

ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ САМЦОВ КРАБА-СТРИГУНА ОПИЛИО ИЗ ЛОВУШЕЧНЫХ УЛОВОВ В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

© 2018 г. А.И. Буяновский, С.В. Горянина

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии, Москва, 107140
E-mail: albuy@mail.ru

Поступила в редакцию 13.08.2017 г.

Возрастной состав самцов краба-стригуна опилио в 2016 г. установлен с помощью анализа частот распределения размерных классов. В диапазоне значений ширины карапакса 60–160 мм выявлено 10 возрастных когорт, характеризующихся нормальным распределением частот размерных классов, со средней шириной карапакса 69, 75, 86, 94, 105, 114, 123, 142, 150 мм. На основе этих значений и их дисперсий построен размерно-возрастной ключ. Средний прирост ширины карапакса за линьку составляет около 12 мм. Предполагается, что максимальная продолжительность жизни краба равна 20 годам. Для предварительного разделения морфометрически зрелых (широкопалых) и незрелых (узкопалых) самцов предложен индекс, связывающий отношение логарифмов высоты клешни к ширине карапакса. При его значении свыше 1,27 большинство самцов становится широкопалыми.

Ключевые слова: краб-стригун *Chionoecetes opilio*, размерно-возрастной состав, терминальная линька, аллометрия клешни.

ВВЕДЕНИЕ

Краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio*, впервые обнаруженный в Баренцевом море в середине 1990-х гг. (Кузьмин и др., 1998), к середине 2010-х гг. стал одним из основных промысловых видов региона. Общий допустимый улов (ОДУ), установленный на 2017–2018 гг., составил 7,8 тыс. т. Распределение и особенности биологии краба в новых условиях, а также тенденции в динамике численности исследованы достаточно подробно (Соколов и др., 2016). Вместе с тем, в отличие от других районов (Ito, 1970; Kanno, 1975; Kon, 1980; Sainte-Marie et al., 1995; Comeau et al., 1998), возрастной состав поселений взрослых самцов и темпы их роста пока остаются не изученными.

Также, в отличие от других популяций (Sainte-Marie et al., 1995; Иванов, Соколов, 1997; Первеева, 2005; Слизкин, Кобликов, 2013, 2014; Карасев, 2014), для Баренцева моря пока остается неясным, как разделять

морфометрически зрелых и незрелых самцов, различающихся относительной шириной клешни и называемых соответственно широкопалыми и узкопалыми. Морфометрическая зрелость, одним из признаков которой является резкое увеличение относительной ширины клешни, наступает после терминальной линьки, пройдя которую, краб, не увеличиваясь в размерах, живет еще несколько лет. Морфометрически незрелые (узкопалые) самцы продолжают расти (вследствие линек), и только те из них, которые претерпевают терминальную линьку и достигают при этом промыслового размера (ширина карапакса 100 мм), могут считаться пополнением промыслового запаса. Самцы же, которые стали широкопалыми (то есть прошли терминальную линьку) при размерах меньше промыслового, пополнением считаться не могут.

Квалифицированное разделение самцов на широкопалых и узкопалых обычно происходит следующим образом. Вначале

строят точечный график, где аргументом является логарифм ширины карапакса, а значением функции — соответствующий ему логарифм высоты клешни. Далее на графике между «облаками значений» проводят разделительную линию (Иванов, Соколов, 1997; Первеева, 2005; Карасев, 2014) и каждому значению присваивают определенный ранг: значениям, расположенным ниже линии разделения, присваивают ранг узкопалых, а выше — широкопалых. После этого данные по ширине карапакса, высоте клешни и рангу обрабатывают с помощью дискриминантного анализа (Дэвис, 1991), позволяющего исправить те ранги, которые при визуальном разделении могли быть отнесены не к той категории (Saint-Marie et al., 1995; Comeau et al., 1998; Карасев, 2014). Таким образом, если область разделения на широкопалых и узкопалых самцов на графике выглядит отчетливо, то проблем при статистической обработке данных нет. Если же эти области сильно перекрываются, то возникает вопрос, как их разделить, поскольку первоначальное ранжирование может отразиться на результатах дискриминантного анализа. Алгоритмы, которые приводятся в работах, где области значений характеризуются сильным перекрытием (Слизкин, Кобликов, 2013), к сожалению, недоступны для воспроизведения.

С учетом этих обстоятельств цель данной работы заключалась не только в выделении возрастных групп среди самцов краба-стригуна опилию в Баренцевом море, но и в уточнении алгоритма разделения морфометрически зрелых и незрелых особей при отсутствии четких размерных границ между этими группами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили пробы, собранные конусными ловушками (размер ячеек по диагонали 110 мм) в 2016 г. на промысле с судов «Полярный исследователь» и «Морской бриз» (табл. 1). Число измеренных самцов в пробе варьировало от 31 до 418 экз.,

составляя в среднем 166 экз. У всех собранных крабов определяли пол и измеряли ширину карапакса штангенциркулем с точностью до 1 мм. Кроме того, у 11415 самцов, собранных на «Полярном исследователе», наряду с шириной карапакса измеряли высоту клешни (штангенциркулем с точностью до 0,5 мм). Все измерения выполняли в соответствии с общепринятой методикой (Родин и др., 1979).

Выделение возрастных групп.

Алгоритм разделения размерного ряда на возрастные классы включал следующие этапы: объединение отдельных проб, сглаживание размерного ряда, выделение размерно-возрастных (возрастных) когорт, верификация выделенных когорт.

Объединение проб требуется для увеличения объема выборки, поскольку чем он меньше, тем выше вероятность появления ложных модальных размеров (пиков), связанных с ошибками измерения. Вначале для всех проб были рассчитаны частоты размерных классов с шагом 1 мм и начальным размером 0 мм. После расчета частот размерных классов данные по всем пробам (146) были сведены в единый массив. Перед дальнейшей обработкой начальный размер был уменьшен до 60 мм; в первый размерный класс вошли две особи, ширина карапакса (ШК) которых была < 61 мм. Далее массив был обработан с помощью иерархического кластер-анализа. В качестве переменных были использованы номера проб, признаков — частоты размерных классов, меры близости — разница между единицей и парным коэффициентом корреляции, стратегии объединения — метод Уорда. Обработка выполнена в пакете ПО «STATISTICA».

Объединение выполняли экспертно, учитывая степень близости между пробами и результирующий объем выборки. Было выделено 26 групп проб (рис. 1). Объем объединенной выборки (далее — выборки) в группе варьировал от 208 до 1641 экз. Затем было удалено 5 групп, где объем выборки был меньше 500 экз., и таким образом осталась 21 группа проб (рис. 1).

