

БИОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 574.587: 574.62

**ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ПОСЕЛЕНИЙ ТРАВЯНОЙ КРЕВЕТКИ  
*PANDALUS LATIROSTRIS* (DECAPODA, PANDALIDAE)  
У ОСТРОВОВ МАЛОЙ КУРИЛЬСКОЙ ГРЯДЫ**

© 2011 г. А.И. Буяновский, Е.В. Войдаков

*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного  
хозяйства и океанографии, Москва 107140*

Поступила в редакцию 02.03.2010 г.

Окончательный вариант получен 13.08.2010 г.

Предлагается методика выделения возрастных когорт у десятиногих ракообразных на примере локальной популяции травяной креветки Малых Курил. Когорты выделяются без предварительного знания их числа, темпов роста креветок и характера распределения размерных классов внутри когорты. Первая когорта, 0+ (средняя ДК – 15,5 мм), состояла преимущественно из молоди, когорты 1+ (24,5 мм) и 2+ (29,5 мм) – самцов, когорта 3+ (33,9 мм) – интерсексов и самок, когорты 4+ (37,2 мм) и 5+ (40,0 мм) – самок. Средние размеры когорт 1+ и 2+ увеличивались с сентября по декабрь вследствие сезонного роста самцов. С возрастом разница между средними размерами соседних когорт уменьшалась.

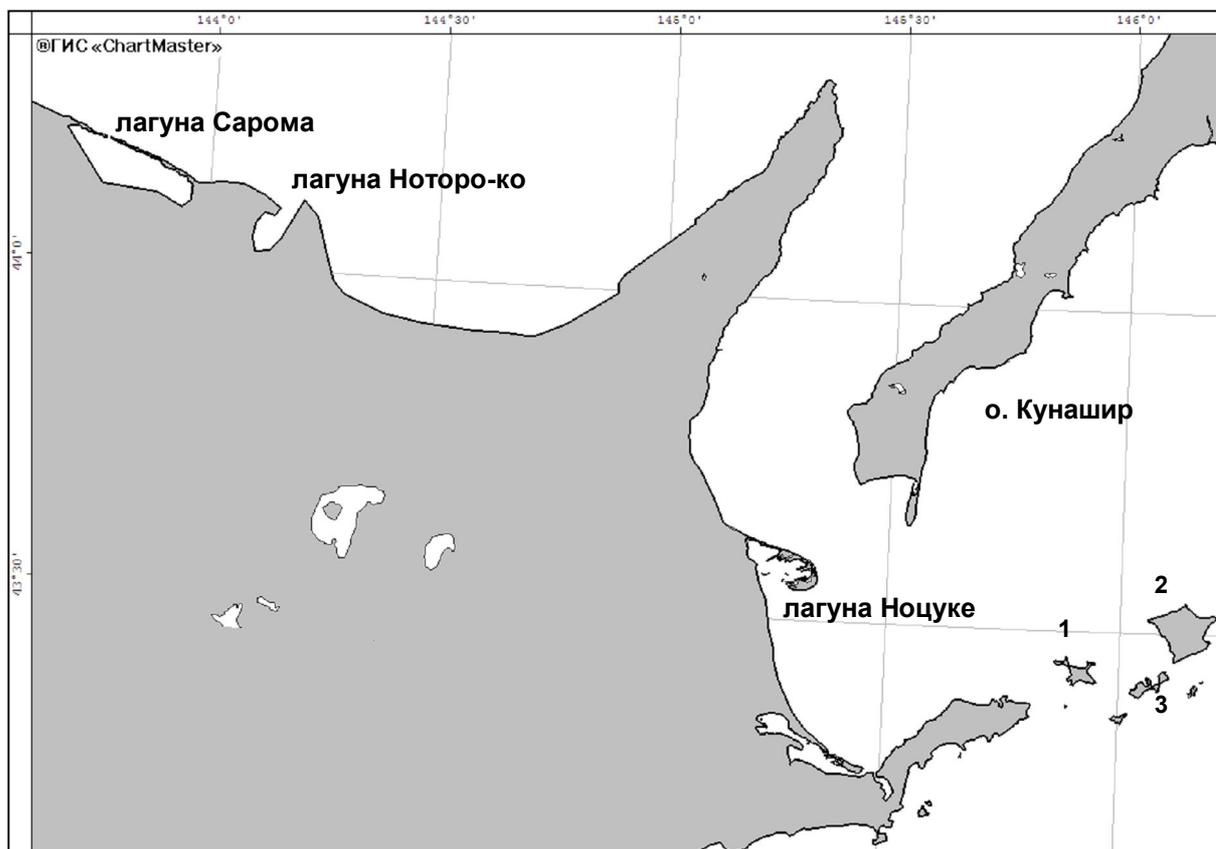
*Ключевые слова:* возрастной состав, размерные классы, травяная креветка, Малые Курилы, когорты, *Pandalus latirostris*.

Установление возрастного состава является одной из основных задач эколого-популяционного исследования. У большинства ракообразных ее решение осложняется невозможностью определения индивидуального возраста из-за отсутствия каких-либо регистрирующих структур (отолитов, раковины, панцирных пластинок и т.п.). Следовательно, единственным способом оценки остается анализ размерных рядов (частот распределения размерных классов). Все методы (см. обзор Ivanov, Stolyarenko, 1995) сводятся к разделению размерного ряда на серию возрастных классов с последующим определением их численности, среднего размера и дисперсии. Такая задача легко решается, если распределение частот размерных классов в возрастном классе близко к нормальному. Но поскольку в природных выборках распределение чаще бывает асимметричным, то появляется возможность разделения одного и того же размерного ряда на разное число нормально распределенных возрастных классов со своими значениями численности, среднего размера и дисперсии. Для преодоления данного затруднения требуется предварительное знание числа возрастных классов и темпов группового роста. Поскольку получить такую информацию можно или в эксперименте, или в серии многолетних наблюдений за так называемым высокоурожайным поколением (Sund, 1930), то для многих, недостаточно хорошо исследованных, популяций она отсутствует. В этих обстоятельствах необходимо, во-первых, объективно выбрать единственный вариант разделения одного размерного ряда, и, во-вторых, проанализировать разделения в разных размерных рядах с возможным объединением части возрастных классов в группы (когорты) на основе наименее противоречивого варианта. Таким образом, цель данного исследования можно определить как разработку методики разделения размерного ряда на возрастные когорты при отсутствии предварительных сведений об их числе, темпах роста объекта и характере распределения размерных классов внутри когорты.

