

УДК 595.384.2(574.3)

О РОЛИ ПОДВОДНОГО РЕЛЬЕФА В ФОРМИРОВАНИИ
ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОСЕЛЕНИЙ РАВНОШИПОГО
КРАБА (*LITHODES AEQUISPINUS*) В ОХОТСКОМ МОРЕ

А.К. Клитин, Л.А. Живоглядова (СахНИРО)

ON THE ROLE OF THE UNDERWATER RELIEF IN FORMATION
OF SPATIAL STRUCTURE OF GOLDEN KING CRAB
(*LITHODES AEQUISPINUS*) SETTLEMENTS IN THE SEA OF OKHOTSK

A.K. Klitin A. K., L.A. Zhivogljadova (SakhNIRO)

The paper analyzes the influence of bottom relief on distribution of golden king crab (*Lithodes aequispinus*) in the Sea of Okhotsk. Six relatively isolated areas of this species distribution were identified within the Sea of Okhotsk on the basis of geomorphologic data. Distribution of adolescent crabs, which form patches in different and widely separated areas of the sea indicates for the existence of several sites of reproduction of this species in the Sea of Okhotsk. Position of these sites agrees well with the division of golden king crab distribution range on the geomorphologic data. On the flat bathial bottom areas crabs distributed rather uniformly, their abundance is gradually decreasing towards periphery of these areas. Rocky bottom creates obstacles in crab migration and distribution. In the Southern Kuril Islands the golden king crab showed low level of migratory activity. In the Northern Kuril Islands the crab is more active, its migrations in this area may comprise 1.5 miles per day.

Равношипый краб (*Lithodes aequispinus*) — один из наиболее широко распространенных и многочисленных видов дальневосточных крабоидов Охотского моря. Его промысел был начат японскими судами на банке Кашеварова в 1968 г. [Михайлов, Овсянников, 1984; Живоглядова, 2004], российскими судами на Южных Курильских островах — в 1991 г., на Северных Курильских островах — в 1992 г. Некоторую проблему представляет внутривидовая дифференциация равношипного краба Охотского моря, не вполне ясны факторы, ответственные за формирование пространственной структуры его популяций. Об особенностях распространения этого вида судят по уловам ловушек или трала. Непосредственные наблюдения за его распределением из подводного аппарата или с помощью подводного телевидения недоступны в связи с большими глубинами обитания и дороговизной данных методов. О подводном рельефе батиаля судят по морским картам, которые весьма приблизительно характеризуют различные элементы подводной геоморфологии.

Появление «Карты неотектоники Охотского моря» [Ильев и др., 2002; Семакин, Кочергин, 2004], на которой показаны тектонические движения и созданные ими структурные формы, непосредственно выраженные в современном рельефе суши и морского дна, позволило более подробно рассмотреть роль подвод-

ного рельефа в формировании пространственной структуры равношипого краба у берегов Курильской гряды и в районе банки Капешарова, западной Камчатки и восточного Сахалина. В настоящее время эти вопросы частично рассмотрены только в одной небольшой работе [Клитин, Живоглядова, 2006].

Основная цель данной работы — изучение пространственной структуры равношипого краба Охотского моря и его внутривидовая дифференциация на основе геоморфологических данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

С целью изучения роли подводного рельефа в формировании пространственной структуры и изоляции отдельных группировок равношипого краба на «Карте неотектоники Охотского моря» (рис. 1) были наложены распределения плотностей и уловов этого вида, полученные в результате исследований СахНИРО в районе Курильских островов, банки Капешарова и Восточного Сахалина (ловупечные съемки 1992–2004 гг.) и ТИНРО-центра (траловые съемки 1989 и 1997 гг.). При этом использованы данные по уловам 277 тралений в 1989 г., 613 тралений в 1997 г. (рис. 2) и 5776 ловупечных станций. Из них в районе банки Капешарова было выполнено 688 ловупечных станций (рис. 3), у восточного побережья Сахалина — 518, у Курильских островов — 4570. При контрольном лове равношипого краба применяли американские крабовые ловушки, имеющие форму четырехгранной усеченной пирамиды с основаниями 173 и 132 см.

Помимо этого, мы использовали опубликованные данные по распределению равношипого краба у западной Камчатки [Слизкин, Сафонов, 2000], в северной части Охотского моря [Низяев, 1992; Михайлов и др., 2003] и Курильских островов [Клитин, Низяев, 1999; Низяев, Клитин, 2002; Низяев, 2005]. Для работы использовали также «Протоколы погружений подводного аппарата ТИНРО-26» [1990] у побережья Курильских островов. О степени непреодолимости преград, к которым относили флексуры с большим уклоном, подводные каньоны и желоба, судили по характеру распределения равношипого краба. Его отсутствие в данных районах и низкие плотности распределения вблизи них, выявленные в процессе двух и более съемок, считали следствием неблагоприятных условий существования или наличия непреодолимых преград. Безусловно, полученные данные лишь косвенно свидетельствуют о полной или частичной (не исключается перенос личинок) изоляции выделяемых группировок камчатского краба, окончательное определение их популяционного статуса требует привлечения большого массива биологических данных.

В отчете использованы следующие геологические термины:

Флексура — тектоническая структура с более крутым залеганием слоев горных пород на фоне единой моноклинали, ступенчатый изгиб горизонтально залегающих отложений.

Грабен — вытянутая, относительно пониженная часть земной коры или блок, ограниченный разломами вдоль его длинных сторон.

Уступ — крутой обрыв, разделяющий поверхности, расположенные на разной высоте.

Прогиб — общий термин для обозначения отрицательных линейных структур.

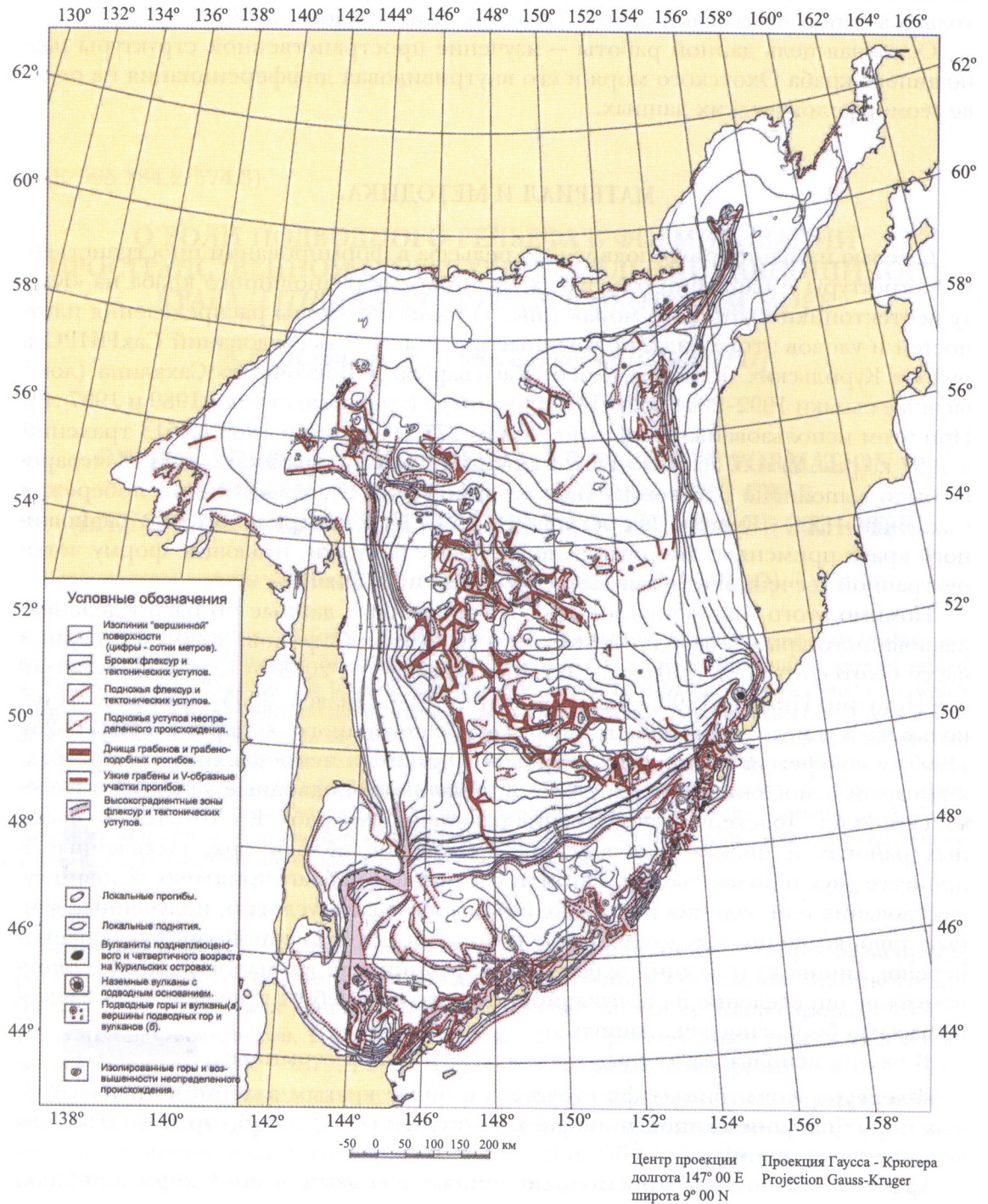


Рис. 1. Карта неотектоники Охотского моря (По Семакин, Кочергин, 2004)

