

УДК 595.384.2–116 (268.45)

Репродуктивные параметры самок камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*, Tilesius) губы Ура Баренцева моря

В.Б. Матюшкин (ПИНРО)

На протяжении последних лет в Баренцевом море наблюдались значительный рост численности камчатского краба и расширение границ его ареала [Беренбойм, 2003; Пинчуков, Беренбойм, 2003]. Одновременно с ростом численности возрастал антропогенный пресс на популяцию. В 2003 г. вылов краболовных судов только в исключительной экономической зоне Российской Федерации достиг 600 тыс. промысловых самцов. При этом прилов крабов непромысловой категории ориентировочно составил не менее 700–800 тыс. экз. Не используемые для коммерческих целей крабы подлежат выпуску в море, но при таких объемах вылова невозможно избежать травматизма. Очевидно, что большое количество крабов получает повреждения при траловом и сетном лове рыбы. По экспертным оценкам, более 400 тыс. экз. камчатского краба ежегодно попадают в тралы при промысле рыбы [Пинчуков и др., 2003]. Кроме того, камчатский краб давно уже стал объектом браконьерского лова, по масштабам сопоставимого с легальным промыслом. На этом фоне в популяции камчатского краба происходили снижение плодовитости самок, а также увеличение доли яловых особей. Некоторые из возможных причин изменения репродуктивных параметров самок рассматриваются в представленной работе.

Материал и методика

Настоящая работа основывается на материалах, полученных в ходе ежегодных наблюдений, проводившихся в период 1995–2002 гг. в губе Ура. В качестве орудий лова использовали стандартные конусные ловушки. За период исследований полевому биологическому анализу подвергнуто более 17,6 тыс. самок камчатского краба, в том числе свыше 9 тыс. половозрелых особей. Для определения плодовитости обработано 567 проб наружной икры, большая часть которых (80 %) были отобраны в осенний и зимний периоды. Обработка материалов проводилась в соответствии с общепринятой методикой [Руководство..., 1979]. Измерения крабов (ширина карапакса) проводили штангенциркулем с точностью до 1 мм. Взвешивали крабов на электронных весах с точностью до 5 г.

Икру тщательно удаляли с брюшных ножек, подсушивали на фильтровальной бумаге до прекращения отделения избыточной влаги и взвешивали с точностью до 0,01 г. Индивидуальную абсолютную плодовитость (ИАП) определяли методом прямого подсчета икры. Из наружной кладки самок отбирали 1 или 2 навески икры в пределах 0,3–0,6 г, которые взвешивали с точностью до 0,01 г и затем фиксировали 70%-ным этанолом. Индивидуальную относительную плодовитость (ИОП) рассчитывали как отношение ИАП к массе самок без включения массы икры.

Микробиологические посевы икры с соблюдением правил асептики выполняли на бактериологические и микологические среды.

Результаты исследований

Во многих глубоководных губах и заливах Западного Мурмана камчатский краб образует постоянные поселения, состав которых в течение года остается почти неизменным. Одной из них является губа Ура. Камчатский краб сформировал здесь устойчивую, относительно обособленную группировку, в составе которой в полной мере представлены все возрастные группы. Самки камчатского краба с кладками наружной икры обитают в губе Ура в течение круглого года [Матюшкин, 2003а]. Нерест крабов обычно начинался в последних числах января и продолжался до конца июня. Половозрелые и неполовозрелые самки встречались здесь приблизительно в равном соотношении. Достаточно большое количество неполовозрелых самок в составе группировки позволяет предполагать, что пополнение нерестового стада происходило преимущественно за счет местного фонда. Об этом свидетельствовал и размерный состав самок. Размеры половозрелых и неполовозрелых самок взаимно перекрывались в диапазоне от 101 до 140 мм (рис. 1). Размер самок с наружной икрой варьировал от 91 мм до 215 мм. Основу нерестового стада местной группировки камчатского краба (83 %) составляли самки размером 110–150 мм.