В качестве модельного объекта была выбрана (локальная) популяция травяной креветки *Pandalus latirostris* Rathbun, 1902 Малой Курильской гряды. Выбор был связан, во-первых, с репрезентативностью выборок, собранных во время ресурсных исследований; во-вторых, с относительной легкостью выделения возрастных групп, обусловленной сезонностью роста и коротким жизненным циклом; в-третьих, с разрозненностью собранных сведений, которая чаще всего имеет место при работе научного наблюдателя на промысловом судне. Кроме того, вид неплохо изучен в других районах (см. обзор Буяновский и др., 2007), и это позволяет верифицировать результаты, полученные с помощью предлагаемой методики.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

*Сбор и первичная обработка данных.* Материалом послужили сборы креветок у островов Малой Курильской гряды – Танфильева, Юрий, Зеленый (рис. 1) – в 2004 и 2006-2009 гг. (табл. 1). Пробы собирали не далее 500 м от берега. У о. Танфильева их брали повсеместно, кроме южного берега, с глубин 1-5 м; у о. Зеленый – у западного и северо-западного берега в том же диапазоне глубин; у о. Юрий в северо-восточных бухтах Широкая и Катерная, с глубин 1-15 м.



**Рис. 1.** Карта района исследований и прилежащих акваторий, где исследовали поселения травяной креветки: 1 – о. Танфильева; 2 – о. Зеленый; 3 – о. Юрий.

**Fig. 1.** Map of samplings and adjacent regions where populations of grass shrimps were studied: 1 – Tanfilyeva Island; 2 – Zelyony Island; 3 – Yury Island.

Сбор материала осуществляли с небольшой лодки или шхуны, где находилась бригада добытчиков в составе 3 человек. Вылов вели коническими обтянутыми делью с ячеей (расстояние от узла до узла) 15 мм ловушками японского производства с 4 боковыми входами. Ловушки были собраны в группы, порядки, и

крепилась к общему канату, хребтине. Застой ловушек варьировал от 1 до 6 дней, составляя, в среднем, 3 дня.

**Таблица 1.** Сроки сбора проб и объем материала.

**Table 1.** Time of sampling, number of samples, number of measured shrimps.

Год	Сроки сбора проб	Острова	Собрано проб	Измерено креветок
2004	20.09 – 09.10	Танфильева, Юрий, Зеленый	97	5696
2006	02.09 – 20.11	Зеленый, Юрий	78	11678
2007	15.11 – 27.11	Зеленый, Юрий	17	1622
2008	06.09 – 09.12	Танфильева	192	22476
2009	13.10 – 18.10	Танфильева, Юрий, Зеленый	50	6396

Для сбора биологической информации использовали улов из нескольких ловушек, последовательно расположенных вблизи одного из концов порядка. Креветок помещали в отдельную емкость, где у каждой особи измеряли длину карапакса и определяли пол.

Длину карапакса измеряли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм как расстояние от заднего края заглазничной впадины до середины заднего края карапакса. При определении пола приоритетным признаком считали наличие/отсутствие стернальных шипов: особей с редуцированными шипами (или без них) относили к самкам (Иванов, 2004). Соответственно, к категории «самцы», помимо собственно самцов, были отнесены интерсексы и ранее не спаривавшиеся самки.

Дополнительное исследование было выполнено в сентябре 2008 г., когда, наряду с наличием/отсутствием стернальных шипов, для определения пола (т.е. разделения самцов, самок и интерсексов) использовали традиционный признак – строение эндоподита 1-ой плавательной ноги (Иванов, 2004).

Всего у островов Малой Курильской гряды было собрано 434 пробы и обработано 47 868 экз.

Поскольку одни авторы в качестве базового параметра используют промысловую длину тела (ДТ), а другие – длину карапакса (ДК), то при обсуждении результатов связь между ними описывали линейным уравнением (Буяновский и др., 2007):

$$ДТ (мм) = 3,1 \times ДК(мм) + 7,4 \quad (1)$$

Все пробы были сгруппированы так, чтобы пространственно-временная изменчивость размерного состава была минимальной. Для этого сравнивали размерный состав проб, собранных на небольших участках в пределах одной декады (подробнее см. Буяновский и др., 2007). В итоге было выделено 3 района, соответствующие прибрежью островов Танфильева, Юрий и Зеленый, и 3 сезона: летне-осенний (1 сентября-10 октября), осенний (11-31 октября) и осенне-зимний (1 ноября-10 декабря). С учетом данного разбиения вся совокупность проб была объединена в 16 независимых выборок (табл. 2).

ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ПОСЕЛЕНИЙ ТРАВЯНОЙ КРЕВЕТКИ

**Таблица 2.** Средние размеры ( $DK \pm SD$ , мм) возрастных классов травяной креветки Малых Курил. В скобках указана доля класса (%) в выборке (без учета численности класса 0). ОВ – объем выборки. Классы 1-3 представлены преимущественно самцами, 4-6 – интерсексами и самками.

**Table 2.** Mean sizes ( $CL \pm SD$ , мм) of age classes of the grass shrimp from Habomai Islands. Parts (%) of each class (without of class 0) are given in brackets. ОВ – sampling number. Classes 1-3 consist presumably of males; classes 4-6 – intersexes and females.