Figure 1. The map of neotectonics of the sea of Okhotsk (On Semakin, Kochergin, 2004)

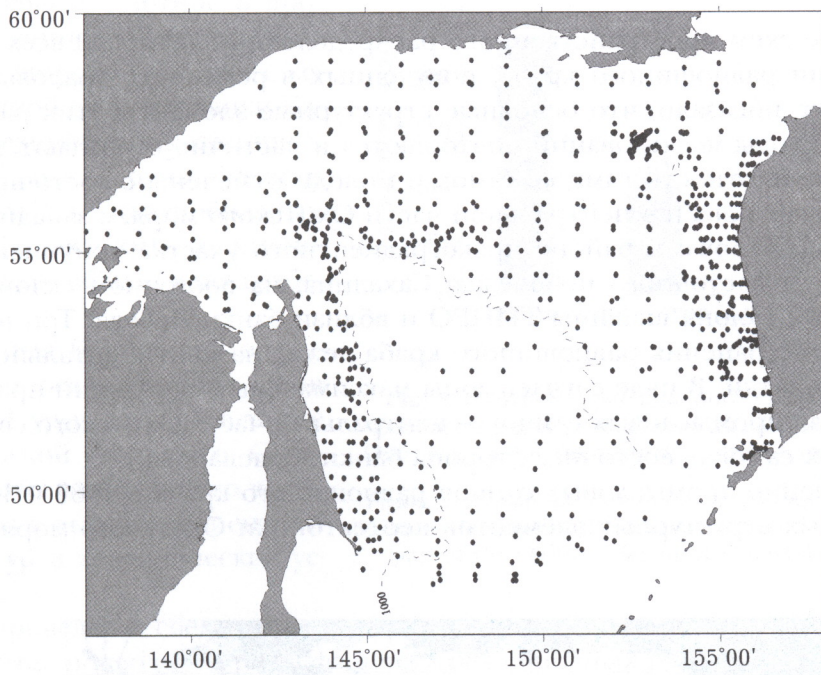


Рис. 2. Схема траловых станций, выполненных в северной части Охотского моря в 1989 и 1997 г.

Figure 2. The scheme of the trawling stations carried out in the northern part of the Okhotsk Sea in 1989 and 1997

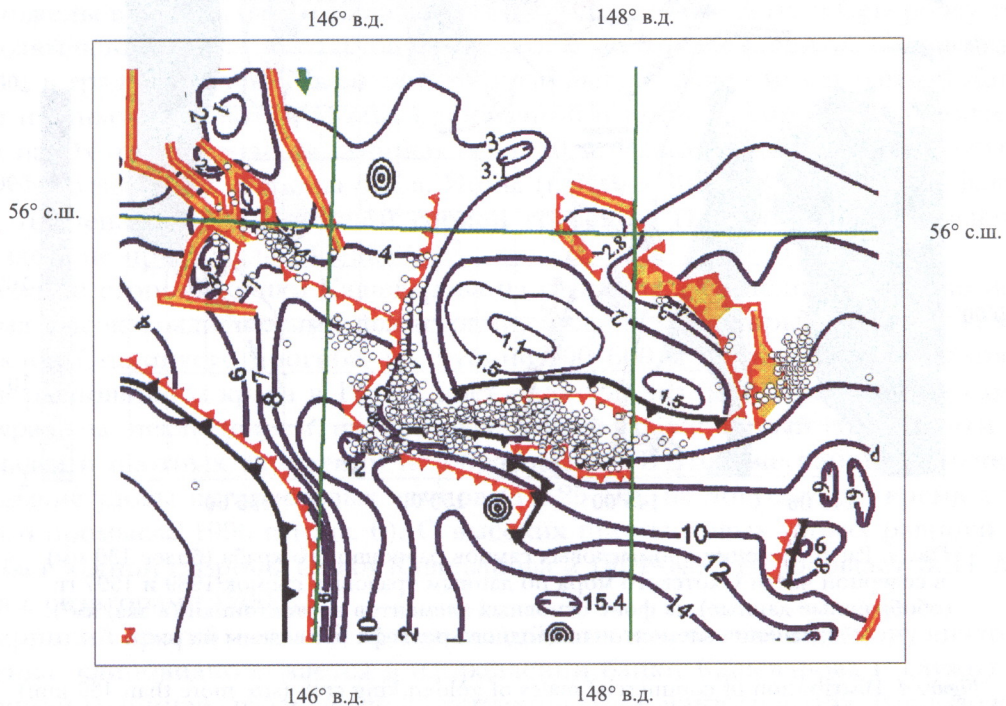


Рис. 3. Схема ловушечных станций, выполненных у банки Кашеварова в 1994–1996 гг. на фоне «Карты неотектоники...». Обозначения элементов рельефа приведены на рис. 1

Figure 3. The scheme of the trap stations carried out near the bank of Kashevarov in 1994–1996 on the background of «The maps of neotectonics...». Designations of the elements of the relief are shown in Fig. 1

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение схем пространственного распределения плотности всех функциональных групп равношипного краба, полученных в результате траловых съемок 1989 и 1997 гг. показало, что основные структурные элементы этих распределений в разные годы исследований повторяются и частично совпадают. При этом максимальные плотности самцов, самок и молоди отмечены с восточной стороны банки Кашеварова и в центральной части Охотского моря; с западной стороны банки Кашеварова; в районе низкоградиентного участка континентального склона у северо-восточного побережья Сахалина; на восточном склоне желоба Лебеда; южном склоне впадины ТИНРО и вблизи банки Лебеда. Три последних района распространения равношипного краба лежат на континентальном склоне Западной Камчатки. В ряде случаев зоны максимальных скоплений практически совпадали (для промысловых самцов – центральная часть Охотского свода и для половозрелых самок – восточная сторона банки Кашеварова).

Распределение промысловых самцов равношипного краба в 1989 и 1997 гг. на фоне основных структурных элементов неотектоники Охотского моря приведено на рис. 4.

