

ЗООЛОГИЯ

УДК 577.472, 595.384 (268.45)

А. Г. Дворецкий, В. Г. Дворецкий

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ КАМЧАТСКОГО КРАБА В ПРИБРЕЖЬЕ БАРЕНЦЕВА МОРЯ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

Камчатский краб — важный промысловый вид беспозвоночных, добыча которого в Баренцевом море ведется с 2004 г. В настоящей работе представлены результаты исследований биологии камчатского краба в губе Дальнезеленецкая (Восточный Мурман, Баренцево море) в летний период 2010 г. на основе данных водолазной съемки. Для оценки численности камчатского краба применяли площадный метод с учетом протяженности каждой трансекты, времени и глубины погружения, а также характера биоценоза дна. За период исследований было отловлено 133 экз. камчатского краба. Среди неполовозрелых крабов чаще встречались самцы, для половозрелых особей наблюдалась обратная картина. Рассчитаны отношения ширины карапакса (ШК) к длине карапакса (ДК) и длины меруса третьего правого перепопода (ДМ) к ШК для половозрелых крабов. Значения данных индексов у самок были достоверно ниже, чем у самцов. Среди половозрелых самок преобладали особи с фиолетовой икрой (86,0%). В уловах чаще всего встречались крабы второй стадии линьки. Их доля была достоверно выше, чем в 2009 г. Общий уровень аутомии конечностей камчатских крабов составил 65,4%. Травмированность половозрелых и неполовозрелых крабов была сходна. Чаще всего повреждалась правая клешня. Наименьшая доля крабов отмечена на илистом песке. Крупные особи главным образом встречались на гравии с примесью ракуши, а также на валуннике, зачастую прячась под камнями. Молодь преобладала на выходах скальных пород или вертикальных скалах. Заросли ламинарии, сообщества морских звезд и ветвистого литотамния — наиболее предпочитаемые крабами биотопы. Общая численность камчатского краба в губе Дальнезеленецкая в июле 2010 г. составила 9770 экз., этот показатель был самым высоким за пятилетний период (2006–2010). По сравнению с предыдущим 2009 г. отмечено повышение численности и биомассы. Библиогр. 21 назв. Ил. 3. Табл. 2.

Ключевые слова: камчатский краб, Баренцево море, губа Дальнезеленецкая, травматизм, численность.

SOME ASPECTS OF THE BIOLOGY OF THE RED KING CRAB IN THE COASTAL BARENTS SEA

A. G. Dvoretsky, V. G. Dvoretsky

Murmansk Marine Biological Institute, Kola Scientific Centre of Russian Academy of Sciences,
ul. Vladimirskaia, 17, Murmansk, 183010, Russian Federation; vdvoretskiy@mmbi.info

The red king crab is an important commercial crustacean species whose harvesting in the Barents Sea started in 2004. This study presents the results of the investigations of some aspects of biology of red king crabs collected during a diving survey in Dalnezelenetskaya Bay (Eastern Murman, the Barents Sea) in the summer period of 2010. Estimation of abundance of red king crab stock was performed by using a square method based on a transect length, time and depth of each diving set and nature of local

bottom biocenoses. A total of 133 specimens of red king crab were collected in Dalnezelenetskaya Bay. Male crabs dominated among immature animals; an opposite pattern was found for mature specimens. For mature crabs, we calculated two relations: carapace width to carapace length and merus length to carapace width. These calculated indices in females were significantly lower than in males. The females with eggs at the stage “violet egg” were the most abundant (86,0%) among egg-bearing females. The crabs with “new shells” (second molting stage) were a dominating group and their proportion was significantly higher than in 2009. Total level of limb autotomy in red king crabs was as high as 65,4%. Frequency of limb injuries was similar in mature and immature crabs. The right claw was autotomised more frequently than other limbs. The lowest crab occurrence was found in the oozy sand bottoms. Large individuals prevailed on gravel with impurity of cockleshells and on boulders, being frequently hidden under stones. Juveniles prevailed on rocky breed exits or vertical rocks. Thrickets of Laminaria, communities of starfishes and Litotamnion were the most preferred to crab biotopes. Total stock of the red king crab in Dalnezelenetskaya Bay in July 2010 was calculated to be 9770 ind. This level was the highest point during the 5-year period (2006–2010). Both total crab number and biomass was significantly higher in 2010 in comparison to 2009. Refs 21. Figs 3. Tables 2.