Таблица 1. Основная информация по материалу, собранному на промысле краба-стригуна опилию в Баренцевом море в 2016 г.

Показатель	Судно	
	«Морской бриз»	«Полярный исследователь»
Сроки работы	25.11 – 03.12	02.05 – 20.06
Число обработанных ловушек, размах варьирования (среднее)	5–160 (26)	1–13 (8)
Координаты:		
с.ш.	73°50'–74°59'	75°23'–76°35'
в.д.	44°15'–52°18'	45°22'–49°54'
Глубина, м	204–311	196–319
Число проб	26	120
Измерено самцов, экз.	3916	20353



Рис. 1. Дендрограмма сходства размерного состава самцов краба-стригуна опилию Баренцева моря из отдельных проб. По оси абсцисс — номера проб (не отображены); по оси ординат — уровень сходства. (■) — группы проб, использованные для выделения возрастных классов; а–г — объединения проб, по которым были построены соответствующие гистограммы на рис. 6.

В выделенных группах частоты размерных классов были заново сгруппированы (и пересчитаны) с шагом 2 мм, при этом в первый класс попали две особи ШК < 62 мм.

Выбор шага был связан с тем, что при меньшем значении (1 мм) сильно возрастает влияние ошибки измерения, сопровождающееся появлением ложных возрастных когорт, которые связаны с наличием случайных модальных размеров (мод). При увеличении шага, наоборот, увеличивается

вероятность не выявить возрастную когорту из-за недостаточного числа размерных классов. Если учитывать, что прирост за линьку может составлять около 10 мм (Ito, 1970), то размерный шаг в 2 мм представляется вполне достаточным для идентификации возрастных когорт, характеризующихся нормальным распределением. Допущение о нормальности распределения размерных частот в возрастной когорте является необходимым условием для применения большин-

ства методов расщепления размерного ряда на такие когорты.

После группировки частоты размерных классов были сглажены методом 16-членной скользящей средней (Буяновский, 2004). Сглаживание (хотя и не всегда) позволяет уменьшить влияние случайных модальных классов, которые могут маскировать нормальное распределение среди возрастных когорт.

Расщепление размерного ряда (одной выборки) на возрастные когорты, каждая из которых характеризуется нормальным распределением частот размерных классов, выполняли в программной оболочке FISAT II – FAO-ICLARM Stock Assessment Tool (Gayanilo et al., 2005) (далее – FISAT II). Методика расщепления, основанная на методе Бхаттачарая, была практически такой же, как и при исследовании возрастного состава травяной креветки Южных Курил (Буяновский, Войдаков, 2011). Единственное отличие заключалось в том, что минимальный индекс перекрытия возрастных когорт мог быть любым (в указанной выше работе он должен был быть ≥ 2). Как и ранее, критерием выбора числа когорт и их основных параметров (среднее, стандартное отклонение, доля в выборке) было минимальное значение ошибки аппроксимации, рассчитываемой как суммарная разница квадратов отклонений теоретических значений от эмпирических. Теоретические частоты генерировали в программе «MS-Excel» через функцию нормального распределения (Буяновский, Войдаков, 2011). Для того чтобы избежать искажений, связанных с шагом в 2 мм (а не 1 мм, как в исследовании по травяной креветке), при генерации нормальных распределений средние значения и стандартные отклонения возрастных когорт делили на 2, а размерные классы, для которых генерировали частоты, брали с шагом 1 мм.

Протестированные на пробных выборках альтернативные алгоритмы — EM-алгоритм (программа PAST) и метод NORMSEP (FISAT II) — показали худшие результаты, и поэтому были отвергнуты.

Методика верификации выделенных когорт приводится в разделе «Результаты».

Разделение по относительной ширине клешни. Поскольку рост разных органов по отношению к росту тела, как правило, бывает аллометрическим, то зависимость между размерами исследуемого органа и тела лучше описывать степенным уравнением. Для того чтобы сделать его линейным и рассчитать параметры уравнения регрессии, абсолютные значения размеров заменяют их логарифмами. Далее для каждой пары значений ШК CW_i и высоты клешни CH_i можно рассчитать индекс I_i :

$$I_i = (\ln CH_i - C) / \ln CW_i, \quad (1)$$

где C — расчетное значение свободного члена в уравнения регрессии.

Если распределение индекса будет соответствовать нормальному, то можно утверждать, что по мере увеличения ШК высота клешни увеличивается вместе с ней без скачкообразных изменений. Если же распределение окажется полимодальным, то это будет означать, что высота клешни увеличивается скачкообразно, и вследствие каждого скачка будет формироваться новая выборка со своими параметрами нормального распределения.

Для проверки этой гипотезы все значения индекса I , рассчитанные по формуле (1), были сгруппированы (в классы) с шагом 0,01 мм, после чего для каждого класса были рассчитаны частоты. Значения частот поместили в программу FISAT II и обрабатывали так же, как размерные ряды для выделения возрастных когорт (см. выше), только без сглаживания. После разделения массива на когорты и ранжирования (присвоение ранга «узкопалые» или «широкопалые») значений, относящихся к каждой когорте (см. «Результаты»), данные по логарифмам ШК, высоте клешни и соответствующим им рангам были обработаны с помощью дискриминантного анализа в программном пакете «STATISTICA». По результатам обработки некоторые особи, ранее ошибочно отнесен-

ные к одной категории, были переведены в противоположную и наоборот. Доля исправленных определений составила 0,3%.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Возрастные когорты. Число выделенных когорт в 21 выборке варьировало от четырех до девяти (табл. 2). Для определения возраста (возрастного класса), которому соответствует та или иная когорта (верификации), так же как и при исследовании травяной креветки, был применен метод связок, согласно которому, во-первых, в каждой выборке одна когорта соответствует только одному возрасту (Иванов, 1978). Во-вторых, при анализе нескольких выборок минимальный средний размер (ШК, мм) когорты в одном (для всех выборок) возрастном классе не должен быть меньше максимального среднего размера любой из когорт предшествующего класса.

Такое допущение справедливо, если пространственно-временная изменчивость темпов роста не очень существенна. Поскольку все пробы брали в один год, на сравнительно небольшом участке (табл. 1), а их объединение в группы (рис. 1) не отражает различий в пространственном распределении, то принятое допущение представляется вполне обоснованным.

В-третьих, при альтернативных вариантах отнесения среднего размера когорты к возрастным классам выбирают тот класс, где средний коэффициент вариации наименьший. Для его расчета в каждом возрастном классе рассчитывали средний размер и стандартное отклонение (для средних размеров отдельных когорт из разных выборок, отнесенных к одному классу). Далее в каждой возрастном классе рассчитывали отношение стандартного отклонения к среднему (коэффициент вариации) и, наконец, по коэффициентам, рассчитанным для всех возрастных классов, вычисляли среднее.