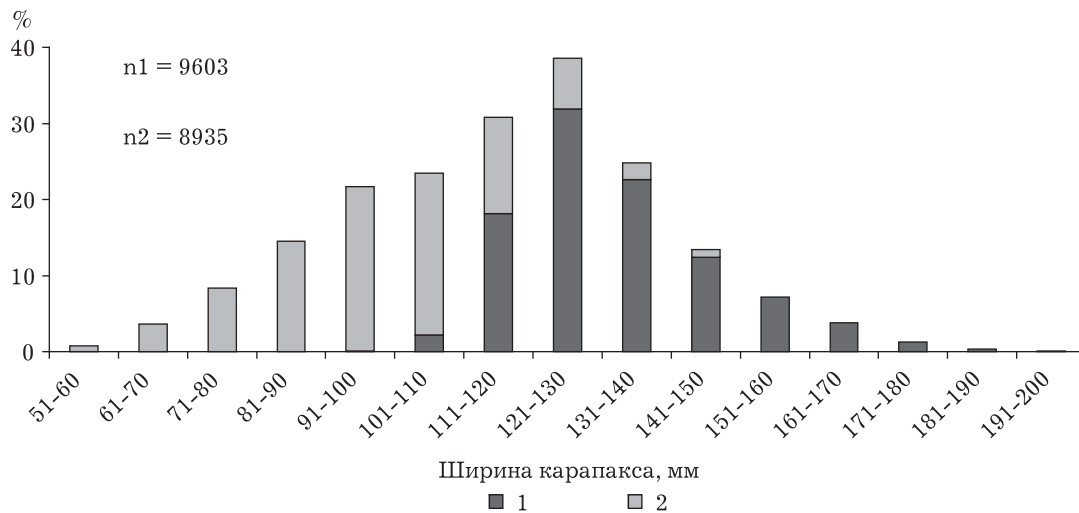


Рис. 1. Размерный состав самок камчатского краба в губе Ура в 1995 – 2002 гг.:
1 – половозрелые самки с наружной икрой; 2 – неполовозрелые самки

Индивидуальная абсолютная плодовитость самок камчатского краба изменялась в широких пределах – от 27 до 663 тыс. икринок, в среднем составляла 244,8 тыс. икринок. Величина ИАП тесно связана с размером половозрелых самок. Связь между размером самок и ИАП хорошо описывается степенным уравнением (рис. 2).

Индивидуальная относительная плодовитость самок камчатского краба варьировала в пределах 23–408,2 экз/г. Максимальные значения этого показателя наблюдались у самок размером 151–160 мм, а минимальные – у самых мелких (размером 101–110 мм) и самых крупных (размером 181–190 мм) самок. Связь между ИОП и размером самок хорошо аппроксимируется полиномиальным уравнением третьего порядка (рис. 3). Линия тренда характеризуется умеренной отрицательной асимметрией ($A = -0,32$), которая указывает на неоднородность исследуемой выборки.

В течение последних 6 лет у самок камчатского краба урагубской группировки наблюдалась устойчивая тенденция снижения ИАП. Падение средних годовых показателей ИАП составило 49 % – с 319 тыс. икринок в 1996 г. до 165,5 тыс. икринок в 2002 г. (таблица). Среди вероятных причин снижения плодовитости в первую очередь, очевидно, следует отметить омоложение нерестового стада, наблюдавшееся в этот период в губе Ура (рис. 4). Соотношение численности

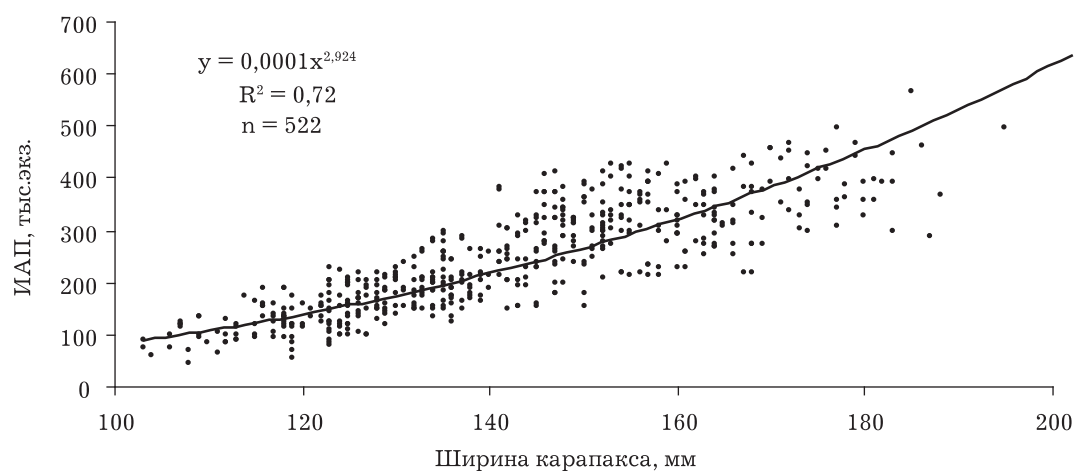


Рис. 2. Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) самок камчатского краба в губе Ура в 1995–2002 гг.