Keywords: red king crab, Barents Sea, Dalnezelenetskaya Bay, autotomy, stock.

Введение

Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) — крупный промысловый вид десятиногих ракообразных, обитающий на сравнительно небольших глубинах. В 60-х годах XX века был проведен комплекс мероприятий по трансатлантическому переселению данного вида в Баренцево море [1, 2].

Первая поимка взрослой особи (самка) после вселения отмечена в 1974 г. С течением времени количество находок краба в новом месте обитания росло, а к середине 1990-х годов стало возможным говорить о формировании баренцевоморской популяции камчатского краба [1, 3]. Промысел данного вида в российских водах Баренцева моря начат в 2004 г. [4, 5]. Открытию промысла предшествовал период изучения биологии камчатского краба в новом для него месте обитания. Были получены сведения о распространении камчатского краба в Баренцевом море, его питания, росте, линьке, размножении, влиянии на аборигенные биоценозы [1, 3, 6].

В последнее время зарегистрированы резкие колебания промыслового запаса *P. camtschaticus* [7, 8]. Следует отметить, что основная доля исследований приходится на мористую часть акватории Баренцева моря в ходе специализированных рейсов, тогда как данных по биологии вида в прибрежье Кольского полуострова очень немного. По этой причине исследование камчатского краба на мелководных акваториях, где происходит нерест, рост молоди и формирование будущих поколений, представляется важной задачей современной науки.

Целью настоящей работы было описание некоторых черт биологии камчатского краба в губе Дальнезеленецкая и сравнение результатов с данными более ранних исследований.

Материалы и методы исследования

Материал был отобран в ходе береговой экспедиции Мурманского морского биологического института КНЦ РАН в губе Дальнезеленецкая (69°7'7,9" с. ш., 36°4'10,6" в. д.) в период с 1 по 15 июля 2010 г. Работы выполнялись в соответствии с тематическим планом НИР ММБИ КНЦ РАН на 2010–2012 гг. по темам «Камчатский краб в экосистеме Баренцева моря: роль вселенца в донных сообществах и формировании биопродук-

тивности побережья» и «Мониторинг состояния и динамики популяции камчатского краба в побережье Баренцева моря».

Отлов крабов производили с применением легководолазного снаряжения с глубин 8–30 м. Всего было выполнено 12 водолазных разрезов (трансект), равномерно охватывающих акваторию губы. В зависимости от протяженности трансект время погружения варьировало от 19 до 42 мин.

Биологический анализ крабов выполняли по общепринятым методикам [9]. Обработка животных включала измерение, взвешивание, определение пола, личинной категории, стадий зрелости самок. Все промеры крабов осуществляли штангенциркулем с точностью до 1 мм. Массу определяли взвешиванием каждого экземпляра с точностью до 1 г (электронные весы AND-5000) или с точностью до 0,01 г (весы CAS ME 2100). Пол крабов определяли путем внешнего осмотра абдомена и его придатков. Также определяли сохранность конечностей особи.

Уровень травматизма определяли как отношение крабов, имеющих хотя бы одну поврежденную конечность, к их общему числу. Для определения ожидаемой частоты встречаемости крабов, имеющих разное количество поврежденных конечностей (от 0 до 5), использовали стандартную методику из работы [10].

Крабов условно разделяли на неполовозрелых (ширина карапакса < 100 мм) и половозрелых (> 100 мм) [5].