Год	Район	Сезон	0	1	2	3	4	5	6	ОВ
2004	Танфильева	20.09-10.10	16,0±0,9	23,0±1,4 (38,8)	29,0±1,6 (30,4)	-	35,6±1,3 (28,8)	39,0±1,4 (2,1)	-	4049
	Зеленый		-	23,3±1,5 (42,0)	29,5±1,3 (27,7)	-	35,1±2,0 (29,6)	39,0±1,3 (0,8)	-	512
	Юрий		-	21,9±1,2 (12,7)	27,3±1,4 (61,3)	30,9±0,5 (7,5)	34,1±1,5 (18,5)	-	-	1135
2006	Зеленый	01.09-10.10	15,7±0,9	23,2±1,6 (34,2)	28,6±1,7 (29,2)	-	33,8±1,3 (26,5)	36,5±1,1 (9,7)	41,0±0,9 (0,4)	2709
		01.11-10.12	16,7±1,8	25,4±1,4 (51,5)	31,3±1,4 (42,1)	-	36,3±1,4 (6,4)	-	-	447
	Юрий	01.09-10.10	-	21,6±1,1 (20,8)	27,1±1,3 (51,1)	-	31,8±1,3 (19,7)	35,0±1,1 (7,7)	38,5±1,2 (0,7)	3965
		11.10-31.10	15,7±2,0	23,2±1,3 (38,0)	29,4±1,6 (52,8)	-	32,9±0,6 (4,6)	34,9±1,0 (4,2)	40,0±1,1 (0,3)	2210
		01.11-10.12	16,7±1,2	24,4±1,5 (51,4)	30,3±1,5 (45,6)	-	33,6±0,8 (1,9)	36,2±0,9 (1,2)	-	2347
2007	Зеленый	01.11-10.12	-	24,7±0,9 (32,5)	28,5±1,5 (43,0)	-	34,1±1,8 (21,2)	40,0±1,3 (3,3)	-	501
	Юрий	-	26,5±2,3 (56,1)	29,6±0,9 (25,3)	-	32,8±0,8 (10,7)	35,5±1,3 (7,8)	-	1121	
2008	Танфильева	01.09-10.10	-	21,8±0,9 (10,7)	24,3±1,5 (34,1)	28,8±1,1 (4,4)	33,5±1,4 (45,3)	37,6±1,0 (3,8)	40,0±1,0 (1,6)	8859
		11.10-31.10	13,5±1,4	23,8±1,2 (23,1)	26,4±1,4 (33,6)	31,5±1,2 (15,6)	34,1±1,2 (23,4)	38,0±1,1 (4,3)	40,1±0,9 (0,6)	5327
		01.11-10.12	14,9±1,7	24,0±1,1 (23,0)	26,4±1,4 (52,6)	31,4 (см. текст)	33,1±1,7 (23,4)	38,2±1,5 (1,4)	-	8290
2009	Танфильева	11.10-31.10	-	24,1±1,2 (41,2)	26,8±1,0 (21,5)	29,6±1,1 (12,6)	33,8±1,3 (22,2)	37,6±1,2 (2,5)	-	5214
	Зеленый		-	26,2±1,8 (66,7)	30,4±1,2 (11,2)	-	34,3±1,1 (20,1)	37,0±1,0 (2,0)	-	614
	Юрий		-	26,3±1,3 (45,8)	29,1±1,3 (39,9)	-	34,2±1,4 (12,7)	39,0±0,8 (1,6)	-	568

Для получения размерного ряда данные промеров группировали с шагом 1 мм с помощью пакета программ STATISTICA 6.0©.

Расщепление размерного ряда на возрастные классы, каждый 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). Дистрибутив программы и руководство пользователя находятся в открытом доступе на сайте <http://www.fao.org/fishery/topic/16072/en>. Процедуру выделения выполняли методом Бхаттачарайя (Bhattacharya, 1967) в п. меню: Assess – Modal Progression Analysis – Bhattacharya's method.

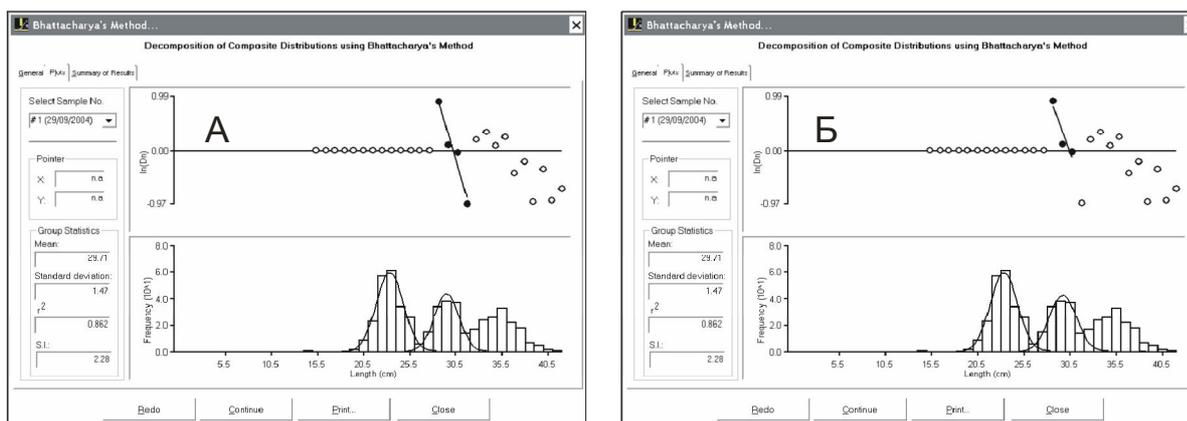
При использовании метода Бхаттачарайи вначале строится точечный график, где по оси абсцисс указаны середины размерных классов, а по оси ординат – натуральные логарифмы отношения частоты данного класса к частоте предшествующего класса (рис. 2, верхнее окно: точки правее линии регрессии). Если через несколько соседних точек (рис. 2: выделены черным цветом) провести прямую, описываемую уравнением  $b_j L_i + C_j$ , то с помощью коэффициентов  $b_j$  и  $C_j$  ( $L_i$  – верхние границы размерных классов) можно рассчитать основные параметры  $j$ -го ( $j = 1 \dots k$ ) нормального распределения (=возрастного класса) – средний размер  $L_{jcp}$  и стандартное отклонение  $\sigma_j$ :

$$L_{jcp} = -b_j / C_j \quad (2)$$

$$\sigma_j = \sqrt{-\delta / b_j} \quad (3)$$

где  $\delta$  – размер классового интервала (на рисунке 2 – 1 см).