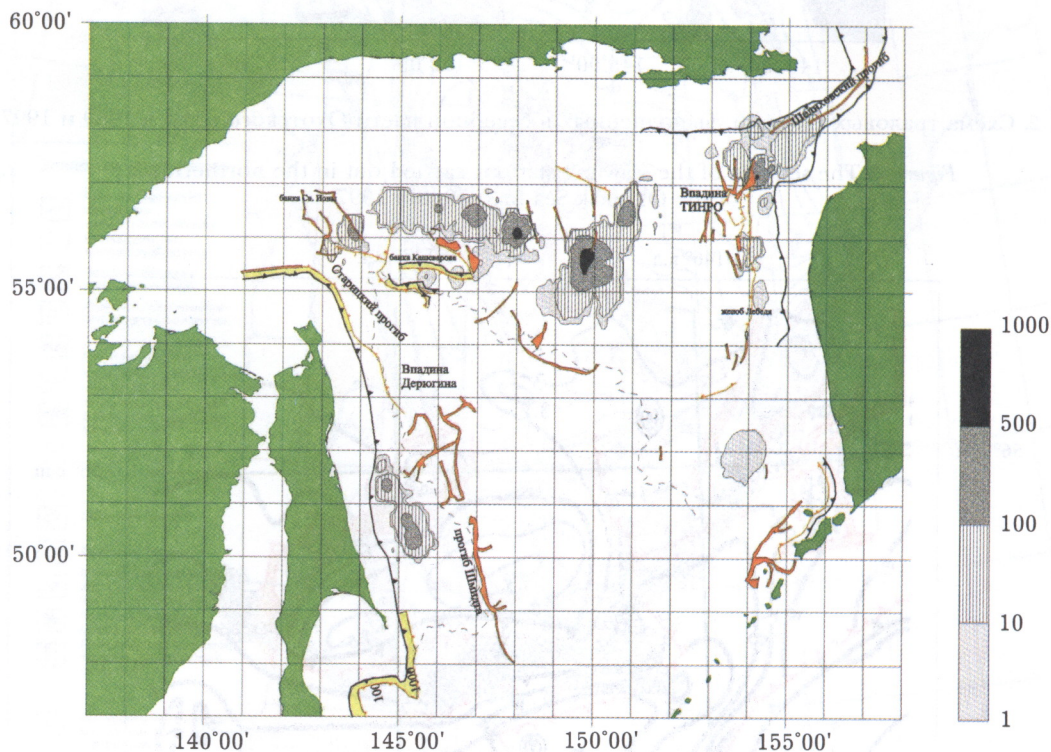


Рис. 4. Распределение промысловых самцов равношипного краба (более 130 мм) в северной части Охотского моря по данным траловых съемок 1989 и 1997 гг. (обобщенные данные) на фоне основных элементов неотектоники (в экз/км²). Обозначения элементов подводного рельефа приведены на рис. 1

Figure 4. Distribution of commercial males of golden king crab (size more than 130 mm) in the northern part of the Okhotsk Sea on the trawl stations data in 1989 and 1997 (the generalized data) on the background of basic elements of neotectonics (in sp/km²). Designations of the elements of the underwater relief are shown in Fig. 1

В период траловой съемки 1989 г., охватившей весь охотоморский ареал равношипного краба за исключением Курильских островов, 67,5% всех станций с уловами промысловых самцов были расположены на пологих платообразных участках, 25% – на склонах флексур и тектонических уступов, 2,5% – в грабене и 5% –

на пологих участках вблизи грабенов. Наибольшая плотность промысловых самцов (240 экз/км²) отмечена в широком грабене с северо-восточной стороны банки Кашеварова (единственная станция), меньшая — на склонах флексур (105 экз/км²) и платообразных участках (75 экз/км²), наименьшая — на плато вблизи края грабена (рис. 5).

На Южных Курильских островах (охотоморская сторона о-вов Кунашир, Итуруп и Уруп), а также с охотоморской стороны о. Симушир все уловы равношипного краба приурочены к высокоградиентной зоне флексур и тектонических уступов.

Ниже приведены сведения о распределении равношипного краба на различных элементах подводного рельефа в четырех основных районах его промысла в Охотском море.

Банка Кашеварова и Охотский свод

В северной части Охотского моря основные скопления равношипного краба расположены в районе банки Кашеварова и Охотского свода (или Северо-восточной возвышенности) — базальтового плато к востоку от банки Кашеварова. В 1989 г. в траловых уловах равношипный краб был встречен между банкой Кашеварова и банкой о. Святого Ионы, с восточной и южной сторон банки Кашеварова и на Охотском своде на глубинах 300–830 м. Помимо этого, он был обнаружен и с юго-западной стороны о. Св. Ионы (глубина 308–508 м), которая фактически отделена от юго-восточной серией грабенов. Плотность распределения краба здесь не превышала 13,3 экз/км².

С южной стороны банки Кашеварова на относительно пологом участке между двумя высокоградиентными флексурами, нижняя из которых образует северный склон Старицкого прогиба, на глубине 400–600 м плотность промысловых самцов равношипного краба в 1989 г. достигала 453 экз/км². При этом на самих флексурах, за исключением их краевых частей, равношипный краб почти не встречался и плотных скоплений не образовывал. В этом же районе отмечены наибольшие уловы промысловых самцов (18–25 экз. на ловушку) во время ловушечного промысла 1996 г. (рис. 6). О высоких промысловых уловах равношипного краба с южной стороны банки Кашеварова в 1994–1998 гг. сообщает В. И. Михайлов с соавторами [2003].

Старицкий прогиб — желоб, понижающийся на юго-восток в сторону впадины Дерюгина, клиновидно сужается в направлении банки Кашеварова и служит естественной границей, разделяющей скопления равношипного краба, расположенные к западу и северу от него. С запада и северо-востока он ограничен флексурами и тектоническими уступами. Его более пологое продолжение на север между банками Кашеварова и Святого Ионы заселено равношипным крабом.

С северо-востока банку Кашеварова также опоясывают несколько грабеноподобных прогибов по крайней мере два наиболее широких из них (ширина до 16 км) также заселены равношипным крабом. Так относительно высокая плотность самцов (240 экз/км²) и максимальная плотность самок (1387 экз/км²)



Рис. 5. Плотность равношипного краба на разных элементах рельефа морского дна в северной части Охотского моря по данным траловой съемки 1989 г.

Figure 5. Density of settlements of golden king crab on different elements of the sea-bottom relief in the northern part of the Okhotsk Sea on the trawl data in 1989

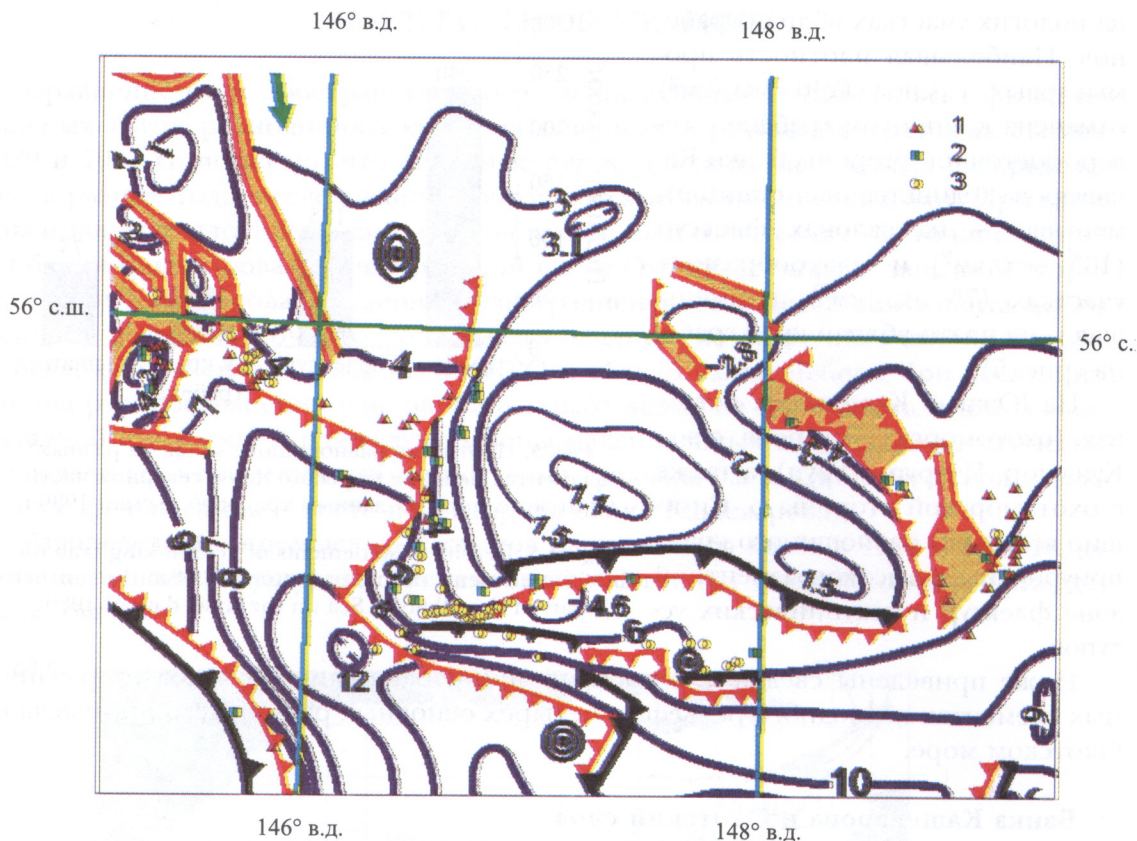


Рис. 6. Станции с высокими уловами равношипого краба в районе банки Кашеварова в 1994–1996 гг. на фоне «Карты неотектоники...»: 1 – половозрелые самки (уловы более 40 экз./лов); 2 – молодь с шириной карапакса менее 80 мм (уловы более 15 экз./лов); 3 – промысловые самцы (уловы более 23 экз./лов).
Обозначения элементов подводного рельефа приведены на рис. 1

Figure 6. Stations with high catches of the golden king crab in the bank of Kashevarov area in 1994–1996 on the background of «The maps of neotectonics ...»: 1 – mature females (catch more than 40 sp. on pot); 2 – juvenil crabs with a width of carapacs less than 80 mm (catch more than 15 sp. on pot); 3 – commercial males (catch more than 23 sp. on pot).
Designations of the elements of the underwater relief are shown in Fig. 1

в 1989 г. были получены в расширенной части грабена с восточной стороны банки Кашеварова (55°34' с.ш. 146°52' в.д.) на глубине 445 м. Одно из промысловых скоплений равношипого краба, приведенное в монографии В. И. Михайлова с соавторами для 1994 и 1996 гг. [Михайлов и др., 2003; рис. 5, А], совпадает с расположением следующего широкого грабена, расположенного к северо-западу от предыдущего.