Оценку численности камчатского краба проводили на основе площадного метода с учетом протяженности каждой трансекты, времени и глубины погружения, а также характера биоценоза дна [5, 11]. Для расчетов использовали данные показаний водолазных компьютеров после каждого погружения и результаты визуальных наблюдений.

Для сравнения данных, выраженных в виде долей, использовали таблицы сопряженности (критерий χ^2). Численные значения сравнивали между разными группами на основе однофакторного дисперсионного анализа (F) при нормальном распределении данных, в других случаях применяли тест Крускала—Уоллиса (H).

Результаты исследования

За период исследований было отловлено 133 экз. камчатского краба. Размеры особей представлены на рис. 1. Среди неполовозрелых крабов чаще встречались самцы, их доля составляла 38,3%, доля самок — 19,6%, различия достоверны ($df=1$; $\chi^2=8,12$; $p=0,004$). Для половозрелых особей наблюдалась обратная картина: доля самцов была низкой (4,5%), а самок — высокой (37,6%; $df=1$; $\chi^2=34,57$; $p<0,001$). Морфометрические показатели отловленных крабов представлены в табл. 1.

Также были рассчитаны отношения ширины карапакса (ШК) к длине карапакса (ДК) и длины меруса третьего правого перепопода (ДМ) к ШК для половозрелых крабов. У самцов эти соотношения составили $1,136 \pm 0,017$ и $0,777 \pm 0,016$ соответственно. Значения данных индексов у самок были достоверно ниже: ШК/ДК — $1,081 \pm 0,003$ ($df=1$; $F=33,43$; $p<0,001$), ДМ/ШК — $0,663 \pm 0,015$ ($df=1$; $H=13,17$; $p<0,001$).

Среди половозрелых самок преобладали особи с фиолетовой икрой (43 экз.; 86,0%). Семь самок (14,0%) несли икру на стадии зрелости 1–2 (бурая икра). В предыдущей, 2009 г. наблюдалась сходная встречаемость икранных самок (82,4% и 17,6% соответственно) ($df=2$; $\chi^2=0,13$; $p=0,715$).

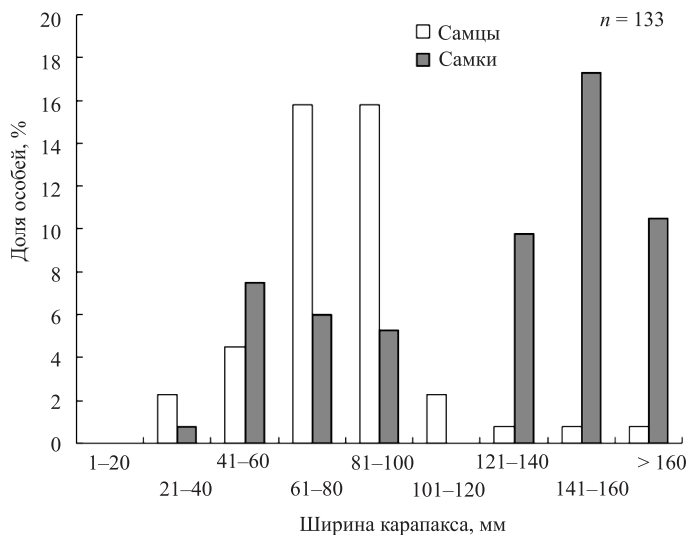


Рис. 1. Размерный состав водолазных уловов камчатского краба в губе Дальнезеленецкая в июле 2010 г.

Таблица 1. Морфометрические показатели камчатского краба (мм) в губе Дальнезеленецкая в июле 2010 г.

Параметр	Самцы				Самки			
	X	SE	Min	Max	X	SE	Min	Max
ШК	78,63	3,42	24,90	175,80	122,47	4,85	31,00	181,00
ДК	71,66	2,86	25,00	148,00	113,66	4,44	31,20	168,60
ДМ	61,10	3,54	17,00	141,80	83,75	3,48	11,60	126,70

Примечание. ШК — ширина карапакса, ДК — длина карапакса, ДМ — длина меруса третьего правого перепопода, X — среднее, SE — стандартная ошибка, Min — минимум, Max — максимум.