Очевидно, что все расчеты возможны только при отрицательном наклоне прямой (отрицательном значении коэффициента  $b_j$ ). Если через выбранные точки прямая проходит с положительным наклоном, программа сигнализирует об ошибке.



**Рис. 2.** Расщепление размерного ряда на возрастные классы методом Бхаттачарайя. Для построения (правой) нормальной кривой взято 4 (А) или 3 (Б) точки.

**Fig. 2.** Decomposition of sizes distribution into age classes by Bhattacharya's method. For normal curve (right) construction were used either 4 (A) or 3 (B) points.

После выделения  $j$ -го нормального распределения, все размерные классы, через чьи ординаты была проведена прямая, исключаются из рассмотрения (на рисунке 2 в верхнем окошке – точки с нулевыми ординатами слева от линии регрессии), а частоты оставшихся классов пересчитываются с использованием функции Гаусса:

$$n_{ic} = n_i - \sqrt{\left(\frac{1}{\sigma_j \sqrt{2\pi}}\right) \cdot \left(\frac{(L_i - L_{jcp})^2}{2\sigma_j^2}\right)}, \quad (4)$$

где  $n_{ic}$  – скорректированная частота,  $n_i$  – исходная (или скорректированная после выделения  $(j-1)$ -го распределения) частота.

Далее, для скорректированных частот строится новый точечный график и выделяется следующее,  $(j+1)$ -е, нормальное распределение. Процедура выделения распределений заканчивается, когда не остается точек, через которые можно провести прямую с отрицательным наклоном.

Все расчеты программа делает автоматически. После выбора крайних точек (рис. 2) в верхнем окошке рисуется прямая линия, а в нижнем – строится соответствующая кривая нормального распределения. В боковых окошках при этом указываются: средний размер  $L_{jcp}$  (Mean), стандартное отклонение  $\sigma_j$  (Standard Deviation, далее –  $SD$ ), достоверность аппроксимации ( $r^2$ ), индекс перекрытия ( $SI$ ). Индекс перекрытия рассчитывается как отношение разницы средних размеров  $j$ -го и  $(j-1)$ -го возрастных классов к разнице их стандартных отклонений. Если  $SI < 2$ , программа выдает предупреждение о серьезном перекрытии размерных частот соседних возрастных классов. При игнорировании данного предупреждения возникающие (в нижнем окошке) распределения нередко оказываются очень далеки от реальных (именно поэтому был отвергнут второй метод расщепления, NORMSEP, который не учитывает степени перекрытия). Пересчет частот по формуле (4) производится автоматически, после выделения очередного возрастного класса.

При следовании правилу, что  $SI \geq 2$ , программа сама определяет число выделенных возрастных классов  $k$ , без его предварительного задания. Вместе с тем, перед пользователем возникает вопрос, сколько и каких точек надо выбрать, чтобы нормальная кривая прошла наилучшим образом через эмпирические частоты (рис. 2А-Б). Поскольку в рамках пакета FISAT-II эта задача не решается, был написан дополнительный макрос, реализованный в пакете программ MS-Excel ©. Данный алгоритм очень близок к методике, предложенной ранее, когда для расчетов использовали калькулятор (Pauly, Caddy, 1985).

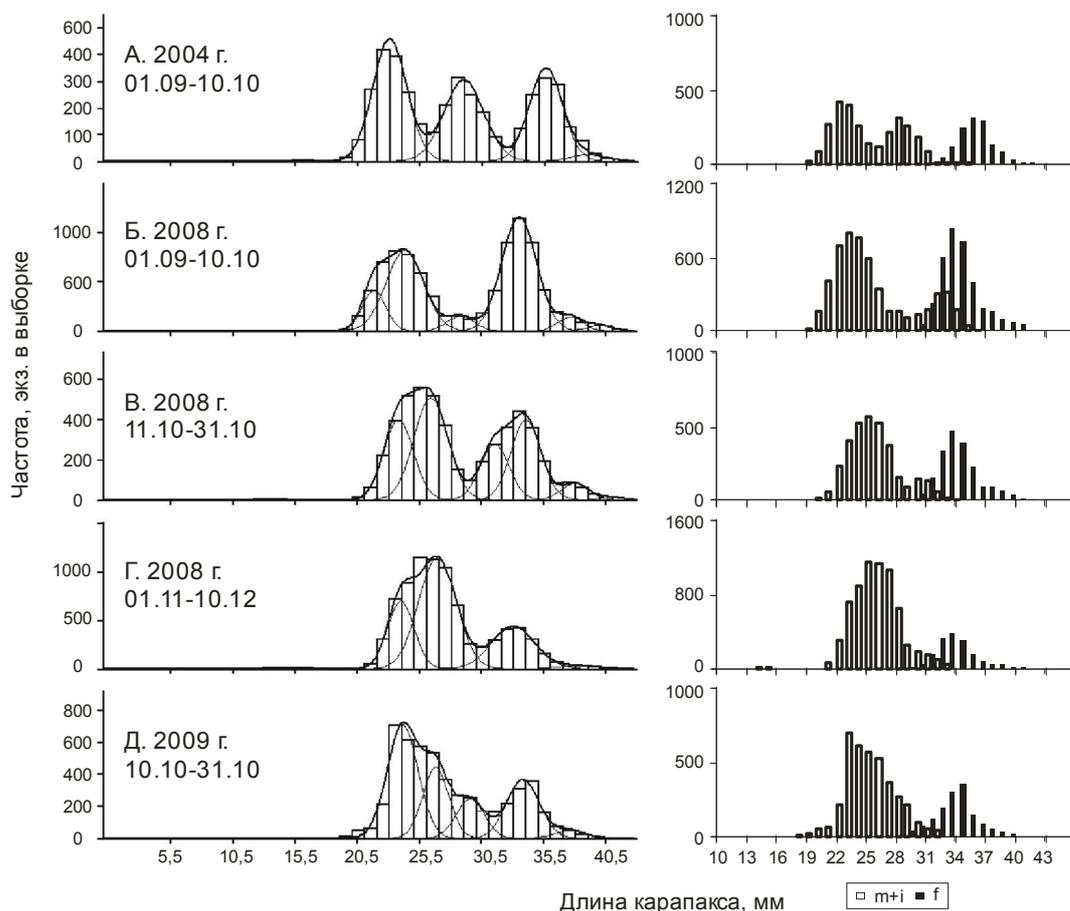
В первом столбце таблицы листа MS-Excel © указываются середины размерных классов (далее –  $L_i$ ) выбранного ряда. В последующих  $k$  столбцах, указываются теоретические частоты нормального распределения, которые генерируются с помощью команды «=НОРМРАСП([ $L_i$ ],[среднее],[ $SD$ ],ЛОЖЬ))\*[ $P_k$ ]», где  $P_k$  – численность  $k$ -го возрастного класса, указана в колонке «Population» на вкладке «Summary of Results» (рис. 2). В крайних столбцах приводятся: теоретические частоты, суммированные по  $k$  столбцам каждой строки; соответствующие им эмпирические частоты; квадраты разностей между эмпирическими и теоретическими частотами. Описанную процедуру выполняли для каждого выделенного сочетания возрастных классов. Сумма квадратов разностей между эмпирическими и теоретическими частотами была выбрана как целевая функция, с помощью которой оценивали точность аппроксимации: из всех выделенных сочетаний возрастных классов выбирали то, где значение целевой функции было минимальным.