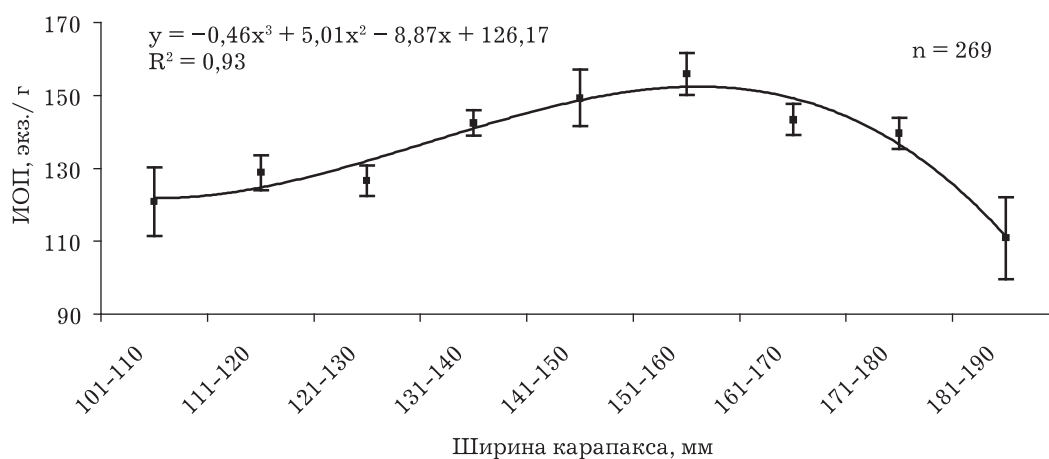


Рис. 3. Средние значения индивидуальной относительной плодовитости (ИОП) в размерных классах самок камчатского краба в губе Ура в 1995–2002 гг. Вертикальная черта – ошибка среднего

Средний размер и абсолютная индивидуальная плодовитость (АИП) самок камчатского краба в губе Ура в 1995–2002 гг.

Год	Средний размер самок, мм	АИП, тыс. икринок			Количество определений АИП
		Минимальная	Максимальная	Средняя	
1995	131,9	86,5	440,0	239,8	72
1996	134,9	125,5	468,9	319,0	84
1997	140,0	57,1	567,6	279,1	100
1998	138,6	58,9	416,9	249,7	128
1999	134,7	27,0	663,4	195,2	48
2000	129,6	44,5	495,8	214,3	65
2001	121,3	*	*	*	*
2002	130,2	32,0	324,5	165,5	70
Всего	133,8	27,0	663,4	244,8	567

*Нет данных.

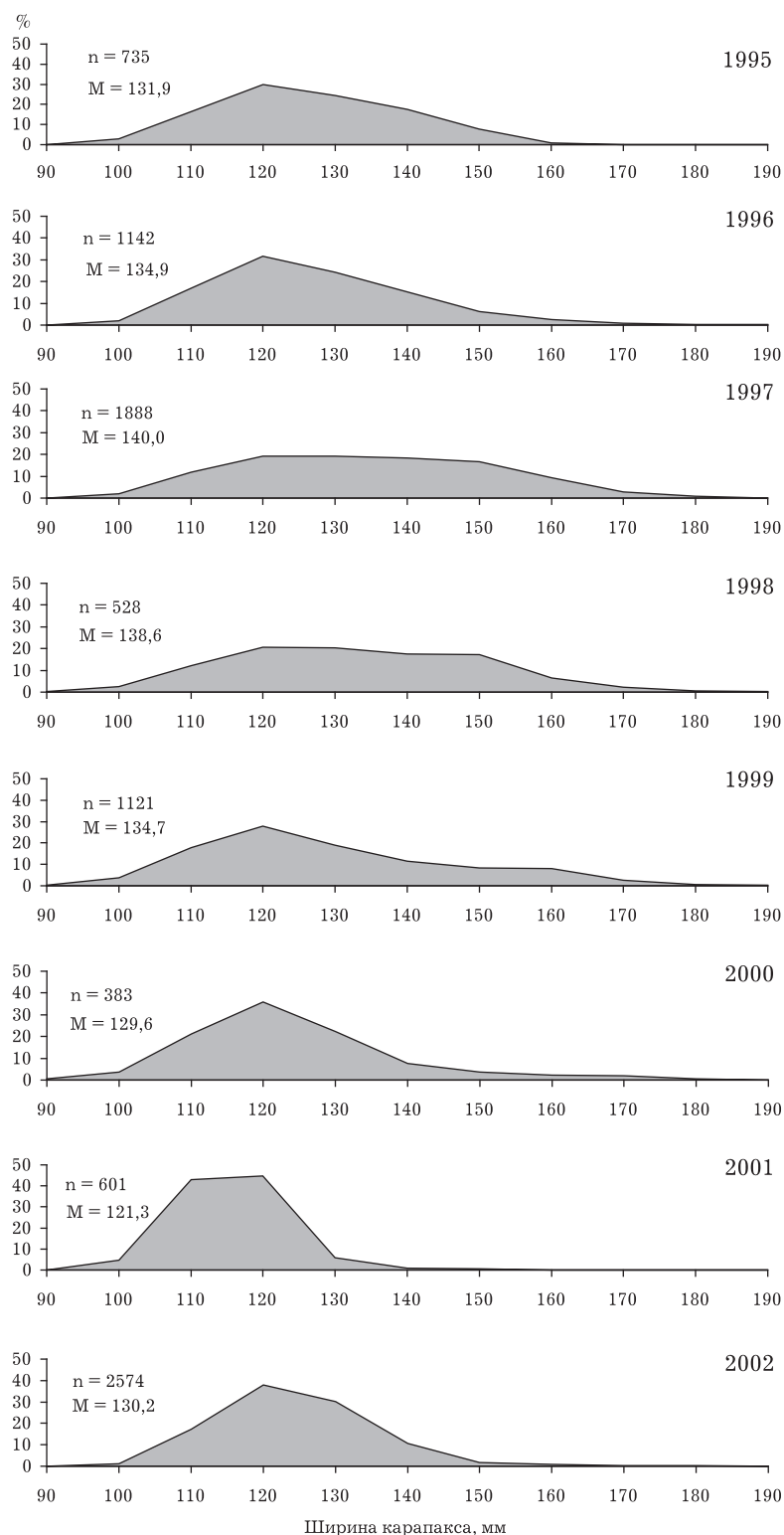


Рис. 4. Размерный состав половозрелых самок в губе Ура в 1995–2002 гг.