В уловах чаще всего встречались крабы второй стадии линьки ($n=132$). Лишь один самец характеризовался третьей ранней стадией линьки. В предыдущем 2009 г. на долю крабов второй стадии линьки приходилось 92% особей, что было достоверно ниже, чем в 2010 г. ($df=3$; $\chi^2=10,23$; $p=0,017$).

Травмированность неполовозрелых самцов составила 70,0%, самок — 61,5%. Для половозрелых особей данные показатели были немного выше — 71,4% и 62% соответственно. Общая травмированность неполовозрелых камчатских крабов составила 67,1%, половозрелых — 63,1%, эти величины достоверно не различались ($df=1$; $\chi^2=0,22$; $p=0,636$). В 2009 г. наблюдался более низкий уровень травмированности неполовозрелых крабов (33,3%) ($df=1$; $\chi^2=11,91$; $p=0,001$), тогда как уровень аутотомии половозрелых особей (60,8%) был сходен с показателем 2010 г. ($df=1$; $\chi^2=0,04$; $p=0,848$). Общий уровень аутотомии конечностей камчатских крабов в губе Дальнезеленецкая в 2010 г. достигал 65,4%, этот показатель был достоверно выше, чем в июле 2009 г. (43,5%) и в августе 2004–2007 гг. (48,0%) [10] ($df=2$; $\chi^2=15,02$; $p=0,001$).

Встречаемость травмированных конечностей относительно оси тела имеет выраженную тенденцию к правой стороне камчатского краба ($df=3$; $\chi^2=1,82$; $p=0,612$). Чаще всего повреждалась правая клешня (рис. 2).

В уловах преобладали крабы, не имеющие повреждений конечностей. Их доля превысила ожидаемый уровень при равномерной встречаемости крабов с разным количеством аутоотомированных конечностей (табл. 2).

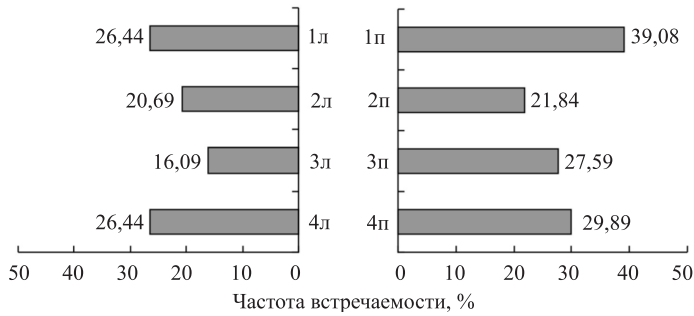


Рис. 2. Распределение частоты встречаемости поврежденных и отсутствующих ног вдоль оси тела у камчатского краба из губы Дальнезеленецкая в июле 2010 г.

Указан номер конечности и сторона тела: л — левая; п — правая.

Таблица 2. Наблюдаемая и ожидаемая частота (%) потери (повреждения) 0–5 ног у камчатского краба из губы Дальнезеленецкая в июле 2010 г.

Число травмированных ног	Наблюдаемая частота	Ожидаемая частота	Разница
0	34,59	22,50	12,09
1	28,57	36,89	-8,32
2	12,03	26,47	-14,44
3	18,05	10,85	7,19
4	4,51	2,78	1,73
5	2,26	0,46	1,80

Наблюдаемая доля крабов, имеющих одну и две травмированных ноги, была ниже теоретических вероятностей. Однако встречаемость особей имеющих более двух поврежденных конечностей оказалась выше ожидаемого уровня. В целом наблюдаемое и теоретическое распределения различались достоверно ($df=5$; $\chi^2=15,87$; $p=0,007$).