В выбранных сочетаниях соответствие между расчетными и эмпирическим частотами дополнительно проверяли с помощью двухвыборочного критерия Смирнова-Колмогорова  $\lambda$ . Во всех случаях различия не были достоверны ( $p > 0,05$ ).

Частоты для гистограмм размерно-полового состава рассчитывали в пакете STATISTICA 6.0©, а сами гистограммы строили в пакете MS-Excel ©.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Прежде чем переходить к изложению результатов необходимо дать основные определения. *Возрастной класс* – совокупность особей одного возраста, размеры которых характеризуются нормальным распределением. *Возрастная когорта* – совокупность особей одного возраста; когорта может состоять из одного и более возрастных классов. *Мономодальная (размерная) группа* – совокупность размерных классов, группирующихся вокруг одной моды. По мере удаления от моды частоты размерных классов уменьшаются; если они начали увеличиваться, то данный размерный класс следует относить к соседней мономодальной группе. *Средний размер класса или когорты* – средняя длина карапакса (ДК) креветок, относящихся к данному классу или когорте.



**Рис. 3.** Размерно-возрастной (слева) и размерно-половой (справа) состав поселений травяной креветки у о. Танфильева. m+i – самцы и переходные особи; f – самки.

**Fig. 3.** Size-age (left part) and size-sex (right part) structure of the Tanfilylyeva Island grass shrimp local population. m+j – males and intersexes; f – females.

Остров Танфильева. В летне-осенний сезон 2004 г. было выделено 4 возрастных класса (здесь и далее класс 0, представленный особями ДК менее 20 мм не рассматривается, подробнее об этих креветках см. Обсуждение). Классы 1-2 были представлены самцами, а классы 4-5 (класс 3 пропущен: табл. 2) – самками

(рис. 3А; табл. 2). Классы 1-2 относились к мономодальным группам 1-2, а классы 4 и 5 – к мономодальной группе 3.

В аналогичный период 2008 г. было выделено 6 возрастных классов (табл. 2), причем классы 1-3 были представлены самцами, класс 4 – самками и интерсексами, классы 5-6 – самками (рис. 3Б). Присутствие в классе 4 интерсексов и ранее не спаривавшихся самок (на графиках справа – особи ДК > 32 мм), которые в 2004 г. отсутствовали, связано с более ранними сроками сбора проб: к 3-ей декаде сентября (когда начали сбор проб в 2004 г.) нерест заканчивается, и переходные особи превращаются в самок. В отличие от 2004 г. в мономодальную группу 1 вошло 2 класса, группа 2 была выражена плохо и содержала 1 класс, остальные 3 класса вошли в группу 3.

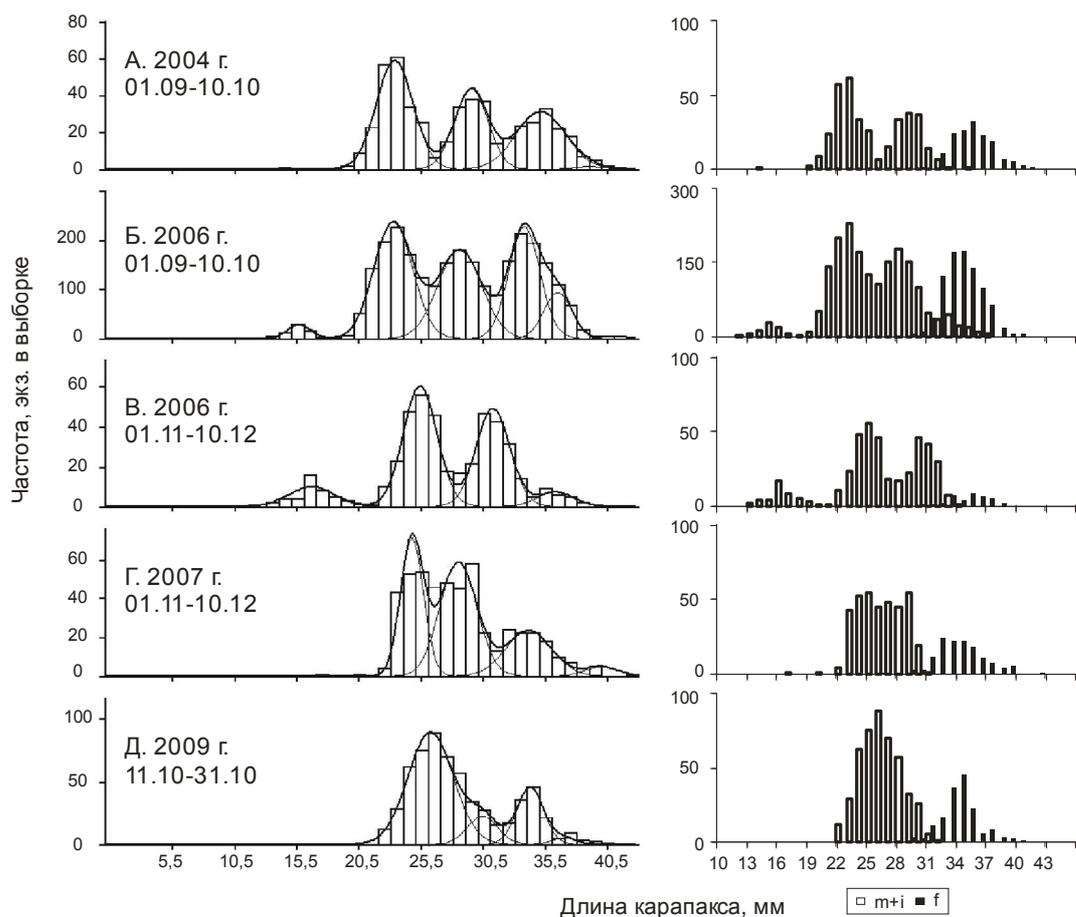
В осенний сезон 2008 г. было выделено те же 6 возрастных классов (табл. 1), причем классы 1-2 были представлены самцами, класс 3 – преимущественно самцами, остальные – самками (рис. 3В). По сравнению с предыдущим сезоном, средние размеры в каждом классе были больше, но наиболее заметный прирост был отмечен для 2-х первых классов. В размерно-возрастном составе мономодальная группа 2 соответствовала мономодальной группе 3 летне-осеннего сезона и включала в себя возрастные классы 3-4. Классы 5-6 относились к группе 3, у которой не было аналогов в летне-осенний сезон ни в 2004 г., ни в 2008 г.