Поскольку когорты, выделенные для размерных групп < 80 и > 135 мм, состояли из сравнительно малых выборок (в среднем — не более 20 экз.), то основой связок

послужили когорты, выделенные в диапазоне 80–135 мм. В 11 выборках было выделено по шесть когорт, относящихся к одним и тем же возрастным классам (табл. 2). Еще в четырех выборках было выделено по пять когорт: отсутствовали когорты со средними размерами 82–91 мм. В четырех выборках было выделено по четыре когорты: помимо вышеупомянутых, отсутствовали когорты со средними размерами 100–109 мм. В двух выборках, помимо вышеупомянутых, отсутствовала когорта со средними размерами 121–126 мм. Когорты со средними размерами < 80 и > 135 мм были сгруппированы в соответствии с основными принципами метода связок (см. выше).

Таким образом, расщепление размерных рядов на возрастные когорты с их последующей верификацией методом связок позволило выделить для краба-стригуна опилио 10 возрастных классов и рассчитать средние размеры для каждого из них. Далее после помещения в соответствующие ячейки табл. 2 значений стандартного отклонения и доли каждой группы были рассчитаны и их средние показатели (табл. 3).

По данным табл. 3 были сгенерированы нормальные распределения, соответствующие каждому из 10 возрастных классов. Суммарная траектория неплохо соответствовала эмпирическому размерному ряду (рис. 2), несмотря на то что, во-первых, расчетные значения были получены для частот, сглаженных скользящей средней, и, во-вторых, они были получены путем усреднения отдельных выборок.

По данным, которые легли в основу рис. 2, можно построить размерно-возрастные ключи — частоты возрастных классов в отдельных размерных классах. Для примера был взят размерный ряд с шагом 10 мм, который часто используют для группировки результатов измерений. Результаты расчета (табл. 4) показали, что каждый из трех наиболее ярко выраженных размерных классов (рис. 2) — 90–99, 110–119 и 130–139 мм — сформирован преимущественно одним возрастным классом.

Таблица 2. Средняя ширина карапакса (мм) в возрастных классах, выделенных для разных выборок, и значения коэффициента вариации (*CV*) для каждой возрастной группы краба-стригуна опилио

Выборка	Возрастной класс, №										<i>n</i> , экз.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
2	—	—	86,3	95,8	107,5	115,9	123,4	131,3	141,3	—	1208
6	—	—	87,4	96,3	106,2	114,0	122,1	131,1	—	146,0	1573
7	—	—	90,8	98,4	107,8	116,0	124,4	133,3	143,8	—	1188
8	—	—	88,4	94,2	108,6	115,9	122,7	130,9	141,4	147,2	774
11	70,0	—	83,0	91,3	100,8	112,5	122,5	132,7	142,6	148,8	1310
14	—	76,3	88,1	95,1	106,5	114,5	121,3	131,9	144,0	—	1404
18	68,1	—	82,1	94,8	106,2	113,2	123,8	134,5	140,2	148,1	1093
13	—	74,8	83,8	92,4	102,2	114,1	124,4	134,3	—	148,2	556
15	—	71,8	86,8	93,3	103,2	111,5	122,6	132,2	138,1	—	958
19	70,7	78,9	86,2	94,2	104,1	114,1	124,6	134,8	—	149,0	1151
20	—	74,9	87,2	92,8	102,1	114,2	125,3	133,5	142,7	—	694
12	—	73,0	—	96,5	107,2	114,8	122,2	131,6	142,1	154,3	763
16	68,0	—	—	92,4	104,7	114,0	123,6	135,0	—	151,8	812
17	69,3	76,8	—	91,1	106,3	115,7	125,9	134,7	142,8	153,8	569
21	—	73,0	—	92,6	108,7	115,4	123,4	132,5	143,3	152,2	1057
1	—	—	—	96,9	—	111,7	121,2	131,2	143,6	150,4	656
3	—	—	—	96,1	—	113,6	125,8	132,9	141,4	151,8	1641
9	—	—	—	92,4	—	115,9	123,4	131,3	141,3	161,0	1320
10	—	—	—	99,5	—	114,0	122,1	131,1	—	146,0	1436
4	—	72,8	—	94,4	—	116,5	—	132,6	139,5	145,5	903
5	—	—	—	92,6	—	114,9	—	133,5	—	148,0	1284
<i>CV</i>	0,02	0,03	0,03	0,02	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	

Примечание. *n* — объем выборки.

Таблица 3. Интегральные оценки средних размеров (ширины карапакса) (*CW*), стандартных отклонений (*SD*) и долей возрастных классов, выделенных для краба-стригуна опилио Баренцева моря

Показатель	Возрастной класс, №									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>CW</i> , мм	69,2	75,2	86,4	94,4	105,5	114,2	123,4	132,9	142,0	150,3
<i>SD</i>	2,7	2,9	3,7	5,0	4,3	4,4	3,6	4,1	2,8	2,7
Доля, %	0,1	0,3	4,4	15,3	18,5	38,9	13,0	8,2	1,1	0,3

Для оценки среднего прироста за относящихся к соседним возрастным классам была построена зависимость между сам (табл. 2), и взятых из одной выборки — средними размерами возрастных когорт, модель Хиагга (Saint-Marie et al., 1995).

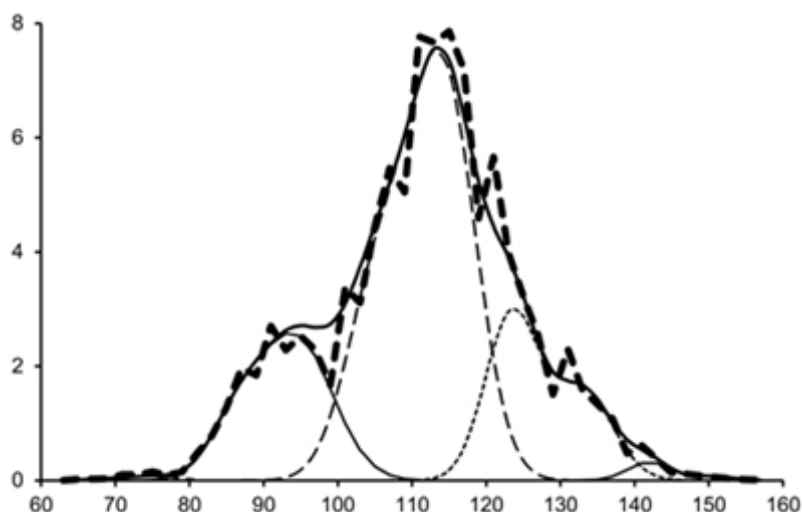


Рис. 2. Теоретические частоты распределения отдельных возрастных классов (—, ..., —), траектория их сумм (—) и ее соответствие эмпирическому размерному ряду (—) самцов караба-стригуна опилию из ловушечных уловов Баренцева моря. По оси абсцисс — ширина карапакса, мм; по оси ординат — частоты размерных классов, %.