Камчатские крабы встречались практически на всех типах грунта. Наименьшая их доля отмечена на илистом песке. Крупные особи чаще всего обитали на гравии с примесью ракуши, а также на валуннике, зачастую прячась под камнями. Молодь преобладала на выходах скальных пород или вертикальных скалах. Заросли ламинарии, сообщества морских звезд и ветвистого литотамния — наиболее предпочитаемые крабами биотопы. Общая численность камчатского краба в губе Дальнезеленецкая в июле 2010 г. составила 9770 экз., этот показатель был самым высоким за пятилетний

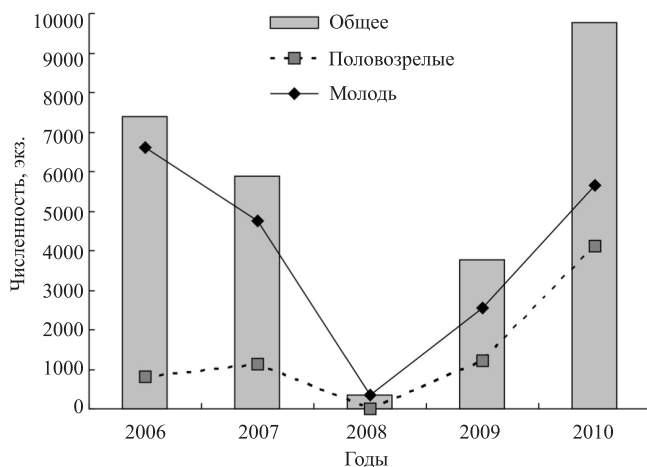


Рис. 3. Динамика численности камчатского краба в губе Дальнезеленецкая в летний период 2006–2010 гг.

период (2006–2010). Удельная биомасса половозрелых крабов равнялась $4,03 \text{ г/м}^2$, неполовозрелых — $0,78 \text{ г/м}^2$. По сравнению с предыдущим 2009 г. отмечено повышение численности (в 2,6 раза) и биомассы (в 3,6 раза) (рис. 3).

Обсуждение результатов исследования

В целом наблюдаемое в июле 2010 г. распределение размерно-половых групп камчатского краба довольно закономерно и сходно с данными предыдущих исследований [5, 11, 12]. Молодь *P. camtschaticus* круглогодично обитает в прибрежье Баренцева моря. В летний период на малых глубинах держатся и половозрелые самки. Встречаемость крупных самцов была относительно низкой, поскольку половозрелые особи обычно мигрируют в прибрежные районы весной для нереста, после чего уходят обратно в более глубоководные районы. Половозрелые самки после нереста остаются на небольших глубинах. Температура воды летом здесь выше, что способствует созреванию икры [1]. Сходные тенденции распределения в связи с особенностями размножения и миграций указываются и для дальневосточных популяций камчатского краба [13].

Мы установили, что для половозрелых крабов соотношение ШК/ДК было больше у самцов, чем у самок. Это связано с тем, что затраты самок на размножение довольно велики; по некоторым данным они достигают более половины среднего энергосодержания тела [14], поэтому на соматический рост они могут тратить меньше энергии, чем самцы, соответственно рост длины карапакса по отношению к ширине замедлен. То же самое касается соотношения ДМ/ШК: длина меруса у половозрелых самок существенно меньше, чем у самцов. Самцы преодолевают гораздо большие расстояния при миграциях и тратят больше энергии на соматический рост тела и конечностей. Такую же картину зарегистрировали в Тихоокеанском регионе [15].

Как показали исследования, в летних уловах чаще встречались самки с фиолетовой икрой. Наблюдаемая картина является типичной для Баренцева моря в летний период [1, 3, 5, 11]. При этом в более поздний период (август) за счет созревания происходит повышение доли самок с более зрелой икрой [11]. Обратим внимание на отсутствие

в уловах яловых самок, которые встречались в предыдущий год в тот же период времени. Этот факт косвенно подтверждает восстановление местной группировки после резкого снижения численности в 2008 г.