Таким образом, с восточной и южной стороны банки Кашеварова отсутствуют глобальные препятствия для миграций равношипого краба, а центры скоплений нередко расположены у подножия флексур, вблизи грабенов, грабеноподобных прогибов или подводных возвышенностей. К северу от банки Кашеварова видимых препятствий для миграций равношипого краба также нет, однако они возможны только на глубинах менее 240 м. Одновременно Старицкий прогиб и продолжающий его севернее узкий грабен отделяют скопления равношипого краба на склонах банки Кашеварова от его скоплений вблизи о. Св. Ионы. По-видимому, граница между ними проходит по бровке северо-восточного уступа Старицкого прогиба и далее приблизительно по 144° в.д.

В свою очередь высокоградиентная зона флексур, опоясывающая северный шельф о.Сахалин, Старицкий прогиб и впадина Дерюгина отделяют равношипого краба банки Кашеварова от восточно-сахалинской популяции.

Охотский свод представляет обширную платообразную слабонаклонную структуру треугольной формы, расположенную между впадинами ТИПРО и Дерюгина и медленно понижающуюся в юго-восточном направлении. Угол наклона плато вдоль длинной оси — всего 0.0015° , в других местах он не превышает 0.35° . Важной геоморфологической особенностью района является отсутствие преград, препятствующих миграциям равношипного краба с южной и восточной сторон банки Кашеварова в пределы Охотского свода.

Все обширное пространство Охотского свода на глубинах от 300 до 620 м заселено равношипным крабом. В центре плато ($55^\circ 30'$ с.ш. $149^\circ 58'$ в.д.) на глубине 302 м была получена наиболее высокая плотность промысловых самцов (613 экз/км^2) за все время съемки 1989 г. Плотность самок в этом районе была несколько ниже, чем самцов и не превышала 373 экз/км^2 .

Западная Камчатка

Батияль западной Камчатки между 54° и 56° с.ш. представлена относительно низкоградиентными участками флексур, постепенно понижающимися в направлении грабеноподобных прогибов (желоба Лебеда, Шелиховский) и расположенной между ними впадины ТИПРО. Севернее, вплоть до глубины 170 м, их продолжает Пенжинский прогиб. В интервале 300–600 м средний уклон флексур нигде не превышает $2,5^\circ$, однако серии подводных валов на склоне подводного цоколя Камчатки не только существенно осложняют подводный мезорельеф, но и значительно увеличивают уклон дна на локальных участках.

У западного побережья Камчатки равношипный краб встречался преимущественно на наиболее крутом участке континентального склона, вытянутом в меридиональном направлении, в пределах координат $54\text{--}57^\circ$ с.ш. В 1989 г. равношипный краб встречался на восточном борту желоба Лебеда и впадины ТИПРО на глубинах 288–560 м и в южной части района вблизи банки Лебеда на глубине 410–495 м. Небольшое скопление крабов обнаружено на северном борту впадины ТИПРО на глубине 560 м. Максимальная плотность (173 и 106 экз/км^2) отмечена на юге восточного склона желоба Лебеда (54° с.ш.) на глубине 288 м и на юго-восточном склоне впадины ТИПРО (56° с.ш.) на глубине 400 м. Все скопления равношипного краба разделены зоной с нулевыми уловами.

В 1997 г. наибольшая плотность промысловых самцов (254 экз/км^2) была получена в южной части западнокамчатского склона на глубине 202 м. Распространение равношипного краба в северной и центральной частях западнокамчатского склона, как и в 1989 г., было ограничено впадиной ТИПРО и желобом Лебеда. Проникновение равношипного краба на южную часть западнокамчатского склона (южнее 54° с.ш.) со стороны Охотского свода ничем не ограничено, и в 1997 г. наблюдалось фактически непрерывное распространение его промысловых самцов от банки Кашеварова до банки Лебеда на континентальном склоне западной Камчатки.

В 1989 и 1997 гг. в самом желобе равношипный краб обнаружен не был, хотя по его восточному борту встречался соответственно до глубины 530 и 580 м. Об отсутствии равношипного краба в глубоководных желобах у западного побережья Камчатки сообщают А. Г. Слизкин и С. Г. Сафронов [2000], по в качестве предельной глубины его распространения они указывают 850 м. Таким образом, у берегов западной Камчатки распространение и миграции равношипного краба на восток ограничены бровкой континентального уступа, а на запад — глубоководным желобом Лебеда и осложненной аналогичными узкими грабеноподобными желобами и тектоническими уступами впадиной ТИПРО. Южнее 54° с.ш., где континентальный склон выполаживается до $0,2^\circ$, равношипный краб встречается вблизи банки Лебеда, но там он немногочислен.

Восточный Сахалин

В 1989 и 1997 гг. у северо-восточного Сахалина равношипый краб встречался от $49^{\circ}26'$ с.ш. до $53^{\circ}31'$ с.ш. на относительно широком и малоградиентном участке континентального склона (глубины 300–609 м). Плотность распределения промысловых самцов не превышала 27 экз/км², самок – 93 экз/км². Распространение самок в 1989 г. вдоль восточного побережья Сахалина на север было прослежено и на более крутом участке материкового склона до 54° с.ш. (глубина 300–604 м), где их плотность не превышала 40 экз/км².

Возле Сахалина промысловые скопления равношипого краба обнаружены только на континентальном склоне его северо-восточного побережья на глубинах 200–800 м, хотя молодь этого вида встречена и юго-восточнее мыса Терпения (рис. 7).

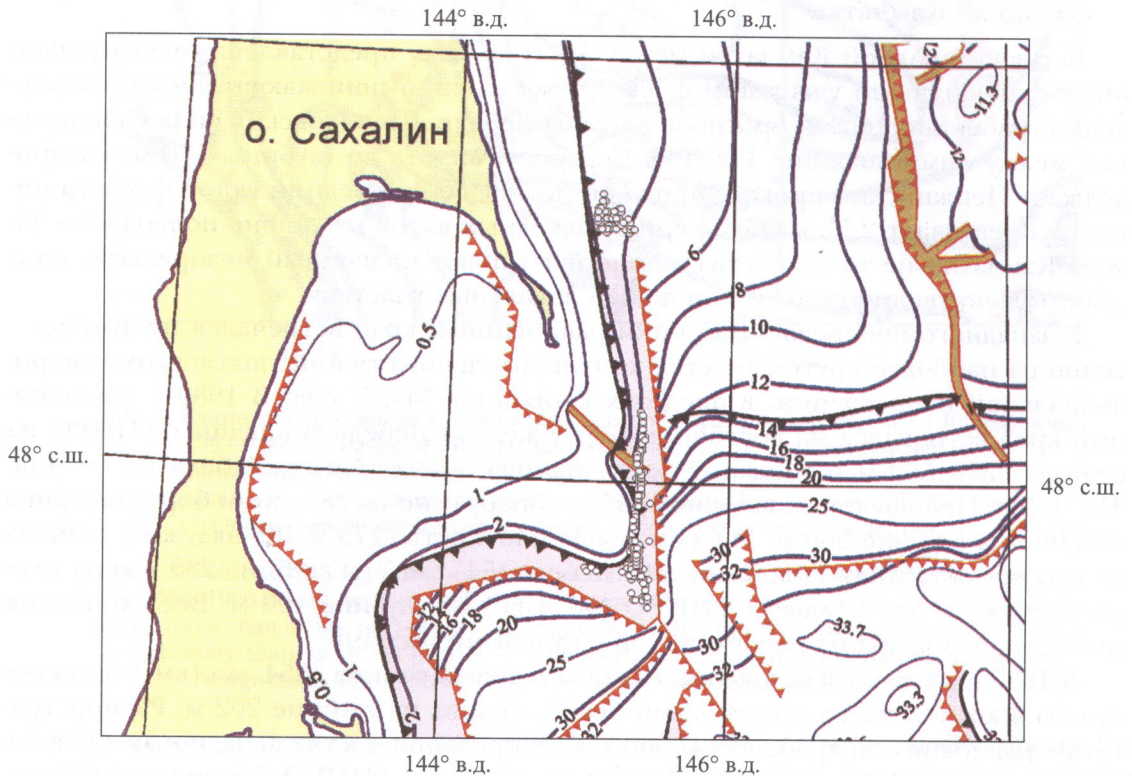


Рис. 7. Ловушечные станции с уловами равношипого краба у восточного побережья Сахалина в 2000 г. на фоне «Карты неотектоники...». Обозначения элементов подводного рельефа приведены на рис. 1