различных размерно-возрастных групп половозрелых самок в разные годы сильно варьировало. Так, если в 1997 г. доля крупных самок размером более 150 мм составляла почти 32 %, то в 2001 г. – менее 1 %, а доля мелких самок размером 101–130 мм – соответственно 30 и 90 %. Средний размер половозрелых самок за тот же период изменялся в пределах от 140 до 121 мм. Между средними годовыми значениями ИАП и средними размерами самок камчатского краба в губе Ура отмечена прямая зависимость, коэффициент корреляции = 0,58 (рис. 5).

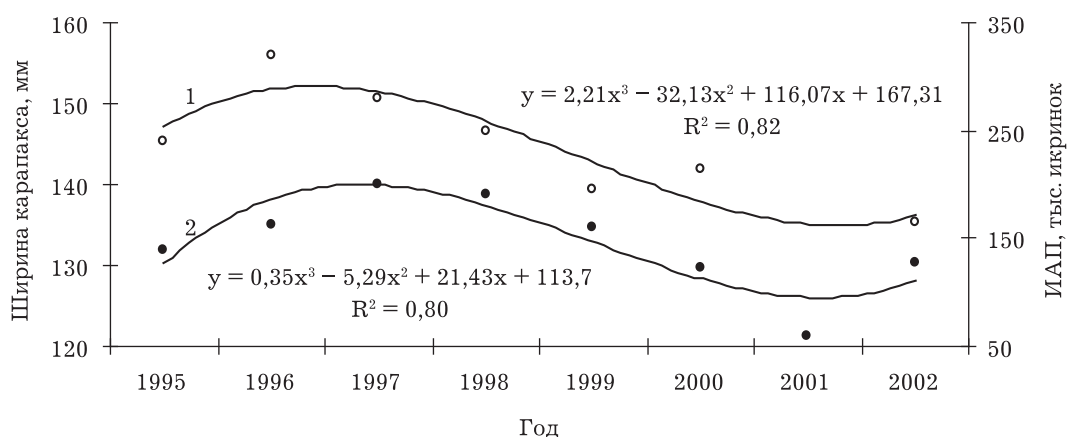


Рис. 5. Средние значения индивидуальной абсолютной плодовитости (1) и средний размер (2) самок камчатского краба в губе Ура в 1995–2002 гг.

Более детальный анализ показал, что снижение ИАП происходило во всех группах самок независимо от их размера (рис. 6). Исключение составляла самая старшая возрастная группа самок размером свыше 160 мм, у которых снижение ИАП не отмечено. Их доля в среднем не превышала 7 % половозрелых самок, в силу чего они не оказывали заметного влияния на общие показатели плодовитости. Наиболее сильно тенденция к снижению ИАП проявлялась в самой многочисленной группе самок размером 121–150 мм, доля которых составляла в разные годы от 56 до 84 %. Из этого следует, что, вероятно, были и другие причины снижения ИАП, не связанные с изменениями в размерном составе самок.

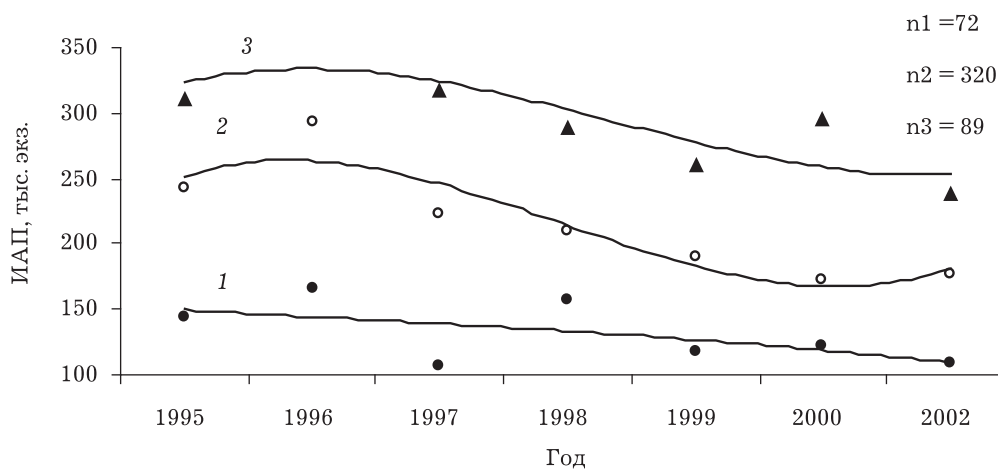


Рис. 6. Средние значения ИАП самок камчатского краба размером 101–120 мм (1), 121–150 мм (2) и 151–160 мм (3) в губе Ура в 1995–2000 гг. и 2002 г. (данных за 2001 г. нет)