Для группировки камчатского краба из губы Дальнезеленецкая характерен довольно высокий уровень встречаемости аутоотмированных конечностей. Для сравнения, степень встречаемости крабов с повреждениями конечностей на промысле редко превышает 20% [16]. Известно, что травмирование конечностей крабов обусловлено прессом хищников, преимущественно различных видов рыб и влиянием антропогенной нагрузки [1, 10].

Ранее было показано, что высокий уровень травмированности половозрелых крабов в прибрежных районах Баренцева моря обусловлен влиянием нелегального вылова, включая рекреационный дайвинг [10]. Особенностью 2010 г. является резкое повышение общего уровня травмированности крабов, прежде всего, за счет повышения частоты аутоотмии у неполовозрелых особей. Самым главным фактором, который обуславливает потерю ног у небольших крабов, является влияние хищничества. Действительно, весной 2010 г. в губе Дальнезеленецкая наблюдались значительные скопления трески, которая активно питается молодью камчатского краба [17]. Косвенным подтверждением более высоких, чем обычно концентраций трески в 2010 г. по сравнению с предыдущими годами является резкое повышение заселенности крабов (почти на порядок) рыбьими пиявками, которые, как известно, являются паразитами крови трески.

Как показали исследования, в 2010 г. наиболее часто у крабов были повреждены клешни. В 2009 г. у них отмечалась более частая потеря ног четвертой пары. По всей видимости, наблюдаемые различия объясняются стереотипами поведения *P. camtschaticus*. Известно, что при атаке хищника мелкие крабы пытаются убежать от него, а более крупные принимают так называемую оборонительную стойку, т. е. ориентируются клешнями к противнику [18, 19]. Частота встречаемости мелких крабов с ШК < 80 мм в 2009 г. была более чем в полтора раза выше, чем в 2010 г., поэтому общий характер повреждений у крабов в эти годы так отличался.

Нами было выявлено, что гораздо чаще ожидаемого уровня встречалась ситуация, когда животное имело более двух травмированных ног. Известно, что последовательная потеря конечностей негативно сказывается практически на всех показателях жизнедеятельности. Это, прежде всего, связано со снижением подвижности животного, а при потере клешней — его оборонительных и пищевых функций [20]. Поэтому при потере двух ног у камчатских крабов с большей вероятностью будут теряться следующие конечности вплоть до критического уровня (5 конечностей), ограничивающего выживаемость особи до нулевого уровня [21].

Распределение камчатского краба в зависимости от характера грунта и биоценоза довольно хорошо соответствует известным для этого вида закономерностям. Молодь чаще всего селится на вертикальных скалах, где проще укрываться от хищников. Частое нахождение ювенильных крабов в зарослях ламинарии также объясняется стереотипами их защитного поведения [18, 19], а также питанием водорослями [17]. Для крупных крабов характерна локализация среди камней в биоценозах иглокожих, где крабы активно питаются [17]. Сходные особенности распределения камчатского краба отмечены в различных прибрежных районах Баренцева моря [5, 12, 18, 19].

В 2010 г. мы наблюдали повышение общей численности камчатского краба в губе Дальнезеленецкая по сравнению с предыдущим 2009 г. Этот процесс находится

в хорошем соответствии с теми тенденциями, которые были отмечены для численности камчатского краба по данным специализированных учетных съемок. Так, по данным траловых съемок в 2009 г. общий индекс промыслового запаса камчатского краба в исключительной экономической зоне РФ Баренцева моря составил 8,382 млн экз., тогда как в 2010 г. этот показатель повысился до 19,198 млн экз. [8], т. е. в 2,3 раза, что сходно с величиной, полученной нами на основе мониторинга группировки краба в губе Дальнезеленецкая. Этот пример лишний раз показывает важность прибрежных исследований местных группировок, поскольку позволяет моделировать динамику популяции краба и предсказывать возможные изменения его численности.

