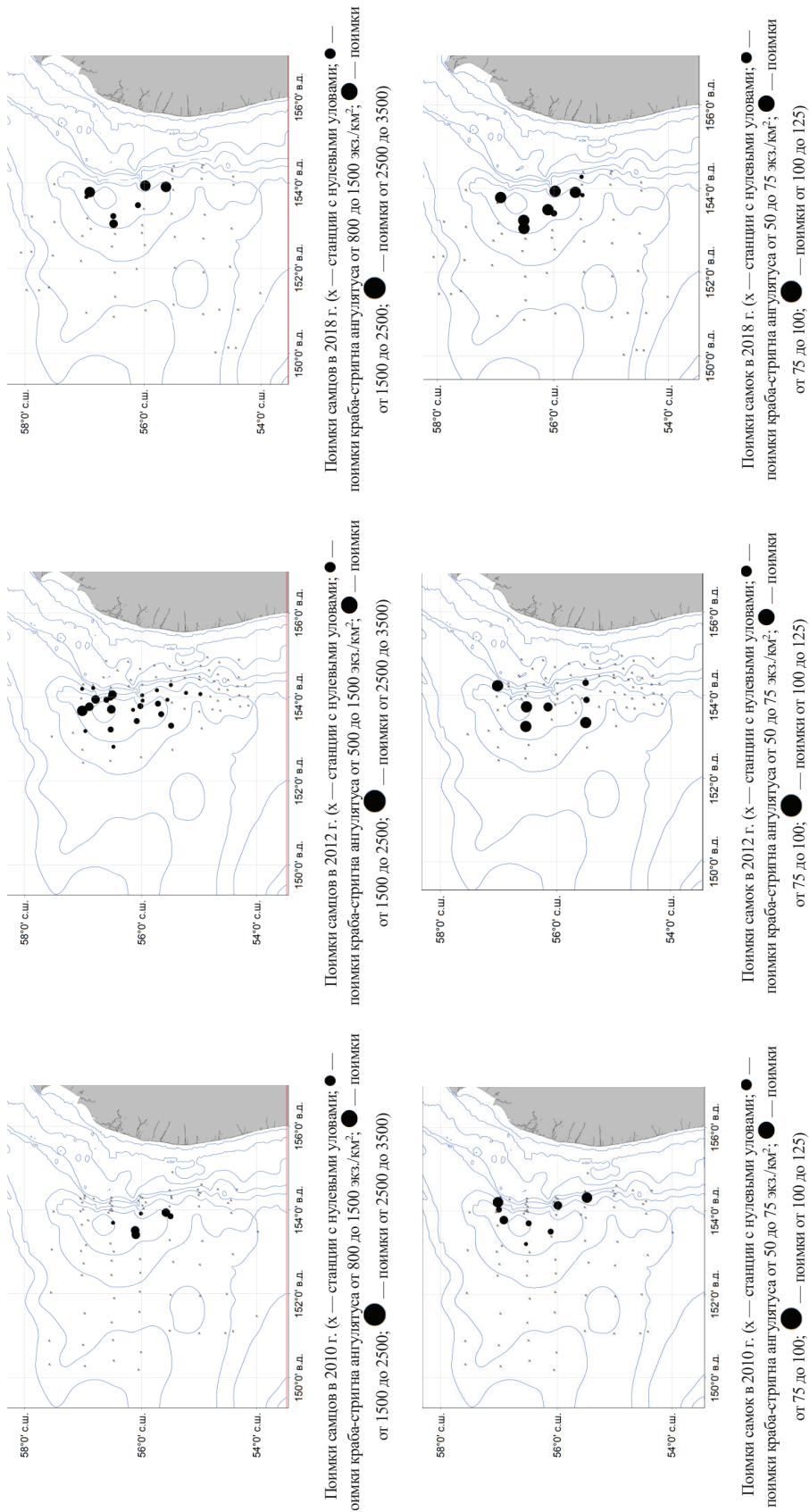


Рис. 2. Карта-схема расположения станций с уловами самцов и самок *C. angulatus* в период исследований на участке впадины TINRO в Охотском море в 2010, 2012, 2018 гг.

Fig. 2. Scheme of the stations with catches of males and females of *Chionoecetes angulatus* in the surveys in TINRO Basin in 2010, 2012, 2018

Краб-стригун ангулятус во впадине ТИНРО распределялся преимущественно на больших глубинах, 540–980 м, на диатомовых илах. Стабильно низкие температуры (0–2 °С) в этом слое, по-видимому, являются ключевым лимитирующим абиотическим фактором. Отсутствие выраженных сезонных вертикальных миграций, характерных для некоторых шельфовых видов крабов, вероятно, можно объяснить относительной стабильностью условий в глубинной зоне впадины ТИНРО в течение года.

Половая и размерная структура популяции

Соотношение полов в уловах было устойчиво смещено в пользу самцов: 1,00 : 0,28 в 2010 г., 1,00 : 0,16 в 2012 г. и 1,00 : 0,69 в 2018 г. Во всех случаях отклонение от пропорции 1 : 1 было статистически достоверным ($p < 0,05$). Подобная асимметрия, характерная для многих промысловых крабов, может быть связана как с поведенческими особенностями, так и с селективностью орудий лова.

Размерный диапазон самцов в исследованиях 2010, 2012, 2018 гг. составлял 12–171 мм по ШК, самок — 17–99 мм (рис. 3–5). Средние размеры самцов варьировали по годам: 105,1 мм (2010 г.), 117,2 мм (2012 г.) и 89,2 мм (2018 г.). Самки были стабильно мельче — 69,2 мм (2010 и 2012 гг.) и 56,7 мм (2018 г.). Различия между средними размерами самцов и самок были значимыми ($p < 0,001$). Максимальные размеры самцов