В осенне-зимний сезон 2008 г. было выделено 4 возрастных класса (табл. 1), причем классы 1-2 были представлены самцами, а классы 3-4 – самками (рис. 3Г). При анализе размерного состава самцов выделялся еще один класс средним размером 31,5 мм (рис. 3Г, справа): на гистограмме размерно-возрастного состава (рис. 3Г, слева) он «подавляется» более мощными соседними классами. В формировании мономодальной группы 1 участвовали те классы (1-2), что и в предыдущем сезоне, а группа 2 была сформирована классами 3-4. Кроме того, в нее вошел и класс 3, выявляемый только в размерном ряду самцов.

В 2009 г. было выделено 5 возрастных классов, которые, в целом, соответствовали таковым, выделенным в аналогичный сезон 2008 г. (рис. 3В, 3Д; табл. 1). Классы 1-3 были представлены самцами и относились к мономодальной группе 1; классы 4-5 были представлены самками и относились к мономодальной размерной группе 2.

Остров Зеленый. В летне-осенний сезон 2004 г. размерно-возрастной состав поселения (рис. 4А, табл. 2) был таким же, как на о. Танфильева (рис. 4А, табл. 2). Отличия были отмечены только для средних размеров.

В аналогичный период 2006 г. (рис. 4Б, табл. 2) также было выделено 4 класса. Средние размеры классов 1-2, представленных самцами, были такими же, как в 2004 г., а средние размеры класса 4, представленного самками и интерсексами, были существенно ниже. Средние размеры класса 5 также были ниже, чем в 2004 г., и ближе к аналогичным значениям с о. Танфильева в этот же сезон 2008 г. Так же как и в 2004 г. у о. Танфильева, классы 1 и 2 относились к мономодальным группам 1-2, а классы 4-5 – к мономодальной группе 3.



**Рис. 4.** Размерно-возрастной (слева) и размерно-половой (справа) состав поселений травяной креветки у о. Зеленый. m+i – самцы и переходные особи; f – самки.

**Fig. 4.** Size-age (left part) and size-sex (right part) structure of the Zelyony Island grass shrimp local population. m+i – males and intersexes; f – females.

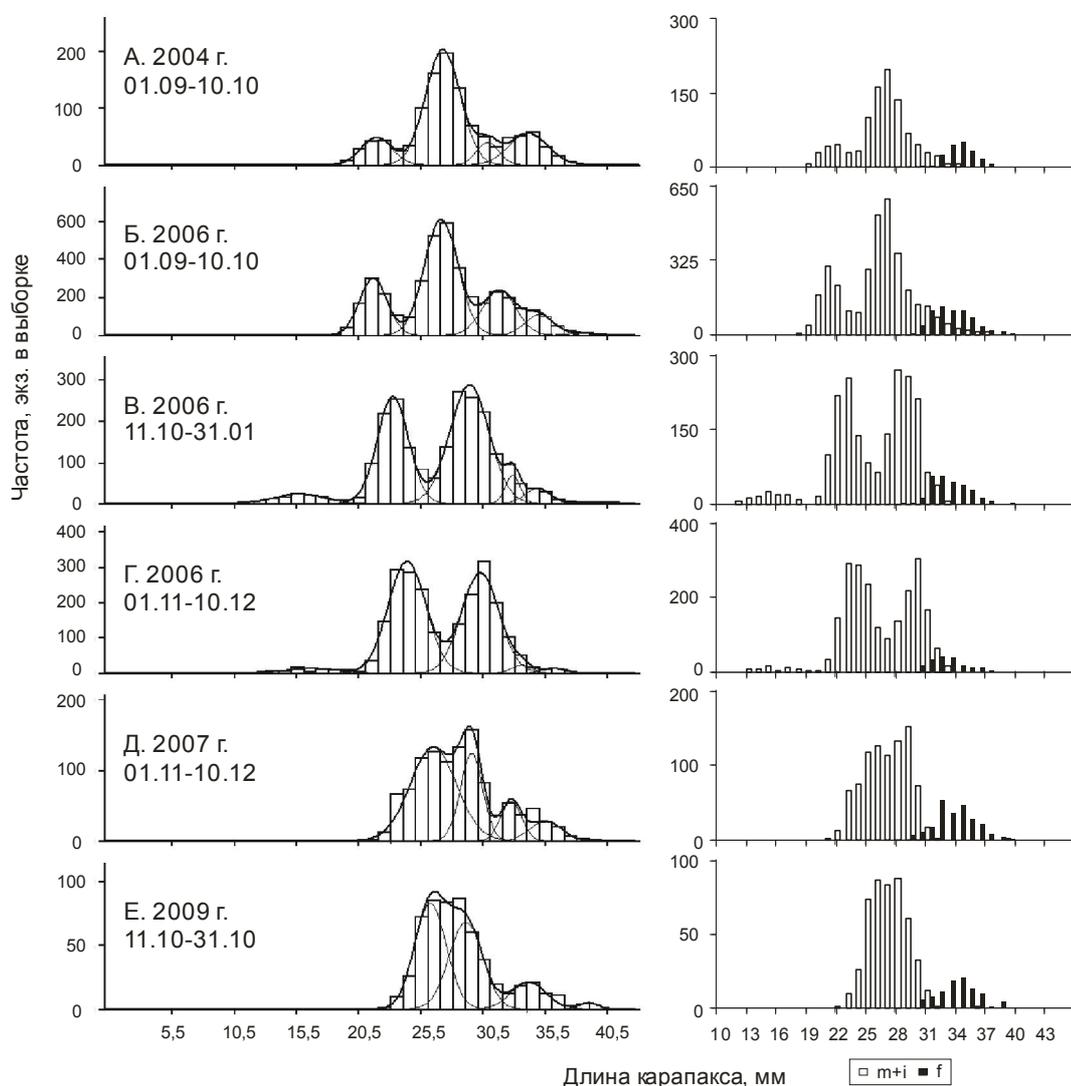
В осенне-зимний сезон 2006 г. (рис. 4В, табл. 2) было выделено только 3 класса, причем средние размеры классов заметно увеличились. Доля класса 4, по сравнению с предыдущим сезоном, сильно снизилась, а его средний размер соответствовал значениям, ранее отмеченным для класса 5. В этот период каждый возрастной класс формировал свою мономодальную группу.