Почти одновременно со снижением плодовитости наблюдалось увеличение числа яловых самок. Наиболее отчетливо рост числа яловых особей прослеживался среди крупных самок размером более 130 мм, основную часть которых составляли повторно размножающиеся животные [Матюшкин, 2003 б]. В 1995–1999 гг. среди самок этой размерной группы явление яловости не имело массового характера. Относительная численность особей данной категории в среднем составляла около 3 %. В 2000 г. было отмечено увеличение доли яловых самок до 10,3 %, а в 2001 г. их доля достигла 37,5 %. Однако уже в 2002 г. относительная численность яловых самок снизилась до 2,5 %. Среди яловых самок встречались особи как совсем без икры, так и с остатками разрушенной кладки. Как правило, икра в таких кладках была полностью или частично погибшей. Погибшие икринки были непрозрачными, отличались от живых икринок белым цветом, пространст-

во между ними обычно заполнялось слизью. Аналогичные участки пораженной икры изредка отмечались и в полных кладках. Иногда мертвые икринки или их пустые оболочки встречались даже в благополучных на вид кладках, в которых при первичном осмотре не было зарегистрировано никаких патологических изменений. Причиной этих явлений предположительно было заболевание икры. В качестве возбудителей болезни в настоящее время рассматриваются микроорганизмы, и в частности миксобактерии и патогенные грибы. Однако их видовой состав и патогенность нуждаются в уточнении. Характерно, что пик заболевания и, как мы считаем, связанный с ним рост численности яловых самок по времени практически совпадали с периодом, когда были отмечены минимальные значения ИАП (рис. 7, см. рис. 5). Можно предположить, что эти явления были связаны между собой и, возможно, имели общие причины.

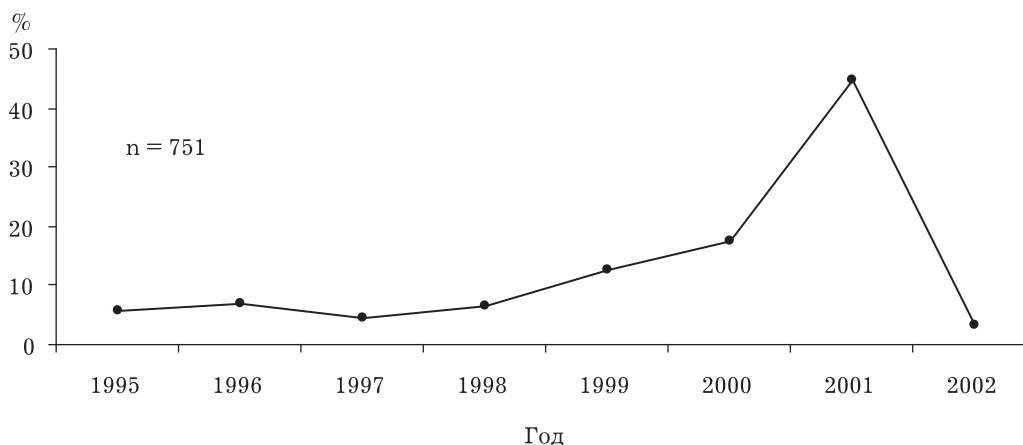


Рис. 7. Относительная численность яловых особей в размерной группе самок камчатского краба более 130 мм в губе Ура в 1995–2002 гг.

Различные животные, и даже отдельные виды растений используют камчатского краба в качестве субстрата, некоторые из них поселяются в выводковой камере или непосредственно в кладке икры. Наиболее часто в кладках икры камчатского краба отмечались бокоплавы *Ischyrocerus commensalis* (размер 3–5 мм) и молодь двустворчатого моллюска *Mytilus edulis* (размер раковины достигал 9 мм), которых благодаря их относительно крупным размерам можно было при осмотре икры различать даже невооруженным глазом. Значительно реже регистрировались мелкие формы – фораминиферы рода *Miliolina* (размер раковины 1,5–1,6 мм) и молодь двустворчатого моллюска *Hiatella arctica* (размер раковины не превышал 2 мм). Очень редко в кладке встречались красные водоросли *Ptilota plumosa* (длина таллома 50–70 мм).

Нами не было замечено какого-либо влияния мелких моллюсков или фораминифер на состояние икры в кладках самок. Но в тех немногочисленных случаях, когда вместе с икрой на плеоподах самки находились относительно крупные моллюски *M. edulis* и красные водоросли *P. plumosa*, количество икры в кладках было на 12–80 % ниже средних значений. Аналогичное снижение на 31–65 % наблюдалось в тех кладках, где находились несколько десятков бокоплавов (до 80 экз.).