Таблица 4. Возрастной состав (доля возрастного класса, %) размерных классов (по ширине карапакса, мм) самцов караба-стригуна опилию

Размерный класс	Возрастной класс, №									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
60–69	88	12	0	0	0	0	0	0	0	0
70–79	9	51	36	5	0	0	0	0	0	0
80–89	0	0	56	44	0	0	0	0	0	0
90–99	0	0	5	80	14	0	0	0	0	0
100–109	0	0	0	8	62	30	0	0	0	0
110–119	0	0	0	0	8	86	6	0	0	0
120–129	0	0	0	0	0	22	65	12	0	0
130–139	0	0	0	0	0	0	6	90	4	0
140–149	0	0	0	0	0	0	0	25	66	9
150–159	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100

Зависимость (рис. 3) хорошо описывалась линейным уравнением:

$$CW_{t+1} = 0,98 \times CW_t + 11,71 \quad (R^2 = 0,99), \quad (2)$$

где CW_{t+1} и CW_t — средняя ширина карапакса (мм) последующей и предыдущей когорты соответственно; R^2 — достоверность

аппроксимации (≤ 1). Доверительный интервал (95%) для коэффициента регрессии располагался в диапазоне значений 0,96–1,00, свободного члена — 9,3–14,1 мм.

Хорошая аппроксимация с помощью модели Хиатта показывает, что при разных размерах (заданного диапазона) прирост остается практически одинаковым и в среднем составляет около 12 мм.

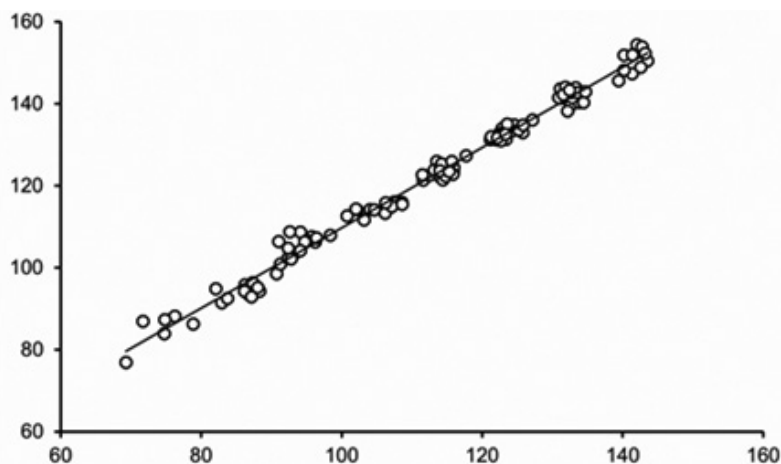


Рис. 3. Зависимость между средними размерами (ширина карапакса, мм) последующей (по оси ординат) и предыдущей (по оси абсцисс) возрастных когорт, рассчитанная для самцов краба-стригуна опилию Баренцева моря.

Относительная ширина клешни. После логарифмирования значений ШК CW_i и высоты клешни CH_i были рассчитаны коэффициенты уравнения регрессии:

$$\ln(CH_i) = 1,3 \times \ln(CW_i) - 2,82. \quad (3)$$

Затем для каждой пары значений CW_i и CH_i по формуле (1) были рассчитаны значения индекса I_i . После их проверки на полимодальность (в программном пакете FISAT II) было выявлено, что оптимальным (с минимальной ошибкой аппроксимации) является бимодальное распределение со средними значениями индекса I , составляющими 1,24 и 1,30. Далее, базируясь на средних значениях, стандартных отклонениях и долях каждой когорты, по аналогии с возрастными классами были сгенерированы частоты нормального распределения для каждого значения I с шагом 0,01 (рис. 4). Распределение с меньшим средним должно соответствовать I для узкопалых самцов, а с большим — для широкопалых.

Исходя из сгенерированных данных, узкопалыми и широкопалыми самцами можно было считать особей, для которых значение $I < 1,26$ и $\geq 1,28$. Для значений $I \geq 1,26$ и $< 1,27$ соотношение узкопалых и широкопалых особей было равно 37: 11, а для значений $I \geq 1,27$ и $< 1,28$ — 12: 171.

Чтобы определиться, к какой категории относить этих особей, значения I были округлены до третьего знака, и в первом интервале 37 особей, характеризующиеся наименьшим значением индекса, были отнесены к узкопалым самцам. Аналогичным образом к ним было отнесено 12 особей из второго интервала. Такой способ, хотя и немного смещает оценку, позволяет получить единственное решение.

После обработки данных с помощью дискриминантного анализа и исправления ошибочных рангов результаты были нанесены на график (рис. 5). Обе категории самцов выделялись достаточно отчетливо, и при этом была хорошо заметна область их соприкосновения.

Зависимость между ШК CW_i и высотой клешни CH_i наилучшим образом (значение R^2 было наибольшим) описывалась степенным уравнением как для узкопалых:

$$CH_i = CW_i^{1,19} + 0,08 \quad (R^2 = 0,89), \quad (4)$$

так и для широкопалых самцов:

$$CH_i = CW_i^{1,25} + 0,08 \quad (R^2 = 0,91). \quad (5)$$

Доверительные интервалы (95%) для показателей степени в уравнениях (4) и (5) были равны 0,05 и 0,01 соответственно,