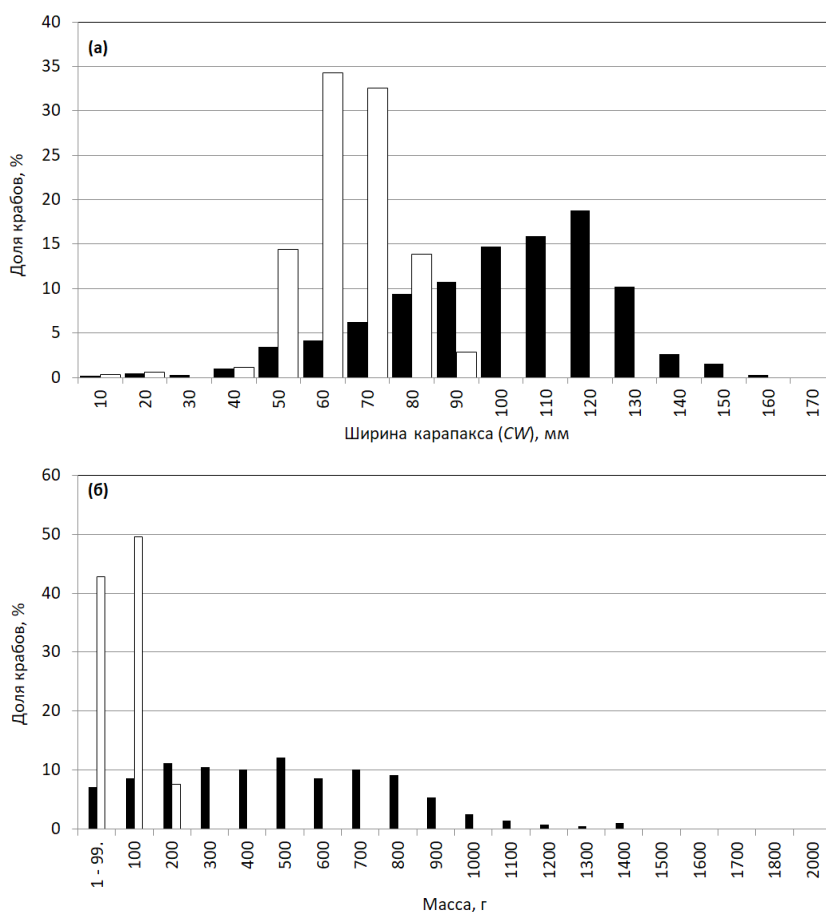


Рис. 3. Распределение самок (белый цвет) и самцов (черный цвет) краба-стригуна ангулятуса, выловленных во впадине ТИНРО Охотского моря в августе-сентябре 2010 г., по ширине карапакса (а) и массе (б)

Fig. 3. Distribution of carapace width (a) and weight (b) for females (white) and males (black) of triangle tanner crab caught in the TINRO Basin in August-September 2010

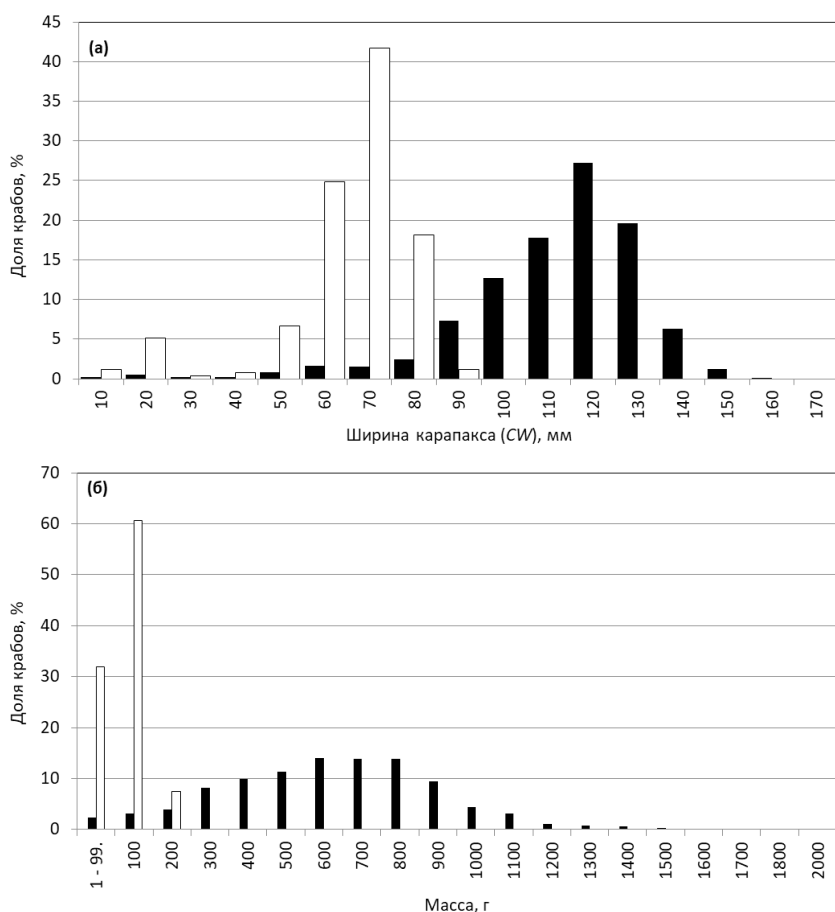


Рис. 4. Распределение самок (белый цвет) и самцов (черный цвет) краба-стригуна ангуля-туса, выловленных во впадине ТИНРО Охотского моря в сентябре-октябре 2012 г., по ширине карапакса (а) и массе (б)

Fig. 4. Distribution of carapace width (a) and weight (b) for females (white) and males (black) of triangle tanner crab caught in the TINRO Basin in September-October 2012

(171 мм ШК) и самок (99 мм ШК) во впадине ТИНРО Охотского моря отличаются от таковых из восточной части Берингова моря (соответственно 160 и 104 мм) [Somerton, Donaldson, 1996] и с северных Курильских островов (145 и 88 мм) [Низяев, 2001].

Масса тела крабов закономерно возрастала с увеличением ШК, при этом между самцами и самками наблюдались устойчивые и статистически значимые различия ($p < 0,001$). В летне-осенний период 2010 и 2012 гг. масса самцов (рис. 3–5) варьировала в пределах 1–1838 г (в среднем 539,6 и 669,1 г), тогда как самки были существенно легче — 2–286 г (в среднем 116,2 и 122,4 г). В эти периоды в уловах доминировали самцы массой 200–900 г (соответственно 72 и 81 % от общего количества), в то время как основу самок составляли особи массой 100–200 г (50 и 61 %). Весной 2018 г. общая картина сохранилась, однако средняя масса обоих полов оказалась ниже: у самцов — 398,0 г (2–2051 г), у самок — 68,7 г (5–304 г). При этом размерно-весовая структура уловов сместилась в сторону более мелких особей. Среди самцов преобладали молодые крабы массой до 200 г (63 %), а среди самок — особи до 100 г (83 %).