В аналогичный сезон 2007 г. (рис. 4Д) было выделено 4 класса, причем средние размеры классов 1-2 были существенно ниже, чем в аналогичный период 2006 г. В этот период в размерном ряду выделялось 5 мономодальных групп. Группы 1-3 были сформированы классами 1-2, причем группа 2, скорее всего, явилась следствием интерференции крайних частот. Группы 4-5 формировались классами 4-5.

В 2009 г., было выделено 4 класса. Классы 1-2 были представлены самцами, классы 4-5 – самками. Средние размеры класса 1 соответствовали средним размерам класса 2 с о. Танфильева в 2009 г. (табл. 2). Размеры остальных классов находились в границах значений, выделенных в 2004 и 2006 гг. Классы 1-2 формировали мономодальную группу 1, а классы 4-5 – группы 2-3, причем группа 3 была выражена слабо.

Остров Юрий. В 2004 г. (рис. 5А, табл. 2) было выделено 4 возрастных класса, но, в отличие от о-вов Танфильева и Зеленый, здесь не было обнаружено крупных самок (ДК 39-40 мм), а самцы и интерсексы формировали не 2, а 3 класса.

Кроме того, размеры самцов (классы 1-3) и самок (класс 4) были существенно меньше, чем у двух других островов. Класс 1 формировал группу 1; группа 2 была сформирована классами 2-3; группа 3 – классом 4.



**Рис. 5.** Размерно-возрастной (слева) и размерно-половой (справа) состав поселений травяной креветки у о. Юрий. m+i – самцы и переходные особи; f – самки.

**Fig. 5.** Size-age (left part) and size-sex (right part) structure of the Yuriy Island grass shrimp local population. m+i – males and intersexes; f – females.

В летне-осенний период 2006 г. (рис. 5Б) было выделено: 2 класса, представленных самцами; 1 класс, представленный интерсексами и самками; 2 класса, представленных самками. Так же как и в 2004 г., группа 1 была сформирована классом 1. Группа 2 была сформирована классом 2, а группа 3 – классами 4-6. Класс 3, отмеченный в 2004 г. и представленный самцами, в последующих выборках отмечен не был.

В осенний и осенне-зимний период 2006 г. (рис. 5В-Г) распределение было сходным, с той разницей, что в осенний период был выделен класс 6, представленный крупными самками (табл. 2). Доминирующие группы, 1 и 2, были сформированы соответствующими возрастными классами. В осенний период классы, представленные самками, самостоятельных групп не формировали и

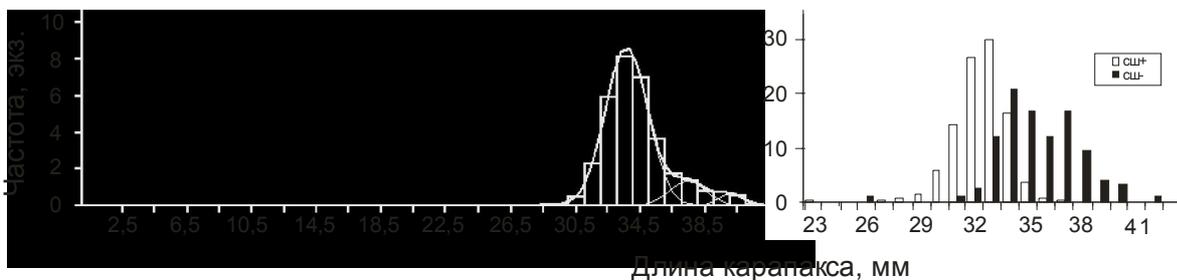
относились к группе 2. В осенне-зимний период очень слабо выраженная группа 3 была сформирована классом 5 (рис. 5Г).

В осенне-зимний период 2007 г. (рис. 5Д) также было выделено 4 класса. По сравнению с аналогичным периодом 2006 г. средние размеры класса 1 были существенно выше (табл. 2). Каждый из выделенных классов формировал соответствующую мономодальную группу.

В 2009 г. (рис. 5Е) распределение было почти таким же как в 2007 г.: доминировали классы 1-2, представленные самцами. Их средние размеры были такими же, как в 2007 г. Так же, как и в 2007 г. каждый класс формировал соответствующую мономодальную группу.