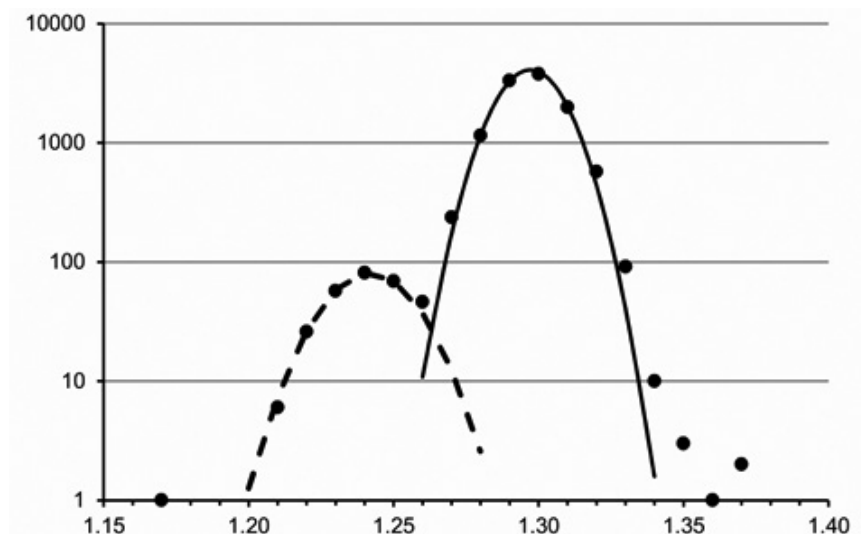


Рис. 4. Распределение индекса отношения высоты клешни к ширине карапакса краба-стригуна опилию в Баренцевом море (по оси абсцисс); по оси ординат — число экз., (●) — эмпирические значения; (—, —) — сгенерированные нормальные распределения.

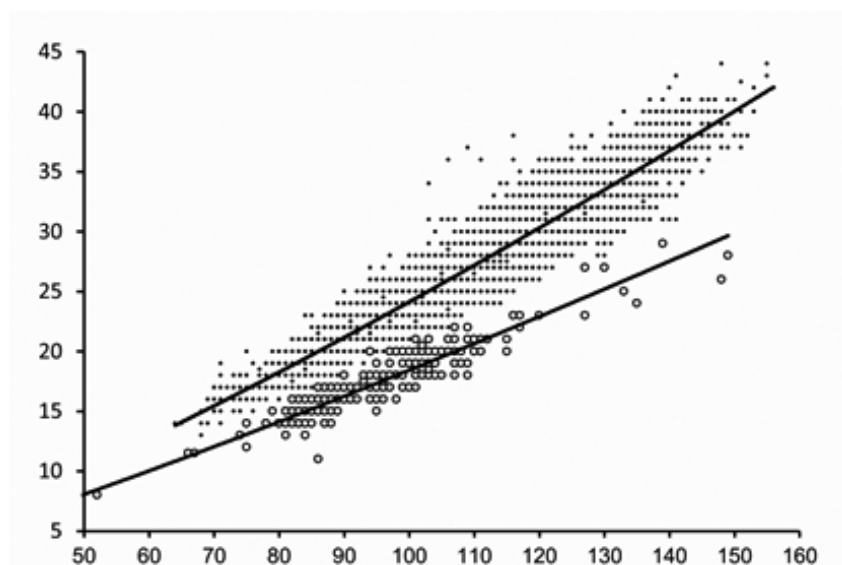


Рис. 5. Зависимость между шириной карапакса (по оси абсцисс, мм) и высотой клешни (по оси ординат, мм) самцов краба-стригуна опилию в Баренцевом море. Самцы: (●) — широкопалые, (○) — узкопалые.

подтверждая опережающее увеличение высоты клешни при увеличении ШК.

Для сравнения с литературными данными в обеих категориях были также рассчитаны коэффициенты линейных уравнений. Для узкопалых самцов они были равны 0,21 (коэффициент) и $-2,79$ (свободный член), для широкопалых самцов соответственно 0,31 и $-6,64$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Возрастные классы и возраст.

Высокая селективность ловушек не позволяет дать оценку возрастного состава для всего размерного ряда, и установление возраста первого возрастного класса можно выполнить только по косвенным данным. Согласно исследованиям молодежи в Карском море (За-

лота, 2017), самцы ШК 60 мм соответствуют возрасту в 10 линек (instars, далее будем обозначать римскими цифрами). По вопросу о том, за сколько лет достигается такой возраст, существуют расхождения, и диапазон значений, приводимых разными авторами, варьирует от 3,5 до 10 лет, но чаще встречается величина 7 лет (Comeau et al., 1998). Если взять эту цифру за основу, то ей соответствует первый возрастной класс в табл. 3, причем средний размер класса, скорее всего, завышен из-за селективности промысловых ловушек, которые могут улавливать только наиболее крупных представителей класса. Реальное значение должно быть ниже, приближаясь к 60 мм. Вследствие завышения разрыв между первым и вторым возрастными классами составляет всего 6 мм, в то время как между размерами других классов он варьирует от 9 до 11 мм (табл. 3), так же как и между классами младшего возраста (Залота, 2017).

Для определения возраста остальных классов необходимо установить, действительно ли каждый из них реален или же какие-то классы являются ложными, выделяющимися вследствие допущения о нормальном распределении частот размерных классов, которые в действительности распределены иначе (Буяновский, Войдаков, 2011). Здесь возможны две версии, у каждой из которых есть свои аргументы.

Согласно первой версии, истинными являются только когорты классов 4, 6 и 8 (табл. 3), которые присутствуют во всех выборках (табл. 2). Учитывая распределение частот в частично объединенных выборках (рис. 6), можно объединить классы 3–4, 5–6 и 7–8. Аналогично рассуждая, можно допустить наличие еще двух классов: 1–2 и 9–10. В этом случае средневзвешенные размеры (рассчитанные по данным табл. 3) составят 73,7, 92,6, 111,4, 127,1 и 143,8 мм (табл. 5; столбец 8б), соответствуя возрасту XI–XV. Эти результаты хорошо согласуются с данными канадских исследователей (Sainte-Marie et al., 1995; Comeau et al., 1998), отмечавших для возраста XII

прирост за линьку в 15–20 мм. В то же время они расходятся с результатами японских специалистов (Ito, 1970; Kanno, 1975; Kon, 1980), согласно которым прирост не превышал 14 мм, а в среднем составлял 10–11 мм (табл. 5).

Наиболее весомым аргументом в пользу этой (первой) точки зрения являются данные по приросту крабов, выловленных в предлиночном состоянии и немедленно (после измерения ШК) помещенных в аквариум на судне. Максимальный размер краба был равен 90 мм, и прирост за линьку составлял 18–19 мм (Sainte-Marie et al., 1995).

Близкие данные (прирост для особей 90–100 мм составил 17–18 мм) были получены на Аляске для краба-стригуна Бэрди *Ch. bairdi* (Paul A., Paul J., 1996): крабов поднимали со дна тралом и транспортировали в лабораторию, где содержали на искусственном кормлении (сельдь, мидии). Во фьорде Бонни-Бэй (западная сторона о. Ньюфаундленд) похожие данные были получены на основе анализа частот размерных классов методом Мак-Дональда и Питчера (Comeau et al., 1998). В Приморье для взрослых самцов прирост за линьку может достигать 20 мм (Слизкин, Кобликов, 2014).