Аллометрический рост, описываемый степенным уравнением, для обоих полов в летне-осенний период характеризовался отрицательной аллометрией ($b < 3$): у самцов $b = 2,9414$, у самок $b = 2,8768$. Вероятно, что с увеличением размеров относительная упитанность особей несколько снижалась, что может быть связано с энергетическими затратами на линьку и гаметогенез [Винберг, 1971]. Полученные значения коэффициента

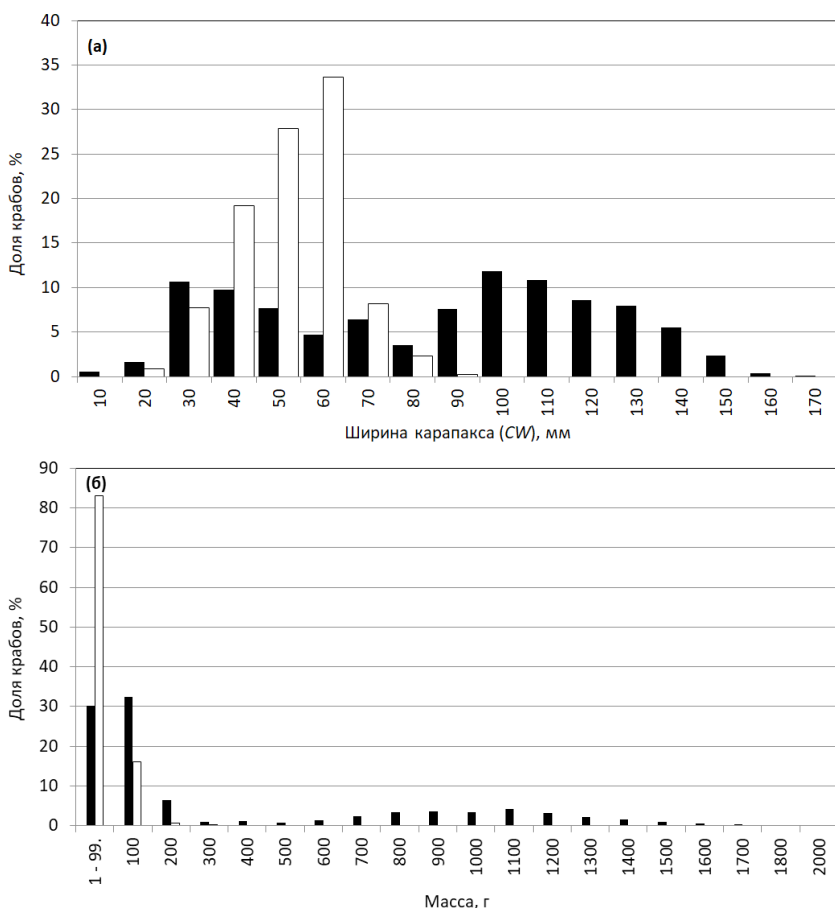


Рис. 5. Распределение самок (белый цвет) и самцов (черный цвет) краба-стригуна ангулятуса, выловленных во впадине ТИНРО Охотского моря в апреле-мае 2018 г., по ширине карапакса (а) и массе (б)

Fig. 5. Distribution of carapace width (a) and weight (b) for females (white) and males (black) of triangle tanner crab caught in the TINRO Basin in April-May 2018

b близки к данным *C. angulatus* из восточной части Берингова моря ($b = 3,054$ для объединенных данных), но несколько ниже, что может отражать различия в трофических условиях или фазе линочного цикла в момент отбора проб.

Терминальная линька, репродуктивный цикл и рост краба-стригуна ангулятуса

Анализ распределения линочных стадий самцов (табл. 2) выявил некоторые сезонные закономерности, однако их интерпретация требует осторожности ввиду отсутствия данных за ряд месяцев (март, июнь, июль). В августе в уловах преобладали особи на 2- и 3-й ранней стадиях (суммарно более 60 %), что может указывать на завершение линьки в предшествующий период. К сентябрю-октябрю доля самцов, находящихся в твердом панцире (3-я средняя и поздняя стадии), возрастала до 82,2–91,8 %, тогда как доля недавно перелинявших (стадии I–II) была минимальной (менее 1,3 %). Сходство распределений в апреле и сентябре (высокая доля III–IIIп, низкая — I–II) позволяет предположить, что к апрелю основная масса самцов еще не приступила к линьке, а к сентябрю уже завершила ее. В мае наблюдалась максимальная за весь период доля свежотлинявших особей (I–II — 27,7 %), что однозначно указывает на наличие пика линьки в позднюю весну — начало лета. Таким образом, линька *C. angulatus* в исследуемом районе, по-видимому, растянута во времени (с мая по август), но имеет

выраженный весенне-летний пик. Альтернативные трактовки (например, наличие двух пиков или локальные различия в сроках линьки) не могут быть полностью исключены из-за фрагментарности данных, но не противоречат основной гипотезе.

Таблица 2

Соотношение самцов краба-стригуна ангулятуса на различных стадиях линичного цикла во впадине ТИНРО Охотского моря в 2010, 2012, 2018 гг. с апреля по октябрь, %

Table 2

Portion of triangle tanner crab males at certain stages of life cycle in the TINRO Basin from April to October of 2010, 2012, 2018, %

Межлиничная стадия	Январь, февраль, март	Апрель	Май	Июнь, июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь, декабрь
I	–	4,3	6,4	–	3,1	0,2	0	–
II	–	2,1	21,3	–	25,2	0,6	1,3	–
IIIр	–	23,4	26,2	–	37,5	16,3	5,9	–
III	–	42,6	16,3	–	20,5	40,3	78,0	–
IIIп	–	25,5	24,1	–	4,0	41,9	13,8	–
IV	–	2,1	5,7	–	9,7	0,7	1,0	–

На основе анализа аллометрии клешни (метод разделения ШПС/УПС) построена логистическая кривая, описывающая долю широкопалых самцов в зависимости от ширины карапакса (рис. 6). Размер, при котором 50 % самцов (CW_{50}) проходят терминальную линьку и становятся функционально зрелыми, составил 100,8 мм (доверительный интервал — 99,1–102,5 мм). Размеры 75 % (CW_{75}) и 100 % (CW_{100}) зрелости оценены соответственно в 112,9 (111,7–113,9) мм и 151,7 (148,7–155,7) мм. Средний размер ШПС в уловах составил 123,8 мм, УПС — 93,7 мм. Полученная величина CW_{50} для впадины ТИНРО (100,8 мм) существенно превышает значение 91,4 мм, указанное для популяции *C. angulatus* в восточной части Берингова моря [Somerton, Donaldson, 1996]. Более позднее наступление функциональной зрелости у самцов в условиях впадины ТИНРО может объясняться комплексом факторов. Во-первых, это могут быть последствия обитания в изолированной глубоководной котловине с более стабильными, но потенциально менее продуктивными условиями ввиду состава и калорийности доступных кормовых объектов [Чучукало и др., 2016]. Во-вторых, разница может отражать различный уровень хищнического пресса [Низяев, 2001]. В более холодных глубинных