Figure 7. Pot stations with catches of golden king crab near the eastern coast of Sakhalin in 2000 on the background of «The maps of neotectonics...». Designations of the elements of the underwater relief are shown in Fig. 1

На востоке и северо-востоке миграции равношипого краба восточно-сахалинской популяции ограничены большими глубинами впадины Дерюгина, а к северу от 54° с.ш. – высокоградиентной зоной флексур и тектонических уступов, охватывающей полуостров Шмидта дугой с севера и востока. Последнюю иногда вместе со Старицким прогибом выделяют в желоб Святого Ионы [Емельянова, 2004]. Указанное обстоятельство существенно ограничивает, хотя абсолютно и не исключает взаимосвязь между популяциями равношипого краба восточного Сахалина и банки Кашеварова. Тем не менее, миграционные потоки между ними не могут быть значительными, поэтому их следует рассматривать как независи-

мые популяции. На «Карте неотектоники Охотского моря» видимые препятствия для миграций равношипного краба на батиали восточного Сахалина отсутствуют.

Курильские острова

У южных Курильских островов равношипный краб распространен с охотоморской стороны о-вов Итуруп, Уруп и северной части о. Кунашир, но в промысловых количествах встречен только у юго-западной части о. Итуруп. Весной 1993 г. в районе южных Курильских островов равношипный краб концентрировался на обоих склонах юго-западной, наименее глубокой, части грабена (V-образном участке прогиба), берущего начало в проливе Екатерины и идущего на северо-восток вдоль юго-западного подножия подводных тектонических уступов о.Итуруп. Однако в заполненной илистыми осадками придонной части грабена равношипный краб отсутствовал. Высокие уловы крабов нередко получали у подножия флексур и тектонических уступов, а также на склонах двух подводных вулканов, расположенных с охотоморской стороны о. Итуруп. Последние изолированы от остальной батиали не только участками с большими глубинами, но и тектоническими уступами (рис. 8).

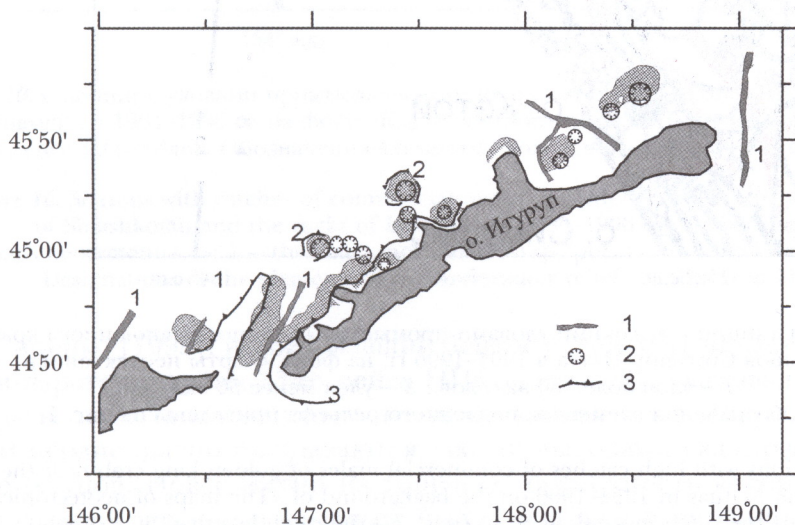


Рис. 8. Распределение равношипного краба у о. Итуруп в 1993 г.:
1 – узкие грабены, 2 – подводные вулканы, 3 – бровка флексур и тектонических уступов

Figure 8. Distribution of golden king crab near the island of Iturup in 1993:
1 – narrow grabens, 2 – underwater volcanos, 3 – edge flexures and tectonic ledges

Серьезное препятствие для миграций равношипного, камчатского и синего краба представляет подводный склон голоценового вулкана Атсонопури в южной части о. Итуруп, средняя крутизна склона которого составляет 31, а поверхность осложнена лавовыми потоками и трещинами [Клитин, Низяев, 1999]. Этот вулкан возник после последней трансгрессии моря, перекрыв своими отложениями уже возникшую к тому времени узкую полосу шельфа и континентальный склон о. Итуруп [Горшков, 1967].

Сложное строение имеет рельеф подводного склона залива Простор. В его пределах расположено шесть подводных вулканов. Верхняя граница островного склона (бровка шельфа) проходит здесь на глубине 135 м. Поперечный профиль склона осложнен ступенями: пологие ступени чередуются с крутыми уступами. Уклон склона варьирует от 10° до 32°, достигая на наиболее крутых уступах (эскарпах) 45° [Вольнев, Гладышев, 1990]. Два разветвленных, сходящихся на глубине ниже 1000 м «русла» подводных каньонов делят залив Простор на три нерав-

ные части. В мае – июне 1993 г. равношипый краб встречался преимущественно на крутых склонах подводных каньонов и на склонах плосковершинных подводных вулканов (так называемых островодужных гайотов) в северо-восточной части залива.

С океанской стороны о. Симушир равношипый краб встречается преимущественно на крутых (4–10° и более) сложнорасчлененных склонах подводных складчато-глыбовых хребтов и вулканических массивов (рис. 9).

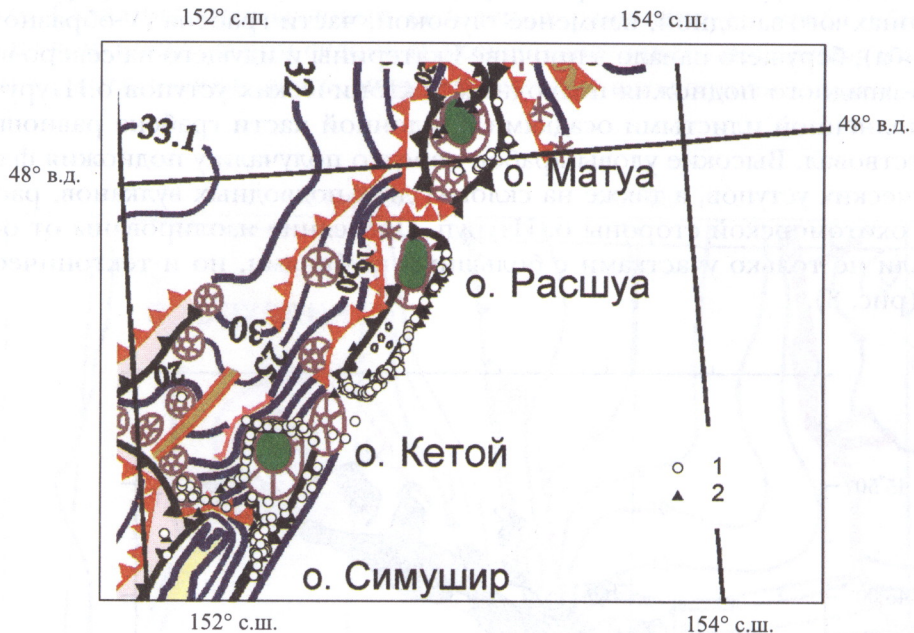


Рис. 9. Станции с высокими уловами промысловых самцов равношипого краба у островов Симушир-Матуа в 1994–1996 гг. на фоне «Карты неотектоники...»: 1 – улов более 50 экз./лов., 2 – улов менее 50 экз./лов. Обозначения элементов подводного рельефа приведены на рис. 1

Figure 9. Stations with high catches of commercial males of golden king crab near the islands of Simushir-Matua in 1994–1996 on the background of «The maps of neotectonics...»: 1 – the catch more than 50 sp/pot, 2 – the catch less than 50 sp/pot. Designations of the elements of the underwater relief are shown in fig. 1

С обеих сторон их пересекают тальвеги подводных каньонов и ложбин. Пограничное положение Курильской гряды в зоне перехода от Азиатского континента к ложу океана обусловило высокую контрастность и сложность подводного рельефа в этом районе [Вольнев, Сваричевская, 1989]. Только с океанской стороны о. Симушир прослеживаются три разветвленных долины. Более высокие уловы встречены на крутых подводных склонах с океанской и охотоморской сторон северо-восточной части острова [Низяев, 2005]. Оба скопления с двух сторон ограничены тальвегами подводных каньонов. Одно из наиболее плотных скоплений равношипого краба в средней части Курильской гряды (улов до 55 экз. на американскую ловушку) расположено на подводном склоне с стороны о. Кетой между двумя дендритоподобными тальвегами (ответвлениями) одного подводного каньона. Фактически подобными каньонами и ложбинами окружен весь о. Кетой, но в районе проливов Дианы и Рикорда их тальвеги в значительной степени выровнены в результате субаквальной эрозии.