Обсуждение

Плодовитость многих ракообразных прямо связана с размером производителей. В особенности это характерно для тех из них, самки которых вынашивают икру до вылупления личинок [Кузнецов, 1964]. В этом отношении камчатский краб – не исключение. Известно, что у самых мелкорослых самок этого вида, обитающих в северо-западной части Охотского моря, плодовитость составляет в среднем 32 тыс. икринок [Родин, Мясоедов, 1982]. Наиболее крупные самки камчатского краба отмечены в Бристольском заливе и у западного побережья Сахали-

на, их индивидуальная абсолютная плодовитость достигает 445 и 564 тыс. икринок соответственно [Родин, 1985; Клитин, 1996, 2002]. Зависимость ИАП от размера самок хорошо прослеживается и на примере западнокамчатской популяции, где по мере продвижения с севера на юг их средний размер последовательно возрастает с 9,3 до 11,7 см [Лаврентьев, 1969], а средняя плодовитость — с 60 до 220 тыс. икринок соответственно [Родин, Лаврентьев, 1974; Родин, 1985].

Показатели ИАП баренцевоморской популяции камчатского краба по своим значениям близки к верхнему пределу аналогичных параметров, определенных в нативном ареале, и даже превышают их [Баканев и др., 1997; Кузьмин, Гудимова, 2002]. Высокие значения ИАП самок камчатского краба в Баренцевом море обусловлены их крупными размерами, по которым они, как правило, превосходят самок тихоокеанских популяций. Средние значения ИАП самок урагубской группировки камчатского краба находятся в пределах средних значений (233,7–278 тыс. икринок), указанных для самок из других районов Баренцева моря [Баканев, 2003]. В то же время результаты наблюдений последних лет показали значительное снижение плодовитости.

Очевидно, снижение средних значений ИАП в первую очередь связано с омоложением нерестового стада. Увеличение в популяции доли особей младших размерно-возрастных групп при одновременном снижении относительной численности старших групп, как правило, объясняется промысловой или естественной смертностью последних, либо мощным пополнением за счет урожайных поколений. В губе Ура в течение последних лет урожайных поколений, выделявшихся на общем фоне, не наблюдалось. Можно предположить, что значительная диспропорция, возникшая между младшими и старшими поколениями половозрелых самок, была связана с нелегальным промыслом, который сильно активизировался в последние годы. Подобные примеры влияния браконьерского лова на нерестовое стадо камчатского краба известны в Дальневосточном регионе [Клитин, 2003].

Существует еще один аспект, определяющий связь между размером самок и величиной их плодовитости. При одних и тех же размерах впервые созревающие самки камчатского краба, как полагает Р. Отто с соавторами [Otto et al., 1989], производят меньше икринок, чем повторно размножающиеся животные. К сожалению, прямых подтверждений данного предположения не найдено. Проблема заключается в отсутствии у самок с икрой достоверных признаков первого и повторного нерестов. Результаты наших исследований не позволяют прямо сопоставить значения плодовитости впервые созревающих и повторно размножающихся самок. В то же время полученная нами кривая зависимости средних значений ИАП от размера самок характеризуется умеренной асимметрией, свидетельствующей о неоднородном составе выборки. Данное обстоятельство можно интерпретировать как подтверждение предполагаемого существования различий в плодовитости самок этих категорий. С другой стороны, вполне вероятно, что неоднородность выборки была обусловлена наличием в составе исследуемой группировки мигрантов, которые могут проникать в губу Ура из соседних районов моря. По мнению А.К. Клитина и С.А. Низяева [1999], в пределах одной и той же популяции плодовитость в отдельных локальных группировках, обитающих в сходных условиях и имеющих сходный размерный состав самок, может сильно различаться.

Другая причина снижения плодовитости может быть связана с неполным оплодотворением икры в кладке. Экспериментальным путем доказано, что даже при успешном спаривании часть икры остается неоплодотворенной [Powell, Nickerson, 1965; Paul, Paul, 1990; Paul, 1992]. Частичная потеря икры вследствие неполного оплодотворения кладки может быть вызвана дефицитом самцов. Лабораторные опыты тех же авторов показали, что один самец может спариваться с несколькими самками, но эффективность оплодотворения с каждым последующим разом снижается. Доля оплодотворенной икры в кладках первой и последующих самок может изменяться от 80 до 12 % соответственно. После нереста неоплодотворенная икра так же, как и оплодотворенная, прикрепляется к плеопо-

дам [Paul, Paul, 1990]. В дальнейшем неоплодотворенная икра осыпается [Nizyaev, Fedoseev, 1989].

Известно, что существуют сезонные изменения плодовитости. Было бы опрометчиво считать, что вся отложенная икра сохранится без потерь до конца инкубационного периода, продолжительность которого у камчатского краба превышает 11 месяцев. Потеря икры может быть обусловлена различными причинами. В качестве одной из них называют механическое воздействие на кладку. В процессе инкубации размер икринок увеличивается, объем всей кладки соответственно возрастает, и она зачастую выступает наружу за края абдомена. Вследствие этого происходит частичная потеря икры, что подтверждается снижением показателей абсолютной плодовитости в зимнее время [Баканев, 2003]. По данным А.К. Клитина [2002], увеличение массы кладки икры за период инкубации составляет свыше 33 %, а снижение величины ИАП за счет потери части икры — 9,3 %.