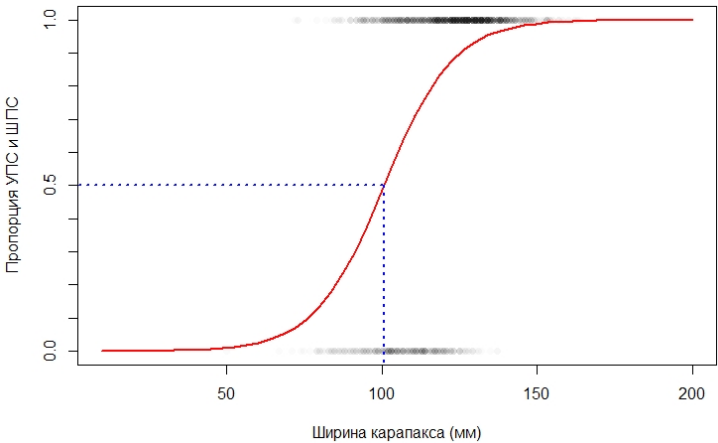


Рис. 6. Логистическая модель широко- и узкопалых самцов краба-стригуна ангулятуса, выловленных во впадине ТИНРО Охотского моря в 2010, 2012 и 2018 гг.

Fig. 6. Logistic model for narrow-claw and wide-claw males of triangle tanner crab on the data of catches in the TINRO Basin in 2010, 2012, 2018

водах впадины ТИНРО давление со стороны крупных нектонных хищников (например, макрурусов) может быть ниже, чем в Беринговом море, что может также сказываться на более позднем созревании. Таким образом, наблюдаемое различие является, вероятно, следствием комплексного влияния трофических условий, хищнического пресса и долговременной адаптации к стабильным термическим условиям глубоководной котловины. Окончательное определение вклада этих факторов требует дальнейших сравнительных исследований.

Пространственное распределение выделенных групп (ШПС и УПС) в акватории впадины ТИНРО показано на рис. 7. Наиболее плотные скопления крупных ШПС (ШК > 110 мм) в летне-осенний период формировались на глубинах 550–970 м при температуре 0,5–1,3 °С в координатах от 55°29' до 57°0' с.ш. и от 153°12' до 154°16' в.д. Весной эти скопления смещались в более глубоководную и несколько более теплую зону (738–972 м, 2 °С, в координатах 55°59'–56°58' с.ш. 153°39'–153°54' в.д.), что отражает общую стабильность батиметрического распределения зрелых самцов в котловине.

Исследование репродуктивного состояния самок отмечает выраженную сезонную динамику (табл. 3). В весенний период (апрель) преобладали самки с развивающейся икрой на поздних стадиях эмбриогенеза («икра с глазком»), что указывает на подготовку к выклеву личинок. Это подтверждает предположение Е.А. Метелева с соавторами [2016] о том, что выпуск личинок происходит в данной акватории весной. К маю доля неполовозрелых самок резко возрастала до 79,5 %, что, вероятно, связано с некорректным определением стадий у самок, без вскрытия. Скорее всего, существенная доля самок относилась к межнерестовой стадии, ШК особей составляла от 24 до 86 мм (53,8 мм и 58,5 г). В летне-осенний период (август–октябрь) в уловах абсолютно доминировали самки с наружной икрой (до 91,5 % в сентябре), что соответствует фазе вынашивания эмбрионов. Полное отсутствие в этот период самок с «икрой с глазком» или «выпустивших личинок» свидетельствует о синхронном и, вероятно, однолетнем репродуктивном цикле в изученной популяции. Подобная синхронность характерна и для *C. angulatus* в Беринговом море [Somerton, Donaldson, 1996], однако у близкого вида *C. japonicus* в Японском море предполагается двухгодичный репродуктивный цикл [Ito, 1976], что подчеркивает необходимость дальнейших гистологических исследований для точного определения частоты нереста у охотоморской популяции.

Таблица 3

Соотношение самок краба-стригуна ангулятуса на различных стадиях репродуктивного цикла во впадине ТИНРО Охотского моря в 2010, 2012, 2018 гг. с апреля по октябрь, %

Table 3

Portion of triangle tanner crab females at certain stages of reproductive cycle in the TINRO Basin from April to October of 2010, 2012, 2018, %

Стадия репродуктивного цикла	Январь, февраль, март	Апрель	Май	Июнь, июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь, декабрь
Неполовозрелые	–	40	79,5	–	15,6	6,2	51,2	–
Межнерестовая	–	0	5,1	–	19,8	0,5	23,3	–
Икра оранжевая	–	20	13,0	–	63,5	91,5	23,3	–
Икра с глазком	–	40	2,2	–	0	0	0	–
Личинки выпущены	–	0	0,2	–	0	0	0	–
Яловая	–	0	0	–	1,1	1,8	2,2	–

Использование эмпирических методов для оценки параметров роста на основе размерной структуры позволило получить первые количественные оценки для популяции впадины ТИНРО (уравнения (5–7)).

Уравнение C_{winf} для самок *C. angulatus* на участке впадины ТИНРО (мм):