В северной части гряды основные скопления равношипого краба сосредоточены на склонах двух подводных вулканов к юго-западу от о. Шиашкотан, вершина одного из которых образует скалы Ловушки (рис. 10).

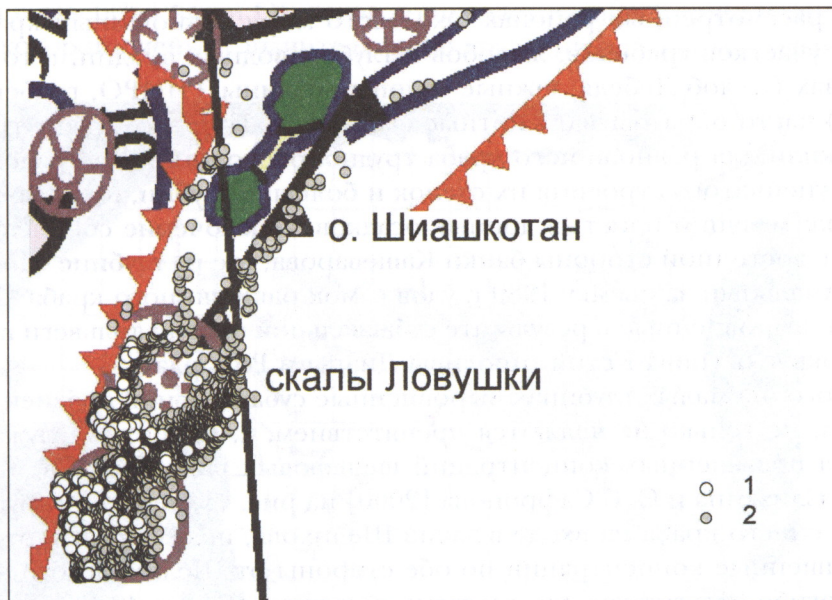


Рис. 10. Станции с уловами промысловых самцов равношипого краба у о. Шиашкотан и скал Ловушки в 1994–1996 гг. на фоне «Карты неотектоники...»: 1 – улов более 50 экз./лов., 2 – улов менее 50 экз./лов. Обозначения элементов подводного рельефа приведены на рис. 1

Figure 10. Stations with catches of commercial males of golden king crab near the islands of Shiashkotan and the rocks of Lovushki in 1994–1996 on the background of «The maps neotectonics...»: 1 – the catch more than 50 sp/pot, 2 – the catch less than 50 sp/pot. Designations of the elements of the underwater relief are shown in Fig. 1.

Б.И. Сиренко [1993], исследовавший бентос батиаля этой части гряды на подводном аппарате во время 33-го рейса НПС «Одиссей», указывал на то, что крутые террасы на южных и юго-восточных склонах скал Ловушки на глубинах 380–800 м неоднократно прерываются узкими выходами скал, располагающимися в виде уступов. Повсеместно на террасах, поверхность которых покрыта заиленным гравием, песком и камнями, был обнаружен равношипый краб. Подобное ступенчатое строение батиаля в существенной мере ограничивает миграции равношипого краба одной из наиболее многочисленных его курильских популяций.

Подводный склон о. Шиашкотан отделен от расположенного в 50 км к юго-востоку от него обширного подводного плато (хребет Витязя) тектоническим уступом на северо-востоке и зоной с глубинами более 1000 м на юго-востоке. Минимальная глубина в этом районе 78 м, поверхность банки занята богатейшим биоценозом, в котором доминируют ветвистые мшанки, разнообразные губки, гидрокораллы, актинии *Actinostola callosa*, гидроиды *Paragorgia arborea*, *Plumarella longispina* и *Anthomastus vylovi*. Удельная биомасса бентоса в этом районе достигает 1000 г/м² [Сиренко, 1993]. В 2007 г. на склоне хребта Витязя была обнаружена виноградная креветка *Pandalopsis coccinata*. На южном и юго-западном склонах хребта Витязя у края подводного плато на песчано-гравийных и каменистых грунтах встречается равношипый краб. Наибольшая плотность его распределения отмечена на верхней бровке островного склона на глубинах 111–185 м в районах с сильным придонным течением (48°00'–48°05' с.ш. и 48°15'–48°20' с.ш.). Уловы равношипого краба в этом районе достигали 22–39 экз. на одну американскую ловушку [Клинтин, 1993].

Аналогичная ситуация имеет место и на участке между островами Маканруши и Экарма, где равношипый краб также встречается на склонах подводных вулканов, нередко разделенных между собой тектоническими уступами, а средняя кру-

тизна в верхней части островного склона достигает 22° [Клитин, Низяев, 1999].

Во всех рассмотренных районах Охотского моря равношипый краб избегал придонных участков грабен, желобов и глубоководных впадин, в то же время на их склонах (желоб Лебеда, южные склоны впадины ТИПРО, грабен пролива Екатерины) часто образовывал плотные скопления. При этом узкие грабены зачастую служили для равношипного краба труднопреодолимой преградой не только в силу ступенчатого строения их стенок и больших глубин, но и, по-видимому, как места аккумуляции илистых донных осадков. Исключение составляют широкий грабен с восточной стороны банки Кашеварова, где на глубине 445 м был получен максимальный за съемку 1989 г. улов самок равношипного краба (104 экз. за траление), и выровненные в результате субаквальной эрозии тальвеги подводных каньонов вокруг острова Кетой (проливы Дианы и Рикорда).

Кроме того, на малых глубинах выровненные субаквальной эрозией прогибы, по-видимому, не только не являются препятствием, а, напротив, служат местом образования повышенных концентраций шельфовых видов крабов. Так, если в работе А. Г. Слизкина и С. Г. Сафронова [2000] на рис. 41, демонстрирующем распределение синего краба на входе в залив Шелихова, показано, что этот вид образует повышенные концентрации по обе стороны от Шелиховского прогиба, а в самом прогибе отсутствует, то, согласно рисункам 42, а и 42, в в монографии В.И. Михайлова с соавторами [2003], весной и осенью максимальная плотность синего краба отмечена в его центральной части в горле залива Шелихова на глубине 360 м. Таким образом, Шелиховский и, видимо, Пенжинский прогибы не являются надежными преградами, отделяющими континентальный склон западной Камчатки от североохотоморского.

В присахалинских водах и в районе банки Кашеварова равношипый краб избегает высокоградиентных участков флексур, но успешно освоил их в районе Курильских островов. Флексуры полностью опоясывают о-ва Итуруп и Уруп, ими представлена батияль с охотоморской стороны островов Кунашир, Симушир, Макапруши и Парамушир.

Учитывая, что равношипый краб образует плотные и многочисленные скопления как в условиях сложно-расчлененного подводного рельефа (у берегов Курильских островов, с южной стороны банки Кашеварова), так и на платообразных участках (Охотский свод), изначально данный фактор не является основополагающим для заселения этим видом того или иного участка дна. На платообразных участках батиаля формируется обычная для шельфовых видов крабов пространственная структура, при которой плотность равношипного краба последовательно убывает от центра к периферии ареала. В условиях сложного рельефа дна многочисленные и разнообразные преграды ограничивают миграции и препятствуют расширению ареала. Вблизи последних на периферии ареала часто и формируются наиболее плотные скопления крабов.