Согласно второй точке зрения, каждая когорта соответствует своему классу возрастом от X до XIX (табл. 5; 8а). В ее пользу также можно привести ряд аргументов. Во-первых, результаты хорошо согласуются с данными японских исследователей (табл. 5). Во-вторых, при измерении крабов, пойманных после мечения в восточных бухтах о. Ньюфаундленд (Taylor, Hoening, 1990), было отмечено, что прирост особей 90–100 мм за линьку составлял 11 мм, и это соответствует значениям, рассчитанным для отдельных выборок (рис. 3). В-третьих, при исследовании одного поселения в северной части Охотского моря до и после терминальной линьки увеличение модального размера составило 12 мм (Карасев, 2014. Рис. 67).

В обеих версиях по каждому аргументу можно привести возражения. Прирост за линьку в лабораторных условиях может быть

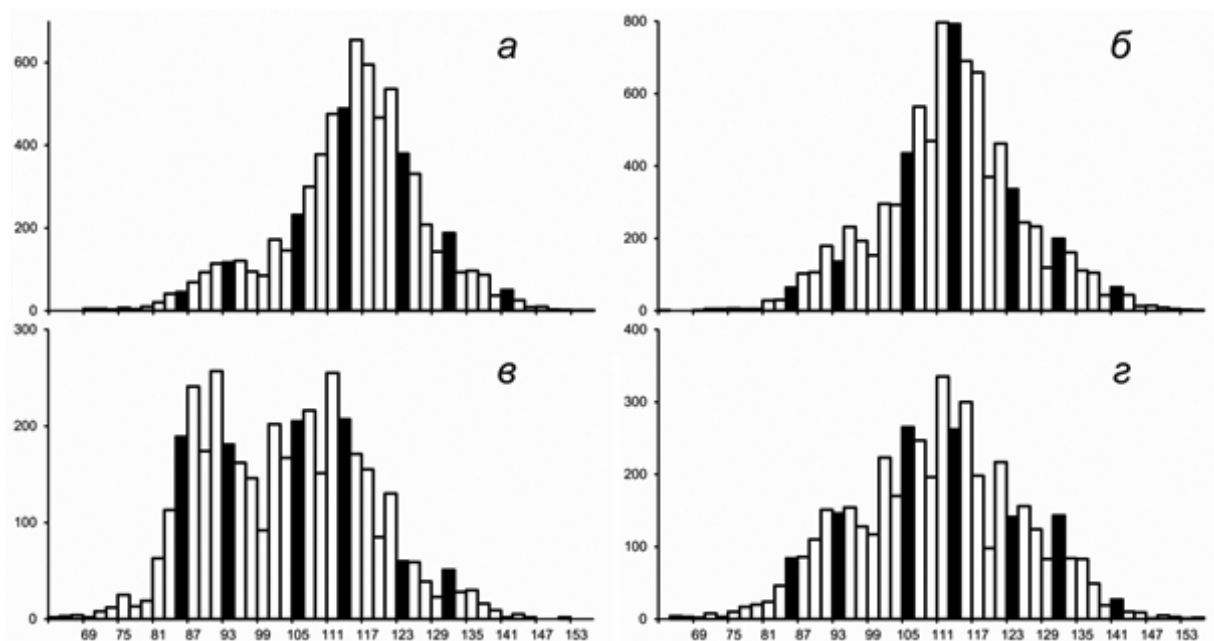


Рис. 6. Размерный состав самцов краба-стригуна опилию Баренцева моря в 2016 г. по данным четырех выборок (а–z), объединенных на уровне сходства, равного 2 (рис. 1): (■) — размерные классы, куда попадают средние размеры возрастных классов (табл. 3). По оси абсцисс — ширина карапакса, мм; по оси ординат — объем выборки, экз.

иным, чем в природе (Paul A., Paul J., 1996), а мечение может травмировать крабов и тем самым снижать темпы роста (Sainte-Marie et al., 1995). Анализ размерного состава в пробах из Бонни-Бэй основан на сравнительно малых выборках взрослых особей (73–821 экз.), причем, во-первых, непонятно, почему из года в год средние размеры когорты оставались неизменными и, во-вторых, при использовании больших выборок между возрастными классами были хорошо заметны промежуточные когорты (Comeau et al., 1998. Fig. 5, 8). В северной части Охотского моря прирост, рассчитанный не по модальным размерам, а по нисходящим ветвям кривой распределения, более точно, по мнению автора (Карасев, 2014), отражает реальное значение и составляет 18 мм. Размерные ряды уловов в Приморье (на основании анализа которых, вероятно, утверждается прирост в 20 мм) приводятся с шагом в 5 мм, который не позволяет увидеть прирост в 9–10 мм. В одних и тех же районах краб-стригун *Ch. bairdi* в среднем крупнее, чем *Ch. opilio* (Слизкин, Сафронов, 2000), и,

соответственно, прирост за линьку (в абсолютном значении) у него также может быть больше. Отсутствие некоторых возрастных групп в отдельных выборках можно объяснить пятнистостью распределения особей определенного возраста, что является типичным для большинства десятиногих ракообразных (Буяновский, 2004).

Все это не позволяет с уверенностью принять какую-то из двух версий или, наоборот, отбросить одну из них, как это было, например, при анализе возрастного состава травяной креветки (Буяновский, Войдаков, 2011). Наиболее целесообразным представляется следование «центральной догме», согласно которой одна размерная группа соответствует одному возрастному классу (Иванов, 1978). В этом случае следует остановиться на второй версии (табл. 3, рис. 2), но вместе с тем мы оставляем возможность другим авторам для ревизии этих представлений и помещаем в табл. 5 данные расчетов по обеим версиям. Различия, наблюдаемые в разных районах (табл. 5), могут быть связаны, во-первых, с зональной и локальной из-

Таблица 5. Средние размеры (мм) самцов краба-стригуна опилио разного возраста в разных районах по данным разных авторов

Возраст, число линек	Авторы								
	1	2	3	4	5	6	7	8а	8б
I	2,95		3,1	2,8	3,2	3,1			
II	4,35		4,6	4,5	5,1	5,0			
III	6,5		6,5	6,8	7,7	7,0			
IV	9,5		9,7	9,9	11,0	9,8			
V	13,5		13,5	13,9	15,3	14,9	14,2		
VI	19,5		19,6	19,5	21,0	21,6			
VII	27,5		27,3	26,9	28,5	28,0			
VIII	37,5		36,8	36,9	38,3	38,3	34,5		
IX	49,5		49,2	50,3	50,7	50,2	45,1		
X	64,5		65,2	68,3	64,5	65,0	60,5	69,2	
XI	81,5	85	80,0		79,8	73,4		75,2	73,7
XII	97,5	98	93,4		96,7	99,5		86,4	92,6
XIII	111,5	112	105,6		115,3	116,2		94,4	111,4
XIV	121,5	124	116,7		136,0	131,4		105,5	127,1
XV	131,5	134	126,8					114,2	143,8
XVI	137,6		135,9					123,4	
XVII			144,2					132,9	
XVIII								142,0	
XIX								150,3	