$$\log(81,6) = 0,044 + 0,9841 \log(79,0); \quad (5)$$

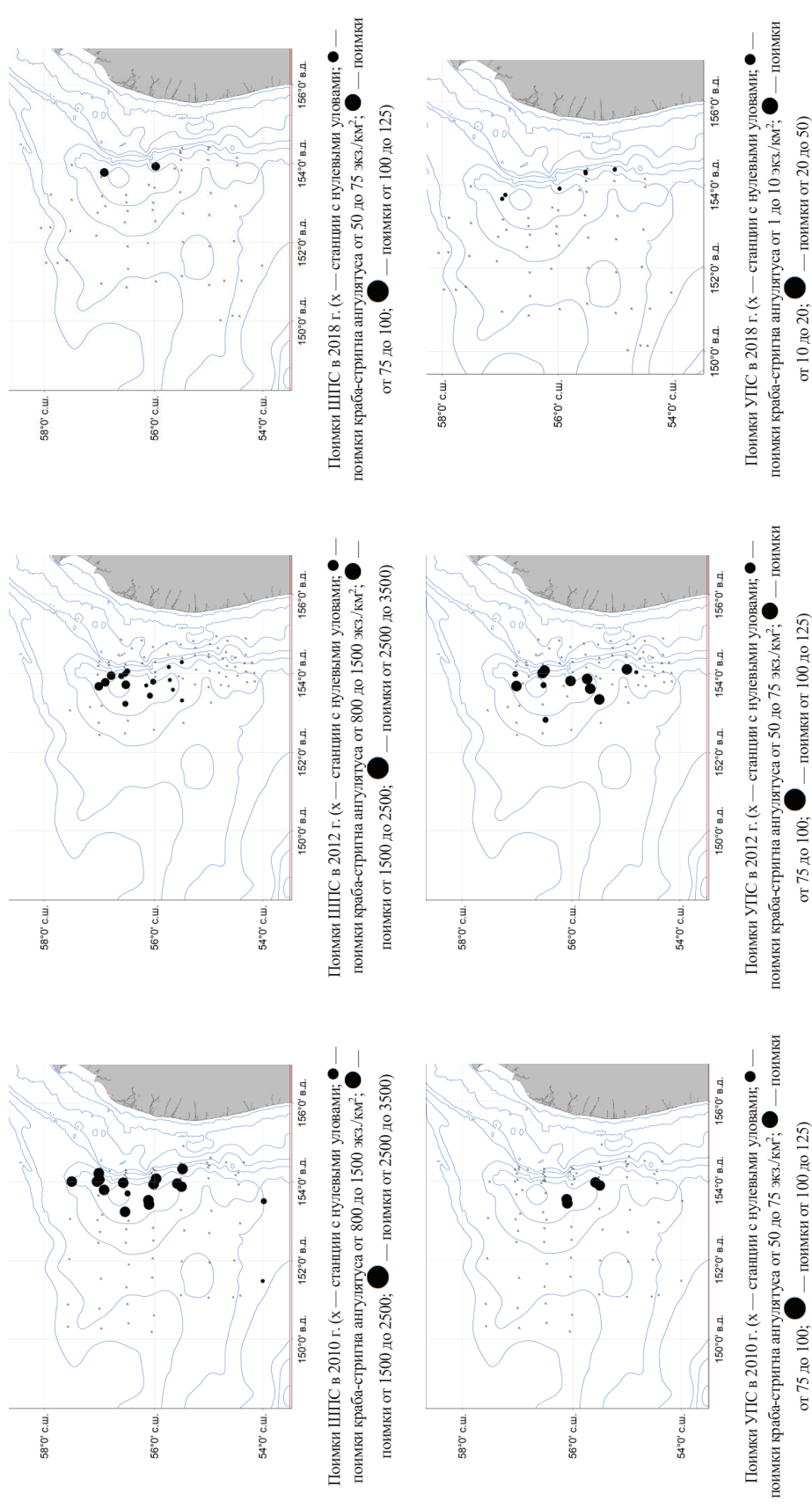


Рис. 7. Карта-схема расположения станций с уловами ШПС и УПС *C. angulatus* в период исследований на участке впадины ТИНРО в Охотском море в 2010, 2012, 2018 гг.

Fig. 7. Scheme of the stations with catches of narrow-claw and wide-claw males of *Chionoecetes angulatus* in the TINRO Basin in 2010, 2012, 2018

для самцов:

$$\log(147,2) = 0,044 + 0,9841 \log(144,0). \quad (6)$$

Уравнение CW_{mat} для самок (мм):

$$\log(49,4) = 0,9469 \log(81,6) - 0,1162; \quad (7)$$

для самцов:

$$\log(67,5) = 0,8915 \log(147,2) - 0,1032. \quad (8)$$

Предельная ширина CW_{inf} , рассчитанная через 95-й процентиль размерного ряда, составила 81,6 мм для самок и 147,2 мм для самцов. На основе этих значений были оценены средние размеры наступления физиологической половозрелости (CW_{mat}): 49,4 мм для самок и 67,5 мм для самцов. Полученный размер половозрелости самок ($CW_{mat} = 49,4$ мм) хорошо согласуется с прямыми наблюдениями за самой мелкой половозрелой (стадия икра оранжевая) самкой в уловах: 52 мм в 2010 и 2012 гг., 49 мм в 2018 г. Широкопалые функционально зрелые самцы начинают отмечаться при размерах 72 мм в 2012 г. и 73 мм в 2018 г., что также согласуется с расчетной CW_{mat} для самцов (67,5 мм). Сходимость полученных оценок с прямыми наблюдениями указывает на принципиальную применимость эмпирических формул для первичной количественной оценки параметров роста и зрелости у *C. angulatus*. Однако данный подход использован как вынужденная мера, и полученные значения требуют валидации традиционными методами (например, анализом размерно-возрастных рядов или гистологическим подтверждением зрелости гонад) в будущих исследованиях.

Биология *C. angulatus* во впадине ТИНРО обнаруживает как сходства, так и различия с биологией других глубоководных ракообразных. Например, для краба-стригуна опилю *C. opilio*, обитающего на меньших глубинах, характерны более высокие темпы роста и более раннее созревание [Conan, Comeau, 1986]. В то же время выявленная синхронность репродуктивного цикла у *C. angulatus* сходна с таковой у некоторых глубоководных крабов-литодид (род *Lithodes*) в северной Пацифике [Somerton, Otto, 1986]. Однако, в отличие от некоторых глубоководных королевских крабов, у *C. angulatus* не отмечено признаков асинхронного или несезонного размножения, что, вероятно, связано с сохранением планктотрофного типа развития личинок, требующего выклева в период максимальной продуктивности планктона в пелагиали [Somerton, Donaldson, 1996].

Заключение

Проведенные исследования позволили впервые дать комплексную характеристику биологии краба-стригуна ангулятуса *C. angulatus* в условиях глубоководной впадины ТИНРО восточной части Охотского моря. Установлено, что данный район является местом формирования устойчивых и достаточно плотных скоплений вида, приуроченных преимущественно к глубинам 540–980 м с придонной температурой от 0 до 2 °С. Выявленное преобладание самцов относительно самок в уловах следует интерпретировать с осторожностью. Известно, что уловистость донного трала для самцов достоверно выше, чем для самок, особенно в крупных размерных классах.