Известно [Низяев, 2005], что равношипый краб у Курильских островов, испытывая дефицит жизненного пространства, слабо мигрирует, на что, по мнению Низяева, указывают стационарное положение ядер промысловых скоплений, сохранение существенных различий между размерными характеристиками особей соседних скоплений, одинаковые тенденции в изменении уловов на усилии. Согласно данным мечения, проведенного в 2005 г., средняя скорость передвижения равношипного краба у о. Симушир составила 0.04 км, максимальная — 0.16 км за сутки [Живоглядова, 2006]. На севере охотоморского шельфа равношипый краб более активно перемещается, при этом скорость миграций достигает 1,5 мили в сутки [Михайлов и др., 2003]. С активными миграциями равношипного краба Михайлов с соавторами [2003] связывают высокую мозаичность его скоплений. Миграции отмечены и у равношипного краба северо-восточной части Охотского моря [Слизкин, Сафронов, 2000].

Наиболее четкое представление об основных центрах воспроизводства равношипого краба в северной части Охотского моря дает распределение молоди (рис. 11), миграции которой очень незначительны по сравнению с половозрелыми особями.

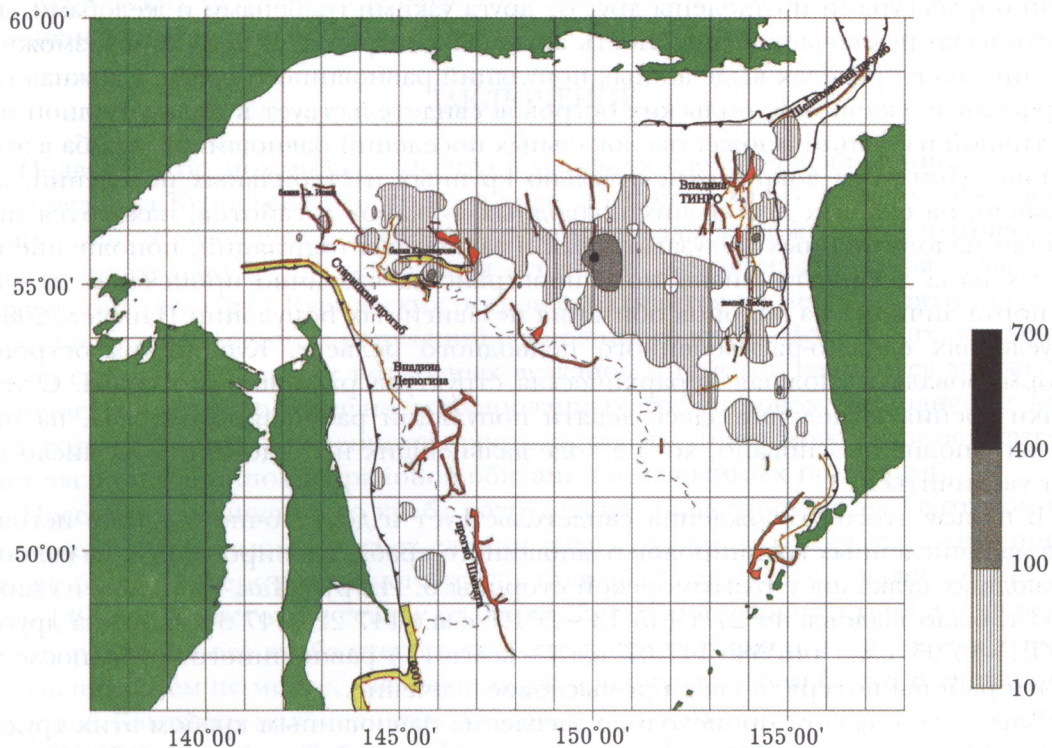


Рис. 11. Распределение молоди равношипого краба (с шириной карапакса менее 80 мм) в северной части Охотского моря (обобщенные данные за 1989 и 1997 гг.) на фоне основных элементов неотектоники (экз./км²)

Figure 11. Distribution of juvenils of golden king crabs (with the width of carapacs less than 80 mm) in the northern part of the Okhotsk Sea (the generalized data got in 1989 and 1997) on the background of the basic elements of neotectonics (in sp./km²)

В 1989 г. изолированные скопления молоди равношипого краба обнаружены у восточного побережья Сахалина, на банке Св. Ионы, с северной стороны банки Кашеварова, в центральной части Охотского свода и у западного побережья Камчатки. В последнем случае, наиболее плотные скопления молоди обнаружены в Пенжинском районе, хотя воспроизводство равношипого краба отмечено и в более южных районах. В 1997 г. она отсутствовала в двух южных районах континентального склона западной Камчатки. Все скопления молоди в 1989 г. разделены между собой не только естественными преградами, но и большими расстояниями, что, учитывая демерсальный характер распространения личинок, свидетельствует о воспроизводстве равношипого краба в каждом из этих шести районов. Распределение промысловых самцов и самок в значительной степени «размыто» по сравнению с распределением молоди.

Общая картина распределения молоди равношипого краба в северной и центральной частях Охотского моря в целом подтверждает нашу схему изоляции его отдельных группировок на основе геоморфологических данных. Так, самостоятельный центр воспроизводства равношипого краба, как мы и предполагали, обнаружен на банке Св. Ионы. В то же время, несмотря на отсутствие препятствий между банкой Кашеварова и Охотским сводом, пополнение расположенных там группировок происходит из разных центров воспроизводства и их, скорее всего, следует относить к разным единицам запаса, граница между которыми проходит примерно по 149° с.ш.

С.А. Низяев [2005] предварительно выделил у Курильских островов девять популяций равношипого краба. Согласно карте неотектоники Охотского моря, отдельные острова и группы Курильских островов окружены тектоническими уступами и флексурами и отделены друг от друга узкими грабенами и желобами, что фактически исключает возможность активных миграций и делает невозможной панмиксию в пределах выделенных популяций равношипого краба. Сложная геоморфология склонов Курильских островов свидетельствует в пользу полной или частичной изоляции множества локальных поселений равношипого краба в этом районе. При этом вокруг относительно крупных и стабильных поселений, как правило, на склонах небольших подводных вулканов и гайотов, паходится множество малочисленных полузависимых и зависимых популяций, пополнение которых из-за дефицита жизненного пространства частично происходит за счет экспорта личинок из районов обитания независимых популяций [Низяев, 2005]. В условиях сложно-расчлененного подводного рельефа Курильских островов сформировалась сложная иерархическая структура равношипого краба. С этой точки зрения выделение здесь девяти популяций равношипого краба, на наш взгляд, вполне обосновано, хотя в ходе дальнейших исследований, их число может увеличиться.

В пользу этого утверждения свидетельствует и достаточно быстрое истощение малочисленных группировок равношипого краба, изолированных на склонах подводных вулканов с охотоморской стороны о. Итуруп. Так, на одном из них в 1993 г. было выловлено 27 т ($45^{\circ}13' - 45^{\circ}19'$ с.ш., $147^{\circ}22' - 147^{\circ}30'$ в.д.), на другом ($45^{\circ}01' - 45^{\circ}05'$ с.ш., $146^{\circ}58' - 147^{\circ}07'$ в.д.) — всего 12 т равношипого краба, после чего эти районы потеряли свое промысловое значение.

Каким же образом происходило заселение равношипым крабом этих труднодоступных для крабов, изолированных участков дна? Без сомнения, основную роль в этом играют личинки. Демерсальное развитие личинок не исключает возможность их переноса придонными течениями, однако этот перенос не может быть значительным и не идет ни в какое сравнение с протяженностью и величиной переноса пелагических личинок.

Имеются сведения о создании молодью камчатского краба с шириной каракаса 40–70 мм в Баренцевом море поселений на вертикальных скалах [Переладов, 2003, 2005], которые могли бы отчасти опровергнуть наши предположения о значительной изолированности популяций равношипого краба. Действительно, равношипый краб, как более глубоководный, населяет, как правило, более крутые участки батиаля, чем камчатский. В тоже время, согласно М.В. Переладову [2003], на скальных стенах обнаружена только молодь камчатского краба, поселения которой носили стационарный характер, то есть ее перемещений за этот период замечено не было. Кроме того, обнаружение камчатского краба на стенах соответствует его высокой численности в Баренцевом море. Известно, что увеличение численности этого вида приводит к освоению несвойственных для него районов обитания [Клитин, 2003]. Во всяком случае в пределах его дальневосточного ареала подобных поселений камчатского краба обнаружено не было. Исследования с помощью подводных аппаратов «ТИНРО-2б» [Протоколы погружений..., 1990] и «Омар» [Сиренко, 1993] охотоморского склона Курильских островов и восточного Сахалина не регистрировали поселений равношипого краба на вертикальных стенах, сбросах и уступах. Как правило, крабы встречались на наклонных террасах среди камней и на гравийно-песчаном грунте.