Примечание. 1 – Ito, 1970 (даны середины диапазонов); 2 – Kanno, 1975 (возраст в линьках не указан); 3 – Kon, 1980; 4 – Robichaud et al., 1989; 5 – Sainte-Marie et al., 1995; 6 – Comeau et al., 1998 (начиная с линьки XI указаны размеры для зрелых (широкопалых) самцов); 7 – Залота, 2017; 8а – наши данные, основная версия; 8б – то же, альтернативная версия (объяснение см. в тексте).

менчивостью условий обитания и, во-вторых, с отличием условий в Баренцевом море, куда краб вселился сравнительно недавно, от нативной части ареала.

В соответствии с выбранной версией максимальный возраст будет равен 19 линькам (XIX), что соответствует биологическому возрасту в 15 лет. Если же учесть, что после терминальной линьки краб может жить еще пять лет (Sainte-Marie et al., 1995; Comeau et al., 1998), а крупные узкопалые самцы могут пропустить очередную линьку

(Comeau et al., 1998), то максимальная продолжительность жизни самцов в Баренцевом море составляет 22 года, что совпадает с величиной, указываемой для Берингова моря (Иванов, Соколов, 1997). Вместе с тем, учитывая, что доля особей возраста XIX–XX крайне мала (табл. 3), среднемаксимальную продолжительность жизни следует считать равной 20 годам.

Возрастной состав и терминальная линька. В настоящее время наличие у самцов крабов-стригунов терминальной

линьки считается общепризнанным фактом (Иванов, Соколов, 1997; Слизкин, Кобликов, 2013). Одним из наиболее характерных ее признаков является скачкообразное увеличение относительной ширины клешни, и поэтому перелинявших самцов называют широкопалыми. Минимальная ШК широкопалого самца в Баренцевом море была равна 64 мм, что почти полностью совпало с аналогичным значением для Японского моря (Слизкин, Кобликов, 2013). Как и следовало ожидать, максимальные размеры были также характерны для широкопалых особей. Максимальные размеры узкопалых самцов также практически совпадали — около 145 мм в Японском и 149 мм — в Баренцевом морях. Также были очень близки коэффициенты линейной регрессии, вычисленные для широкопалых самцов: 0,29 (свободный член был равен -7,8) в Японском море и 0,31 (-6,7) — в Баренцевом. Расхождения в коэффициентах для узкопалых самцов (0,19 и 0,24 соответственно) связаны с тем, что в Японском море анализировали данные траловых уловов, и мелкие самцы (ШК 10–60 мм) были такими же многочисленными, как и крупные особи. В отличие от Баренцева моря у Восточной Канады увеличение высоты клешни по отношению к ШК у широкопалых самцов происходит изометрически, в то время как у узкопалых самцов оно, так же как и в Баренцевом море, происходит опережающими темпами (Sainte-Marie et al., 1995).

Максимальный размер узкопалого самца (рис. 5) превышает средний размер краба в предпоследнем возрастном классе (табл. 3). Следовательно, формирование всех 10 возрастных классов может происходить за счет линьки узкопалых крабов, и в привлечении к объяснению формирования классов возможности линьки широкопалых самцов (Иванов, Соколов, 1997) нет не-

обходимости. Терминальная линька самцов, скорее всего, сопровождается приростом ШК (Taylor, Hoenig, 1990; Sainte-Marie et al., 1995; Карасев, 2014).

Низкие уловы узкопалых самцов (рис. 4), по-видимому, обусловлены не низкой плотностью, а тем, что при подходе к ловушкам их отпугивают более агрессивные широкопалые особи (Иванов, 2001; Слизкин, Кобликов, 2014).

Возрастной состав и прогнозирование. Терминальная линька обуславливает сосуществование крабов разного биологического возраста в одной и той же размерно-возрастной группе. Тем самым нарушается основная аксиома, в соответствии с которой размерные группы и возрастные классы жестко соответствуют друг другу (Иванов, Соколов, 1997). Само же распределение размерных групп (рис. 2) больше показывает вероятность терминальной линьки в том или ином возрасте, нежели реальное соотношение самцов разного биологического возраста. Учитывая эти обстоятельства, классический когортный анализ, в котором численность возрастного класса на следующий год оценивается исходя из численности предыдущего класса в текущем году, здесь не работает.

В наиболее общем виде модель, позволяющая прогнозировать численность краба-стригуна опилио, должна включать численность и размерно-возрастной состав узкопалых самцов шириной карапакса от 90 мм. Эта величина (адекватно получаемая только при траловой съемке), включающая узкопалых самцов промыслового размера, и будет пополнением промыслового запаса (крабы ШК ≥ 100 мм)¹. Для них следует оценивать два параметра — естественную смертность и вероятность терминальной линьки; оценка промысловой смертности не требуется, поскольку промыслом они прак-

¹Такой же вывод был сделан по результатам исследований в Японском море, но авторы (Слизкин, Кобликов, 2014) предлагают считать пополнением только особей промыслового размера. Поскольку мы считаем, что терминальная линька сопровождается приростом ШК, часть особей непромыслового размера может его достигнуть, проходя линьку.

тически не затрагиваются. Для широкопалых самцов, которые составляют 98,5% уловов особей промыслового размера, следует оценивать естественную и промысловую смертность. Кроме того, следует учитывать, что после терминальной линьки самцы еще год не используются промыслом (Слизкин, Кобликов, 2014).

В силу указанных выше причин информационное обеспечение, необходимое для прогнозирования запаса крабов-стригунов с помощью математических моделей, требует значительно больших затрат по сравнению другими группами промысловых ракообразных (креветки, крабиды). Возможно, поэтому в ряде районов для прогноза используют иные, немодельные, методы (Caddy, 2004; Assessment ..., 2017).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования показали, что при первоначальном определении возраста не нужно обрабатывать один массив, пусть даже и содержащий большое число промеров. Более эффективной является его разбивка на отдельные выборки (не менее 500 экз.) с выделением возрастных когорт в каждой из них. Такой подход позволяет не только выделить когорты, но и верифицировать их путем сравнения разных выборок (табл. 2). Эта информация может быть полезна при расчете возрастной структуры пополнения и оценке вероятности терминальной линьки. Применение алгоритма расщепления размерных рядов на возрастные когорты к значениям индекса отношения высоты клешни к ШК позволяет успешно (и воспроизводимо) разделять функционально зрелых и незрелых самцов, несмотря на перекрытие морфометрических признаков.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны анонимному рецензенту за ценные замечания по содержанию рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буяновский А.И. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных. М.: Изд-во ВНИРО, 2004. 306 с.