Биологические особенности популяции свидетельствуют о ее адаптации к специфическим условиям глубоководной котловины. Для самцов отмечен относительно поздний срок наступления функциональной зрелости: ширина карапакса, при которой 50 % особей проходят терминальную линьку (CW_{50}), составила 100,8 мм. Такой показатель превышает аналогичные данные для популяции из восточной части Берингова моря, что указывает на замедление темпов жизненного цикла. Параметры роста, оцененные эмпирическими методами ($CW_{inf} = 147,2$ мм для самцов, 81,6 мм для самок), также указывают на меньшие асимптотические размеры по сравнению с особями из других районов ареала, что согласуется с концепцией влияния постоянно низких температур на скорость метаболизма и роста.

На основе визуальной оценки репродуктивных стадий выявлена высокая степень синхронизации репродуктивного цикла популяции, проявляющаяся в сезонной динамике (доминирование самок с наружной икрой в летне-осенний период). Полученные данные не противоречат гипотезе об однолетнем цикле развития эмбрионов, однако для ее подтверждения необходимы гистологические исследования. Линька самцов также имеет четкую сезонную динамику с пиком в конце весны — начале лета.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают искреннюю признательность П.Ю. Иванову (КамчатНИРО) и А.В. Лысенко (ТИНРО) за неоценимый вклад в сбор полевого материала и содействие в проведении исследований.

The authors are sincerely grateful to P.Yu. Ivanov (KamchatNIRO) and A.V. Lysenko (TINRO) for their invaluable contributions to the materials collection for this study and great assistance in the research.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsorship.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

All applicable international, national and/or institutional principles for the care and use of animals have been observed.

The authors declare that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

А.Н. Деминов, Д.В. Артеменков, Е.В. Руднева — проведение полового и размерного анализа, расчет темпов роста по крабу-стригуну ангулятусу, статистический анализ, написание и подготовка рукописи; О.Ю. Борилко, А.Н. Деминов, Д.В. Артеменков, Е.В. Руднева — интерпретация результатов, написание и редактирование рукописи. Все авторы участвовали в обсуждении результатов.

A.N. Deminov, D.V. Artemenkov and E.V. Rudneva made sex and size analysis of samples, calculated growth rates, statistically analyzed all results, and wrote and illustrated the text; all authors jointly discussed and interpreted the results and finally edited the manuscript.

Список литературы

Артеменков Д.В., Сологуб Д.О., Кивва К.К. Структурный анализ широкопалости у крабов-стригунов статистическим языком R // Современные аспекты рыбохозяйственной науки и геномные технологии в аквакультуре и рыболовстве : мат-лы 4-й науч. школы-конф. мол. ученых и специалистов / под ред. М.В. Сытовой, Н.С. Мюге, И.И. Гордеева. — М. : ВНИРО, 2023. — С. 10.

Бизиков В.А., Алексеев Д.О., Аббаев А.Д. и др. Сырьевая база промысловых беспозвоночных и ее освоение в морях России в 2000–2020 гг. // Тр. ВНИРО. — 2024. — Т. 195. — С. 142–204. DOI: 10.36038/2307-3497-2024-195-142-204. EDN: NRTBOO.

Буяновский А.И., Алексеев Д.О., Сологуб Д.О., Бизиков В.А. Динамика запасов и регулирование промысла крабов в морях России : моногр. — М. : ВНИРО, 2023. — 324 с.

Буяновский А.И., Войдаков Е.В. Возрастной состав поселений травяной креветки *Pandalus latirostris* (Decapoda, Pandalidae) у островов Малой Курильской гряды // Вопр. рыб-ва. — 2011. — Т. 12, № 2(46). — С. 274–292. EDN: NXAJEP.

Винберг Г.Г. Линейные размеры и масса тела животных // Журн. общ. биол. — 1971. — Т. 32, № 6. — С. 714–723.

Лисицын А.П. Процессы океанской седиментации: литология и геохимия : моногр. — М. : Наука, 1978. — 392 с.

Марин И.Н. Малый атлас десятиногих ракообразных России. — М. : Тов-во научных изд. КМК, 2013. — 146 с.

Мельник А.М., Абаев А.Д., Васильев А.Г. и др. Крабы и крабоиды северной части Охотского моря : моногр. — Магадан : Типография, 2014. — 198 с.

Метелев Е.А., Григоров В.Г., Васильев А.Г. Краб-стригун ангулятус *Chionoecetes angulatus* (Brachyura, Majidae) в районе впадины ТИНРО Северо-Охотоморской подзоны: особенности биологии и промысла // Вопр. рыб-ва. — 2016. — Т. 17, № 4. — С. 446–458. EDN: ХВЖКАВ.

Миша М.В. Аллометрический рост // Количественные аспекты роста организмов. — М. : Наука, 1975. — С. 176–180.

Моисеев С.И., Буяновский А.И., Деминов А.Н. и др. Применение коэффициента морфометрической зрелости для определения терминальной линьки у краба *Chionoecetes angulatus* из Охотского моря // Тр. ВНИРО. — 2020. — Т. 179. — С. 5–25. DOI: 10.36038/2307-3497-2020-179-5-25. EDN: MWQXZD.

Моисеев С.И., Буяновский А.И., Моисеева С.А. Определение широкопалости у крабов-стригунов рода *Chionoecetes* в полевых условиях // Тр. ВНИРО. — 2018. — Т. 172. — С. 6–26. DOI: 10.36038/2307-3497-2018-172-6-26. EDN: YRRYXR.

Низяев С.А. Биологическая характеристика глубоководных крабов-стригунов *Chionoecetes angulatus* и *C. tanneri* северных Курильских островов // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 634–643. EDN: HZAENZ.

Низяев С.А., Букин С.Д., Клитин А.К. и др. Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2006. — 114 с.

Первеева Е.Р. Биологическая характеристика глубоководных *Chionoecetes angulatus* у берегов о. Сахалин // Тр. СахНИРО. — 2004. — Т. 6. — С. 194–210. EDN: WILMSL.

Первеева Е.Р. Линичный цикл батимального краба-стригуна *Chionoecetes angulatus* в водах Восточного Сахалина // Вопр. рыб-ва. — 2015. — Т. 16, № 2. — С. 193–206. EDN: TZKFVJ.

Первеева Е.Р., Букин С.Д. Репродуктивные характеристики самок глубоководных крабов-стригунов сахалино-курильского района // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 106–118. EDN: QCKRVX.

Слизкин А.Г. Атлас-определитель крабов и креветок дальневосточных морей России. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — 256 с.

Слизкин А.Г., Сафронов С.Г. Промысловые крабы прикамчатских вод : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Северная Пацифика, 2000. — 180 с.