Наличие множества, зачастую малочисленных, единиц запаса равношипого краба необходимо учитывать при их эксплуатации. С одной стороны, в труднодоступных районах, где ловушечный лов равношипого краба затруднен или краб малочислен, сохраняются резервные скопления этого вида. С другой — переход промыслового судна после уничтожения одной относительно изолированной группировки равношипого краба к промыслу следующей, с высокой плотностью,

вызывает ложное ощущение миграции в этот район плотных скоплений крабов из района, где на самом деле их численность в результате промысла уже находится на низком уровне. В результате сложная иерархическая структура вида в районе Курильских островов в первые годы эксплуатации создает у рыбаков иллюзию неисчерпаемости запасов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог, можно сказать, что в условиях сложно-расчлененного подводного рельефа Курильских островов в ходе контакта с многочисленными преградами, препятствующими расселению, сформировалась сложная иерархическая и еще окончательно не исследованная структура равношипого краба. Благодаря подводному рельефу у Курильских островов находится не менее девяти (а скорее всего более) независимых популяций равношипого краба. Вокруг них, как правило, на склонах небольших подводных вулканов и гайотов находится множество малочисленных относительно изолированных группировок, пополнение которых из-за дефицита жизненного пространства частично может происходить за счет экспорта личинок из районов обитания независимых популяций.

Поселения равношипого краба вокруг банки Кашеварова и на Охотском своде состоят, по-видимому, из трех единиц запаса, границы между которыми проходят по бровке северо-восточного уступа прогиба Старицкого и далее по 144° в.д. и по 149° в.д. К востоку и северу от банки Кашеварова препятствия для передвижения равношипого краба отсутствуют, что позволяет ему мигрировать в этих направлениях. Тем не менее, связь между равношипим крабом банки Кашеварова и западной Камчатки маловероятна. Обе популяции отделены друг от друга впадиной ТИПРО, желобом Лебеда, Шелиховским и Пенжинским прогибами. Аналогичным образом равношипого краба восточного Сахалина и западной части банки Кашеварова севернее 54° с.ш. разделяет высокоградиентная зона флексур и тектонических уступов, а южнее этой широты — впадина Дерюгина.

Существование связи между этими популяциями маловероятно, хотя полностью и не исключено. Данные по распределению молоди равношипого краба в северной части Охотского моря подтверждает нашу схему внутривидовой изоляции группировок равношипого краба на основе геоморфологических данных.

На платообразных участках батиаля формируются обычная для шельфовых видов крабов пространственная структура, при которой плотность равношипого краба последовательно убывает от центра к периферии ареала. В условиях сложного рельефа дна многочисленные и разнообразные преграды ограничивают миграции и препятствуют расширению ареала. Вблизи последних на периферии ареала часто и формируются наиболее плотные скопления крабов.

Если на склоне Курильских островов равношипый краб, испытывая дефицит жизненного пространства, слабо мигрирует, то на севере охотоморского шельфа этот вид более активно перемещается, при этом скорость его миграций достигает 1,5 мили в сутки.

Таким образом, геоморфология батиаля играет существенную роль как в формировании пространственной структуры популяций, так и дифференциации вида на множество различных по своему популяционному статусу локальных группировок.

ЛИТЕРАТУРА

- Вольнев В.М., Гладышев И.Н.* 1990. Геоморфология охотоморского склона о-ва Итуруп (Большая Курильская гряда) // Геоморфология. № 4. С. 57–63.
- Вольнев В.М., Сваричевская Л.В.* 1989. Новые данные о геоморфологии океанического склона центральной части Большой Курильской гряды // Геоморфология. № 2. С. 73–78.
- Горшков Г.С.* 1967. Вулканизм Курильской островной дуги. М.: Наука. 288 с.

- Емельянова Т.А. 2004. Вулканизм Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. 148 с.
- Живоглядова Л.А. 2004. О состоянии запасов и влиянии промысла на группировку равношипного краба банки Кашеварова // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях: Труды Сахалинского НИИ рыбного хозяйства и океанографии. Южно-Сахалинск: СахНИРО. Т. 6. С. 227–238.
- Живоглядова Л.А. 2006. Результаты мечения равношипного краба *Lithodes aequispinus* Benedict у островов Курильской гряды // VII Всероссийская конференция по промысловым беспозвоночным (памяти Б. Г. Иванова): Тезисы докладов. Мурманск: 9–13 октября 2006 г. М.: Изд-во ВНИРО. С. 77–79.
- Ильев А.Я., Семакин В.П., Кононов В.Э., Грецкая Е.В., Злобина Л.М., Сергеев К.Ф., Агеев В.Н., Кочергин Е.В., Патрикеев В.Н., Сеначин В.Н., Кочергин А.В., Корнев О.С., Веселов О.В., Волгин П.Ф. 2004. Тектоническое районирование Охотского моря // Геодинамика, геология и нефтегазоносность осадочных бассейнов Дальнего Востока России: Доклады международного научного симпозиума. Южно-Сахалинск. 24–28 сентября 2002 г. Южно-Сахалинск: Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН. Т. 1. С. 46–64.
- Клитин А.К. 1993. Равношипый краб // Промысловые рыбы, беспозвоночные и водоросли морских вод Сахалина и Курильских островов. Южно-Сахалинск. С. 29–30.
- Клитин А. К., Живоглядова Л. А. 2006. Геоморфология батиаля и пространственная структура поселений равношипного краба (*Lithodes aequispinus*) в Охотском море // VII Всероссийская конференция по промысловым беспозвоночным (памяти Б. Г. Иванова): Тезисы докладов. Мурманск: 9–13 октября 2006 г. М.: Издательство ВНИРО. С. 82–85.
- Клитин А.К., Низяев С.А. 1999. Особенности распространения и жизненной стратегии некоторых промысловых видов дальневосточных крабидов в районе Курильских островов // Биология моря. Т. 25. № 3. С. 221–228.
- Михайлов В.И., Бандурин К.В., Горничных А.В., Карасев А.Н. 2003. Промысловые беспозвоночные шельфа и материкового склона северной части Охотского моря. Магадан. МагаданНИРО. 284 с.
- Михайлов А.И., Овсянников В.П. 1984. Запасы равношипного краба Охотского моря // Рыбное хозяйство. № 11. С. 24–25.
- Низяев С.А. 1992. Распределение и численность глубоководных крабов Охотского моря. Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. М.: ВНИРО. С. 26–37.
- Низяев С.А. 2005. Биология равношипного краба *Lithodes aequispinus* Benedict у островов Курильской гряды. Южно-Сахалинск. СахНИРО. 176 с.
- Низяев С.А., Клитин А.К. 2002. Пространственная структура поселений равношипного краба *Lithodes aequispinus* Курильских островов // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов Сахалино-Курильского региона и сопредельных акваторий: Труды Сахалинского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Южно-Сахалинск: СахНИРО. С. 173–191.
- Переладов М.В. 2003. Некоторые особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на прибрежных мелководьях Баренцева моря // Донные экосистемы Баренцева моря: Труды ВНИРО. М.: Изд-во ВНИРО. Т. 142. С. 103–119.
- Переладов М.В. 2005. Особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus* Tilesius) в прибрежной зоне Баренцева моря // Автореферат дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: Изд-во ВНИРО. 26 с.
- Протоколы погружений на подводном аппарате «ТИНРО-26» на РПС «Гидронавт» 7.09–2.12 1989 г. 1990. Севастополь. Архив СахНИРО. № 5999. 61 с.
- Семакин В.П., Кочергин А.В. 2004. Неотектоника дна Охотского моря // Тектоника и углеводородный потенциал Охотского моря. Владивосток. ДВО РАН. 200 с.
- Сиренко Б.И. 1993. Распределение бентоса в некоторых участках материкового склона Курильской гряды // Фауна материкового склона Курильской островной гряды. По материалам 33 рейса НПС «Одиссей»: Сборник научных трудов. СПб.: Зоол. институт РАН. С. 5–44.
- Слизкин А.Г., Сафронов С.Г. 2000. Промысловые крабы прикамчатских вод. Петропавловск-Камчатский: Северная Пасифика. 180 с.