Вероятно, потеря икры может происходить из-за паразитических организмов и эпибионтов камчатского краба. В Тихоокеанском регионе известны паразитические виды, которые приводят к стерилизации крабов [Эпштейн, Утевский, 1996] или уничтожают значительную часть кладки икры [Shields et al., 1989, цит. по Левин, 2001]. В Баренцевом море таких случаев до настоящего времени отмечено не было. Состав паразитов и эпибионтов баренцевоморской популяции камчатского краба изучен достаточно подробно [Герасимова и др., 1996; Бакай и др., 1997; Бакай, 2003], и список их продолжает пополняться. Наши исследования позволяют добавить к нему еще 2 вида — двустворчатого моллюска *Hiatella arctica* и красную водоросль *Ptilota plumosa*. Влияние эпибионтов на плодовитость самок камчатского краба еще недостаточно исследовано. Известно, что отдельные виды поселяются в выводковой камере самок или непосредственно в кладке икры. Наши наблюдения показывают, что в тех случаях, когда в выводковой камере самок находились относительно крупные двустворчатые моллюски *M. edulis* или красные водоросли *P. plumosa*, значения ИАП были ниже средних показателей. Точно также низкие значения ИАП отмечены в тех кладках, где в большом количестве присутствовали бокоплавы *I. commensalis*. В кишечнике бокоплавов *Ischyrocercus sp.* находили фрагменты оболочек икринок, на основании чего был сделан вывод о потреблении ими живых эмбрионов [Kuris et al., 1990, цит. по Otto et al., 1989]. Между тем эти же рачки в небольшом количестве почти постоянно встречаются в полноценных кладках икры и, по-видимому, не причиняют им никакого вреда. Этот факт ставит под сомнение причастность бокоплавов к гибели икры. Вполне вероятно, что они могут поедать уже погибшие икринки. Можно предположить, что мертвая икра привлекает *I. commensalis*, с чем, по-видимому, связано большое количество этих рачков в разрушающихся кладках.

Очевидно, что более ощутимый вред икре камчатского краба, чем эпибионты, могут наносить эпизоотии, с одной из которых, по нашему предположению, были связаны многочисленные случаи разрушения кладки икры, наблюдавшиеся в 2000–2001 гг.

Помимо естественных причин, на плодовитость камчатского краба, несомненно, воздействует антропогенный фактор. Браконьерский лов изымает из популяции наиболее крупных и продуктивных самок [Клитин, 2003]. Легальным промыслом используются только самцы, но при сортировке улова и других промысловых операциях самки, и в особенности их кладки икры, часто повреждаются. Изъятие промыслом крупных самцов, как это уже упоминалось, также может являться фактором, прямо влияющим на величину плодовитости.

Совокупность условий, влияющих на плодовитость, далеко не исчерпывается факторами, перечисленными выше. Общеизвестна связь между плодовитостью и обеспеченностью пищей. Примеры зависимости плодовитости от трофических условий показаны для различных видов животных и стали уже хрестоматийными. У многих гидробионтов отмечены колебания плодовитости, связанные с изменениями гидрологических параметров [Иванков, 2001]. К сожалению, применительно к камчатскому крабу такими данными мы пока не располагаем.

Заключение

Результаты исследований 1995–2002 гг. показывают, что средние значения индивидуальной абсолютной плодовитости самок камчатского краба в губе Ура были подвержены значительным межгодовым колебаниям. На протяжении последних 6 лет наблюдалось устойчивое снижение ИАП, главной причиной которого являлось омоложение нерестового стада.

В числе других возможных причин снижения плодовитости камчатского краба следует отметить влияние экспериментального промысла (изъятие крупных самцов, повреждение самок и их кладок при промысловых операциях), а также браконьерского лова.

Факторами, оказывающими влияние на плодовитость камчатского краба, являются воздействие паразитических и прочих организмов, контактирующих с кладкой икры, а также эпизоотии, с которыми, по предварительным данным, связаны отмеченные случаи разрушения кладок икры.

Автор считает своим долгом выразить благодарность С.В. Долгову, А.В. Шацкому, С.М. Русяеву, Н.Н. Тростянскому, М.В. Ушаковой – сотрудникам ПИНРО, принимавшим участие в сборе и обработке материалов. Особая признательность – Т.А. Карасевой, любезно согласившейся взять на себя труд по идентификации микроорганизмов в пробах икры, а также А.Ю. Лысому и А.М. Сенникову за помощь, оказанную автору при подготовке рукописи.