Чучукало В.И., Надточий В.А., Напазаков В.В. и др. Питание и некоторые черты экологии крабов равношипного *Lithodes aequispinus* и угловатого *Chionoecetes angulatus* в водах Северо-Западной Камчатки в осенний период // Мор. биол. журн. — 2016. — Т. 1, № 2. — С. 51–60. DOI: 10.21072/mbj.2016.01.2.06. EDN: WJEEKF.

Conan G.Y., Comeau M. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1986. — Vol. 43, № 9. — P. 1710–1719. DOI: 10.1139/f86-214.

Froese R. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations // J. Appl. Ichthyol. — 2006. — Vol. 22, № 4. — P. 241–253. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2006.00805.x.

Froese R., Binohlan C. Empirical relationships to estimate asymptotic length, length at first maturity and length at maximum yield per recruit in fishes, with a simple method to evaluate length frequency data // J. Fish. Biol. — 2000. — Vol. 56, № 4. — P. 758–773. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2000.tb00870.x.

Ito K. Maturation and spawning of the queen crab, *Chionoecetes japonicus*, in the Japan Sea, with special reference to the reproduction cycle // Bull. Jpn Sea Reg. Fish. Res. Lab. — 1976. — № 27. — P. 59–74. (In Japanese with English summary).

Jadamec L.S., Donaldson W.E., Cullenberg P. Biological field techniques for *Chionoecetes* crabs. — Fairbanks : Alaska Sea Grant College Program, 1999. — 80 p. DOI: 10.4027/bftcc.1999.

Otto R.S. Assessment of the eastern Bering Sea snow crab *Chionoecetes opilio* stock under the terminal molting hypothesis // Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management: Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. — 1998. — № 125. — P. 109–124.

Paul A.J., Paul J.M. Molting of functionally mature male *Chionoecetes bairdi* Rathbun (Decapoda: Majidae) and changes in carapace and chela measurements // J. Crustac. Biol. — 1995. — Vol. 15, № 4. — P. 686–692. DOI: 10.2307/1548818.

Sainte-Marie B., Raymond S., Brêthes J.C. Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1995. — Vol. 52(5). — P. 903–924. DOI: 10.1139/f95-091.

Somerton D.A., Donaldson W. Contribution to the biology of the grooved and triangle Tanner crab *Chionoecetes tanneri* and *C. angulatus*, in the eastern Bering Sea // Fish. Bull. — 1996. — Vol. 94(2). — P. 348–357.

Somerton D.A., Otto R.S. Distribution and reproductive biology of the golden king crab, *Lithodes aequispina*, in the eastern Bering Sea // Fish. Bull. — 1986. — Vol. 84(3). — P. 571–584.

Taylor M.H., Mildenerberger T.K. Extending electronic length frequency analysis in R // Fish. Manag. Ecol. — 2017. — Vol. 24, № 4. — P. 330–338.

References

Artemenkov, D.V., Sologub, D.O., and Kivva, K.K., Structural analysis of broad-toed crabs in snow crabs using the statistical language R, in *Mater. 4-y nauchn. shkoly-konf. mol. uchenykh i spetsialistov "Sovremennyye aspekty rybokhozyaystvennoy nauki i genomnyye tekhnologii v akvakulture i rybolovstve"* (Proc. 4th Sci. Entific. Schools Pier. Scientists and Specialists "Modern aspects of fisheries science and genomic technologies in aquaculture and fisheries"), Sytova, M.V., Muge, N.S., Gordeev, I.I., eds, Moscow: VNIRO, 2023, pp. 10.

Bizikov, V.A., Alexeyev, D.O., Abaev, A.D., Artemenkov, D.V., Afeichuk, L.S., Bakanev, S.V., Borisovets, E.E., Botnev, D.A., Borilko, O.Yu., Buyanovsky, A.I., Vlasenko, R.V., Galanin, D.A., Gon, R.T., Goryanina, S.V., Grigorov, V.G., Drobyazin, E.N., Dulenina, P.A., Zhukovskaya, G.V., Zuev, M.A., Ivanov, P.Yu., Ilyin, O.I., Karpinsky, M.G., Kim, A.Ch., Klinushkin, S.V., Lysenko, A.V., Manushin, I.E., Matushkin, V.B., Metelyov, E.A., Mikhaylova, O.G., Moiseev, S.I., Nizyaev, S.A., Pavlov, V.A., Pereladov M.V., Saenko, E.M., Sennikov, A.M., Sergeenko, V.A., Slezkin, A.G., Smirnov, I.P., Sologub, D.O., Stesko, A.V., Kharitonov, A.V., Khoroshutina, O.A., Shaginyan, E.R., Shcherbakova, Ju.A., Chalienko, M.O., Chernienko, I.S., and Yuriev, D.N., Fishery resources of commercial invertebrates of Russian seas and it's use during 2000–2020, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 195, pp. 142–204. doi 10.36038/2307-3497-2024-195-142-204. EDN: NRTBOO

Buyanovsky, A.I., Alekseev, D.O., Sologub, D.O., and Bizikov, V.A., *Dinamika zapasov i regulirovaniye promysla krabov v moryakh Rossi* (Dynamics of stocks and regulation of crab fisheries in the seas of Russia), Moscow: VNIRO, 2023.

Buyanovsky, A.I. and Voydakov, E.V., Age-structure of the Habomai Islands populations of grass shrimp *Pandalus latirostris* (Decapoda, Pandalidae), *Vopr. Rybolov.*, 2011, vol. 12, no. 2(46), pp. 274–292. EDN: NXAJEP

Vinberg, G.G., Linear dimensions and body weight of animals, *Zh. Obshch. Biol.*, 1971, vol. 32, no. 6, pp. 714–723.

Lisitsyn, A.P., *Protsessy okeanskoy sedimentatsii: litologiya i geokhimiya* (Processes of ocean sedimentation: lithology and geochemistry), Moscow: Nauka, 1978.

Marin, I.N., *Malyy atlas desyatinogikh rakoobraznykh Rossii* (Small atlas of decapods of Russia), Moscow: KMK, 2013.

Melnik, A.M., Abaev, A.D., Vasilyev, A.G., Klinushkin, S.V., and Metelev, E.A., *Kraby i kraboidy severnoy chasti Okhotskogo moray* (Crabs and craboids of the northern part of the Sea of Okhotsk), Magadan: Tipografiya, 2014.