Литература

1. Кузьмин С. А., Гудимова Е. Н. Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2002. 236 с.
2. Павлов С. Д., Шарманкин В. А., Габаев Д. Д. Опыт перевозки живого камчатского краба в Баренцево море // Рыбное хоз-во. 2011. № 6. С. 61–62.
3. Камчатский краб в Баренцевом море / под ред. Б. И. Беренбойма. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. 383 с.
4. Соколов В. И. Состояние запасов камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в российской части Баренцева моря по результатам ловушечных съемок // Тез. докл. VII Всероссийской конф. по промысловому беспозвоночному (памяти Б. Г. Иванова). М.: Изд-во ВНИРО, 2006. С. 129–132.
5. Соколов В. И., Милютин Д. М. Распределение, численность и размерный состав камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в верхней сублиторали Кольского полуострова Баренцева моря в летний период // Зоол. журн. 2006. Т. 85, № 2. С. 158–170.
6. Дворецкий А. Г. Вселение камчатского краба в Баренцево море и его воздействие на экосистему (обзор). 1. Выедание бентоса // Вопр. рыболовства. 2012. Т. 13, № 1 (49). С. 18–34.
7. Пинчуков М. А., Баканев С. В., Павлов В. А. Камчатский краб // Современное состояние биологических сырьевых ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2011. С. 50–53.
8. Пинчуков М. А., Баканев С. В., Павлов В. А. Камчатский краб // Состояние биологических сырьевых ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики в 2012 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2012. С. 47–50.
9. Руководство по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей / под ред. В. Е. Родина, А. Г. Слизкина, В. И. Мясоедова и др. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 1979. 60 с.
10. Dvoretzky A. G., Dvoretzky V. G. Limb autotomy patterns in *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815), an invasive crab, in the coastal Barents Sea // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2009. Vol. 377. P. 20–27.
11. Дворецкий А. Г., Дворецкий В. Г. Динамика популяционных показателей камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в губе Дальнезеленецкая Баренцева моря в 2002–2008 гг. // Вопр. рыболовства. 2010. Т. 11, № 1 (41). С. 100–111.
12. Дворецкий А. Г., Дворецкий В. Г. Исследования биологии камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в губе Долгой (Баренцево море) // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 160. С. 44–56.
13. Левин В. С. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*. Биология, промысел, воспроизводство. СПб.: Ижица, 2001. 198 с.
14. Paul A. J., Paul J. M. A note on energy costs of molting and egg production for female red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) // High latitude crabs: biology, management, and economics. Alaska Sea Grant College Program Report N 96–02, University of Alaska, Fairbanks, 1996. P. 355–363.
15. Клитин А. К. Камчатский краб у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала. М.: Изд-во Нацрыбресурсы, 2003. 253 с.
16. Пинчуков М. А. Утрата конечностей камчатским крабом в Баренцевом море в 2001–2006 гг. // Тр. ВНИРО. 2007. Т. 147. С. 131–143.
17. Павлова Л. В. Трофические связи камчатского краба и его воздействие на донные биоценозы // Биология и физиология камчатского краба побережья Баренцева моря. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2008. С. 77–104.

18. *Переладов М. В.* Некоторые особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на прибрежных мелководьях Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 2003. Т. 142. С. 103–119.

19. *Переладов М. В.* Особенности распределения и поведения камчатского краба на прибрежных мелководьях Баренцева моря // Камчатский краб в Баренцевом море. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. С. 152–170.

20. *Juanes F, Smith L. D.* The ecological consequences of limb damage and loss in decapod crustaceans: a review and prospectus // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1995. Vol. 193. P. 197–223.

21. *Ivanov B. G.* Limb injuries in crabs in the western Bering Sea (Crustacea Decapoda: Brahyura, Majidae, Anomura Lithodidae) // Arthropoda Selecta. 1994. Vol. 3. P. 33–56.

Статья поступила в редакцию 14 октября 2013 г.

Сведения об авторах

Дворецкий Александр Геннадьевич — кандидат биологических наук

Дворецкий Владимир Геннадьевич — кандидат биологических наук

Dvoretzky A. G. — Ph.D.

Dvoretzky V. G. — Ph.D.