Буяновский А.И., Войдаков Е.В. Возрастной состав травяной креветки *Pandalus latirostris* (Decapoda, Pandalidae) у островов Малой Курильской Гряды // Вопр. рыболовства. 2011. Т. 12. № 2 (46). С. 274–292.

Дэвис Д.С. Статистический анализ данных в геологии. Кн. 2. М.: Недра, 1990. 427 с.

Залота А.К. Чужеродные виды десятиногих ракообразных (Crustacea, Decapoda) в морях России и сопредельных водах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИО РАН, 2017. 24 с.

Иванов Б.Г. О возможности разделения одного возрастного класса у ракообразных на две размерных группы на примере *Pandalus borealis* (Crustacea, Decapoda) // Зоол. журн. 1978. Т. 57. №2. С. 673–681.

Иванов Б.Г. Проблемы промыслового использования крабов-стригунов *Chionoecetes* spp. в дальневосточных морях России // Тез. докл. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камшат, 2001. С. 170–172.

Иванов Б.Г., Соколов В.И. Краб-стригун *Chionoecetes opilio* (Crustacea Decapoda, Brachyura Majidae) в Охотском и Беринговом морях // Arthropoda Selecta. 1997. Т. 6. Вып. 3–4. С. 63–86.

Карасев А.Н. Краб-стригун опилио северной части Охотского моря (особенности биологии, запасы, промысел). Магадан: Новая полиграфия, 2014. 194 с.

Кузьмин С.А., Ахтарин С.М., Менис А.Т. Первые находения краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (Decapoda, Majidae) в Баренцевом море // Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 4. С. 489–491.

- Первеева Е.Р. Распределение и биология стригуна опилио *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) в водах, прилегающих к о. Сахалин: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2005. 22 с.
- Родин В.Е., Слизкин А.Г., Мясоходов В.И. и др. Руководство по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО, 1979. 59 с.
- Соколов К.М., Павлов В.А., Стрелкова Н.А. и др. Краб-стригун опилио в Баренцевом и Карском морях. Мурманск: ПИИРО, 2016. 242 с.
- Слизкин А.Г., Кобликов В.Н. Динамика биологических параметров, распределение и некоторые вопросы прогнозирования состояния запасов краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* в южной части подзоны Приморье // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 175. С. 26–33.
- Слизкин А.Г., Кобликов В.Н. Морфометрический критерий половой и функциональной зрелости, прогнозирование запасов и пополнения краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* в южной части подзоны Приморье // Там же. 2014. Т. 178. С. 124–134.
- Слизкин А.Г., Сафронов С.Г. Промысловые крабы прикамчатских вод. Петропавловск-Камчатский: Северная Пацифика, 2000. 180 с.
- Assessment of the estuary and Northern Gulf of St. Lawrence (Areas 13 to 17, 12A, 12B, 12C and 16A) snow crab stocks in 2016. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Advis. Rep. 2017/020. 21 p. (http://www.dfo-mpo.gc.ca/csas-sccs/Publications/SAR-AS/2017/2017_020-eng.pdf)
- Caddy J. F., Wade E., Surette T. et al. Using an empirical traffic light procedure for monitoring and forecasting in the Gulf of St. Lawrence fishery for the snow crab, *Chionoecetes opilio* // Fish. Res. 2005 V. 76. № 1. P. 123–145.
- Comeau M., Conan G.Y., Maynou F. et al. Growth, spatial distribution, and abundance of benthic stages of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) in Bonne Bay, Newfoundland, Canada // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1998. V. 55. № 1. P. 262–279.
- Gayanilo F.C., Jr., Sparre P., Pauly D. FAO-ICLARM stock assessment tools II. User's guide. Computerized Information Series. Fisheries. №8. Rome: FAO, 2005. 168 p.
- Ito K. Ecological studies on the edible crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius), in the Japan Sea. III. Age and growth as estimated on the basis of the seasonal changes in the carapace width frequencies and the carapace hardness // Bull. Jpn. Sea. Reg. Fish. Res. Lab. 1970. № 22. P. 81–116.
- Kanno Y. On the method of estimation of age composition of male tanner crabs in the Okhotsk Sea // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 1975. V. 41. № 4. P. 403–411.
- Kon T. Studies on the life history of the zuwai crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius). Spec. Publ. Sado Mar. Biol. Stn. Ser. 2. Niigata Univ., 1980. 64 p.
- Paul A.J., Paul J.M. Male tanner crab carapace widths at previous intermolt estimated from laboratory growth, Kachemak Bay, Alaska // Alaska Fish. Res. Bull. 1996. V. 3. № 2. P. 132–135.
- Robichaud D.A., Bailey R.F.J., Elner R.W. Growth and distribution of snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the southeastern Gulf of St. Lawrence // J. Shellfish Res. 1989. V. 8. № 1. P. 13–23.
- Sainte-Marie B., Raymond S., Brêthes J.-C. Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. V. 52. P. 903–924.
- Taylor D.M., Hoenig J.M. Growth per molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio*, from Conception and Bonavista Bays, Newfoundland // Fish. Bull. US. 1990. № 88. P. 753–760.

**AGE COMPOSITION OF THE MALE SNOW CRABS
IN THE TRAP CATCHES IN THE BARENTS SEA**

© 2018 y. A.I. Buyanovsky, S.V. Goryanina

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, 107140

Age composition of the male snow crabs catches in 2016 was calculated by analysis of size frequencies distribution. Within the range of carapace width 60-160 mm 10 age cohorts with normal distribution of size classes and means 69, 75, 86, 94, 105, 114, 123, 142, 150 mm were distinguished. These data and their standard deviations were used for age-length key construction. The average increment of the carapace width per molt is about 12 mm. It is suggested that maximal longevity is about 22 years. The index connecting relation of chela height and carapace width logarithms is proposed for preliminary division of adolescent (small-clawed) and adult (large-clawed) males. When the index exceeds 1,27 the majority of males becomes large-clawed.

Keywords: Chionoecetes opilio, size and age structure, terminal molt, allometry of chela.