Metelev, E.A., Grigorov, V.G., and Vasiliev, A.G., Angulatus snow crab *Chionoecetes angulatus* (Brachyura, Majidae) in the area of the TINRO depression of the North Sea of Okhotsk subzone: features of biology and fishing, *Vopr. Rybolov.*, 2016, vol. 17, no. 4, pp. 446–458. EDN: XBJKAB

Mina, M.V., Allometric growth, in *Kolichestvennyye aspekty rosta organizmov* (Quantitative aspects of the human body), Moscow: Nauka, 1975, pp. 176–180.

Moiseev, S.I., Buyanovsky, A.I., Deminov, A.N., Klinushkin, S.V., and Moiseeva, S.A., Application of the morphometric maturity coefficient to determine terminal molt in the crab *Chionoecetes angulatus* from the Okhotsk Sea, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 179, pp. 5–25. doi 10.36038/2307-3497-2020-179-5-25. EDN: MWQXZD

Moiseev, S.I., Buyanovsky, A.I., and Moiseeva, S.A., Determination of wide-fingeredness in snow crabs of the genus *Chionoecetes* in field conditions, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 172, pp. 6–26. doi 10.36038/2307-3497-2018-172-6-26. EDN: YRRYXR

Nizyaev, S.A., Biological characteristics of deep-sea snow crabs *Chionoecetes angulatus* and *C. tanneri* of the northern Kuril Islands, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2001, vol. 128, pp. 634–643. EDN: HZAENZ

Nizyaev, S.A., Bukin, S.D., Klitin, A.K., Perveeva, E.R., Abramova, E.V., and Krutchenko, A.A., *Posobiye po izucheniyu promyslovykh rakoobraznykh dal'nevostochnykh morei Rossii* (Hand-book for the Study of Commercial Crustaceans in the Far Eastern Seas of Russia), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2006.

Perveeva, E.R., Biological characteristic of the deep-water snow crabs *Chionoecetes angulatus* and *C. japonicus* along Sakhalin Island, *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 6, pp. 194–210. EDN: WILMSL

Perveeva, E.R., Molting cycle of deep snow crab *Chionoecetes angulatus* in the Eastern Sakhalin waters, *Vopr. Rybolov.*, 2015, vol. 16, no. 2, pp. 193–206. EDN: TZKFBVJ

Perveeva, E.R. and Bukin, S.D., Reproductive parameters of female deepwater red snow crabs in the area of sakhalin and kuril islands, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 172, pp. 106–118. EDN: QCKRVX

Slizkin, A.G., *Atlas-opredelitel' krabov i krevetok dal'nevostochnykh morei Rossii* (Atlas-determinant of crabs and shrimps of the Far Eastern seas of Russia), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2010.

Slizkin, A.G. and Safronov, S.G., *Promyslovye kraby prikamchatskikh vod* (Commercial Crabs of Kamchatkan Coastal Waters), Petropavlovsk-Kamchatsky: Severnaya Patsifika, 2000.

Chuchukalo, V.I., Nadtochiy, V.A., Napazakov, V.V., Borilko, O.Yu., and Nuzhdenko, S.A., Nutrition and some ecological features of the crabs *Lithodes aequispinus* and *Chionoecetes angulatus* in the waters of Northwestern Kamchatka in autumn, *Marine Biological Journal*, 2016, vol. 1, no. 2, pp. 51–60. doi 10.21072/mbj.2016.01.2.06. EDN: WJEEKF

Conan, G.Y. and Comeau, M., Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio*, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1986, vol. 43, no. 9, pp. 1710–1719. doi 10.1139/f86-214

Froese, R., Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations, *J. Appl. Ichthyol.*, 2006, vol. 22, no. 4, pp. 241–253. doi 10.1111/j.1439-0426.2006.00805.x

Froese, R. and Binohlan, C., Empirical relationships to estimate asymptotic length, length at first maturity and length at maximum yield per recruit in fishes, with a simple method to evaluate length frequency data, *J. Fish. Biol.*, 2000, vol. 56, no. 4, pp. 758–773. doi 10.1111/j.1095-8649.2000.tb00870.x

Ito, K., Maturation and spawning of the queen crab, *Chionoecetes japonicus*, in the Japan Sea, with special reference to the reproduction cycle, *Bull. Jpn. Sea Reg. Fish. Res. Lab.*, 1976, no. 27, pp. 59–74. (In Japanese with English summary).

Jadamec, L.S., Donaldson, W.E., and Cullenberg, P., *Biological field techniques for Chionoecetes crabs*, Fairbanks: Alaska Sea Grant College Program, 1999. doi 10.4027/bftcc.1999

Otto, R.S., Assessment of the eastern Bering Sea snow crab *Chionoecetes opilio* stock under the terminal molting hypothesis, *Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management: Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 1998, no. 125, pp. 109–124.

Paul, A.J. and Paul, J.M., Molting of functionally mature male *Chionoecetes bairdi* Rathbun (Decapoda: Majidae) and changes in carapace and chela measurements, *J. Crustac. Biol.*, 1995, vol. 15, no. 4, pp. 686–692. doi 10.2307/1548818

Sainte-Marie, B., Raymond, S., and Brêthes, J.C., Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae), *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1995, vol. 52, no. 5, pp. 903–924. doi 10.1139/f95-091

Somerton, D.A. and Donaldson, W., Contribution to the biology of the grooved and triangle Tanner crab *Chionoecetes tanneri* and *C. angulatus*, in the eastern Bering Sea, *Fish. Bull.*, 1996, vol. 94, no. 2, pp. 348–357.

Somerton, D.A. and Otto, R.S., Distribution and reproductive biology of the golden king crab, *Lithodes aequispina*, in the eastern Bering Sea, *Fish. Bull.*, 1986, vol. 84, no. 3, pp. 571–584.

Taylor, M.H. and Mildenberger, T.K., Extending electronic length frequency analysis in R, *Fish. Manag. Ecol.*, 2017, vol. 24, no. 4, pp. 330–338.

Chionoecetes angulatus Rathbun, 1924, *World Register of Marine Species*, DecaNet, eds. <https://www.marinespecies.org>. Cited November 21, 2025.

R Core Team, R: *A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2022, version 4.1.3. <https://www.R-project.org/>. Cited January 15, 2026

Ogle, D.H., *FSA: fisheries stock analysis*. R package version 0.4.30, 2011. <http://www.rforge.net/FSA/>. Cited January 15, 2026.

Поступила в редакцию 3.04.2026 г.

После доработки 29.05.2026 г.

Принята к публикации 15.06.2026 г.

The article was submitted 3.04.2026; approved after reviewing 29.05.2026;
accepted for publication 15.06.2026