Литература

- Бакай Ю.И.** 2003. Паразитологические исследования камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 203–218.
- Бакай Ю.И., Кузьмин С.А.** 1997. Предварительные результаты паразитологических исследований камчатского краба в Баренцевом море // Нетрадиционные объекты морского промысла и перспективы их использования: Тезисы докладов научно-практической конференции. Мурманск. С. 10–11.
- Баканев С.В.** 2003. Плодовитость и некоторые другие репродуктивные параметры камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 78–88.
- Баканев С.В., Герасимова О.В., Матюков Д.В.** 1997. Основные репродуктивные параметры баренцевоморской популяции камчатского краба *Paralithodes camtschatica* // Исследования промысловых беспозвоночных в Баренцевом море: Сборник научных трудов ПИНРО. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 5–14.
- Беренбойм Б.И.** 2003. Миграции и расселение камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 65–69.
- Герасимова О.В., Кузьмин С.А., Оганесян С.А.** 1996. Исследования камчатского краба в Баренцевом море // Рыбное хозяйство. № 2. С. 34–36.
- Иванков В.Н.** 2001. Репродуктивная биология рыб. – Владивосток: Изд-во Дальневосточного университета. 224 с.
- Клитин А.К.** 1996. Камчатский краб шельфовой зоны о. Сахалин (Литературный обзор, история промысла, пространственная и функциональная структура популяций) // Вестник Сахалинского музея. Южно-Сахалинск. № 3. С. 324–342.
- Клитин А.К.** 2002. Распределение, биология и функциональная структура ареала камчатского краба в водах Сахалина и Курильских островов: Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО. 25 с.
- Клитин А.К.** 2003. Об изменении плодовитости камчатского краба у западного побережья Сахалина // Роль климата и промысла в изменении структуры зообентоса шельфа: Тезисы докладов международного семинара. Мурманск. С. 42–44.
- Клитин А.К., Низяев С.А.** 1999. Особенности распространения и жизненной стратегии некоторых промысловых видов дальневосточных крабоидов в районе Курильских островов // Биология моря. Т. 25. № 3. С. 221–228.
- Кузнецов В.В.** 1964. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей. М.-Л.: Наука. 242 с.
- Кузьмин С.А., Гудимова Е.Н.** 2002. Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспектива промысла. Аппатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН. 236 с.
- Лаврентьев М.М.** 1969. Численность самок камчатского краба у западного побережья Камчатки // Труды ВНИРО. Т. 65. С. 378–381.

- Левин В. С.** 2001. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*. Биология, промысел, воспроизводство. С-Пб.: Ижица. 198 с.
- Матюшкин В.Б.** 2003 а. Сезонные миграции камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 70–78.
- Матюшкин В.Б.** 2003 б. Особенности размножения камчатского краба в фьордовых водах Западного Мурмана // Камчатский краб в Баренцевом море. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 88–100.
- Пинчуков М.А., Беренбойм Б.И.** 2003. Динамика состояния запаса и меры регулирования промысла камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 222–232.
- Пинчуков М.А., Павлов В.А., Жак Ю.Е.** 2003. Приловы камчатского краба при траловом промысле рыбы в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 246–253.
- Родин В.Е.** 1985. Пространственная и функциональная структура популяции камчатского краба // Известия ТИНРО. Вып. 110. С. 86–97.
- Родин В.Е., Лаврентьев М.М.** 1974. К изучению воспроизводства камчатского краба у Западной Камчатки // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Тезисы докладов. Л.: Наука. С. 65–66.
- Родин В.Е., Мясоєдов В.И.** 1982. Биологическая характеристика популяции камчатского краба *Paralithodes camtschatica* (Til.) в северо-западной части Охотского моря // Известия ТИНРО. Вып. 106. С. 3–10.
- Руководство** по изучению десятиногих ракообразных *Decapoda* дальневосточных морей. 1979. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 60 с.
- Эттейн В.М., Утевский С.Ю.** 1996. Географическое распространение и хозяева пиявок рода *Notostomum* (Hirudinea, Piscicolidae) // Вестник зоологии. № 3. С. 26–31.
- Nizyaev S.A., Fedoseev V.Y.** 1989. Disorders of the reproductive cycle in crab females of the genus *Paralithodes* // Proc. of the Intern. Symp. on King and Tanner Crabs: Univ. Alaska Sea Grant Rep. Rep. № 90-04. P. 91–94.
- Otto R.S., Macintosh R.A., Gummiskey P.A.** 1989. Fecundity and other reproductive parameters of female red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in Bristol Bay and Norton Sound, Alaska // Proc. of the Intern. Symp. on King and Tanner Crabs: Univ. Alaska Sea Grant Rep. Rep. № 90-04. P. 65-90.
- Paul A.J.** 1992. A review of size at maturity in male tanner (*Chionoecetes bairdi*) and king (*Paralithodes camtschaticus*) crabs and the methods used to determine maturity // Amer. Zool. V. 32. P. 534–540.
- Paul J.M., Paul A.J.** 1990. Breeding success of sublegal size male red king crab, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius, 1815) (Decapoda, Lithodidae) // J. Shellfish Res. V. 9. P. 29–32.
- Powell G.C., Nickerson R.B.** 1965. Reproduction of king crabs *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // J. Fish. Res. Bd. Canada. 22 (1). P. 101–111.