Таким образом, при выделении из размерного ряда возрастных классов число возрастных классов, представленных самцами, в разных выборках менялось от 2 до 3. Число возрастных классов, представленных самками ДК менее 39 мм варьировало от 1 до 2. Крупные самки, ДК 39-40 мм, в виде самостоятельного класса выделялись не всегда, и чаще их регистрировали у о. Танфильева.

Размерно-половой состав самок и интерсексов. При определении пола по двум признакам – наличию/отсутствию стернальных шипов и строению эндоподита 1-ой плавательной ноги – в сентябре 2008 г. были обнаружены 2 группы особей: интерсексы (сюда же отнесли и несколько самок со стернальными шипами) и самки без икры и стернальных шипов. Впоследствии, к концу сентября обе категории исчезли, превратившись в самок с наружной икрой. Распределение размерных частот в первой группе было мономодальным с модой 33 мм (рис. 6, справа). Во второй группе оно было бимодальным с модами 34 и 37 мм. Количественное соотношение между группами было равно 90:10, и близкое соотношение, 85:15, было отмечено для возрастных классов 1 и 2-3, выделенных при обработке размерного ряда самок с икрой, собранных в этом же месяце (рис. 6, слева).



**Рис. 6.** Размерно-возрастной состав самок с наружной икрой (слева) и размерный состав (справа) интерсексов (сш+), самок без икры и стернальных шипов (сш-) травяной креветки у о. Танфильева в сентябре 2008 г.

**Fig. 6.** Size-age structure of grass shrimp females (left part) and size structure (right part) of both intersexes (сш+) and females without roe and sternal spines (сш-). Samples were collected near the Tanfilyeva Island in September 2008.

Эти данные подтверждают предположение, что часть самок, после первого выклева личинок, проходит еще, как минимум, один нерест, т.е. живет более одного года.

Размерно-возрастной состав самок. Поскольку при анализе общего размерного ряда возрастные классы, представленные самками, были отчасти «зашумлены» самцами и интерсексами (рис. 3-5), то для более четкого разделения размерные ряды самок были проанализированы отдельно. Результаты (табл. 3), в

ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ПОСЕЛЕНИЙ ТРАВЯНОЙ КРЕВЕТКИ

основном, совпали с данными, полученными при анализе размерного ряда в целом (табл. 2). Вместе с тем, он позволил выявить еще один возрастной класс средним размером 28-30 мм, который в общем ряду был полностью «подавлен».

**Таблица 3.** Средние размеры (ДК  $\pm$  SD, мм) возрастных классов травяной креветки, полученные при анализе размерного ряда самок. В скобках указана доля класса (%) в выборке. ОВ – объем выборки.

**Table 3.** Mean sizes (CL  $\pm$  SD, мм) of age classes of the grass shrimp which were identified from size distributions of females. Parts (%) of each class are given in brackets. ОВ – sampling number.

Год	Остров	Сезон	№ класса				ОВ
			0	1	2	3	
2004	Танфильева	20.09-10.10	-	35,6 $\pm$ 1,4 (94,4)	39,2 $\pm$ 1,4 ( 5,6)	-	1264
	Зеленый		-	35,2 $\pm$ 1,8 (96,3)	39,7 $\pm$ 0,7 ( 3,7)	-	147
	Юрий		-	34,1 $\pm$ 1,4 (94,9)	36,9 $\pm$ 0,8 ( 5,1)	-	187
2006	Зеленый	20.09-10.10	-	34,0 $\pm$ 1,5 (83,2)	36,9 $\pm$ 1,0 (16,8)	-	847
		01.11-10.12	-	35,4 $\pm$ 2,0 (100)	-	-	37
	Юрий	20.09-10.10	28,0 $\pm$ 1,2 (1,1)	32,2 $\pm$ 1,1 (58,1)	34,8 $\pm$ 1,0 (39,9)	37,4 $\pm$ 1,4 (0,9)	613
		11.10-31.10	-	32,0 $\pm$ 0,8 (57,7)	34,8 $\pm$ 1,1 (40,3)	37,0 $\pm$ 0,8 (2,0)	258
		01.11-10.12	-	32,6 $\pm$ 1,3 (87,1)	36,4 $\pm$ 0,8 (12,9)	-	167
2007	Зеленый	01.11-10.12	-	32,9 $\pm$ 1,2 (55,3)	35,4 $\pm$ 1,2 (34,8)	40,0 $\pm$ 1,7 (9,9)	132
	Юрий		-	33,6 $\pm$ 1,8 (96,5)	37,9 $\pm$ 0,9 ( 3,5)	-	230
2008	Танфильева	20.09-10.10	29,9 $\pm$ 1,3 (0,5)	33,7 $\pm$ 1,4 (87,6)	37,6 $\pm$ 1,1 (10,1)	40,2 $\pm$ 0,8 (1,8)	3333
		11.10-31.10	-	33,7 $\pm$ 1,5 (89,3)	37,9 $\pm$ 0,9 (10,1)	40,4 $\pm$ 1,2 (0,6)	1984
		01.11-10.12	29,2 $\pm$ 0,9 (2,1)	33,5 $\pm$ 1,4 (87,8)	37,6 $\pm$ 1,4 ( 9,4)	40,0 $\pm$ 0,9 (0,7)	1566
2009	Танфильева	11.10-31.10	28,3 $\pm$ 2,2 (0,4)	33,9 $\pm$ 1,6 (93,8)	38,1 $\pm$ 1,0 ( 5,9)	-	1394
	Зеленый		-	32,3 $\pm$ 0,9 (22,2)	34,4 $\pm$ 0,9 (69,6)	37,7 $\pm$ 0,5 (8,2)	156
	Юрий		-	33,9 $\pm$ 1,9 (100)	-	-	93

В целом, анализ размерных рядов, полученных из разных выборок, позволил выделить от 4 до 6 возрастных классов (не считая самых мелких особей, ДК менее 20 мм и самок ДК менее 30 мм), из которых 2-3 первых класса были представлены самцами, а остальные – самками. В выборках, где часть проб была взята в первой половине сентября (рис. 3-5Б), в первый возрастной класс, представленный самками, входили и интерсексы, исчезающие после нереста.

ОБСУЖДЕНИЕ

Определение возраста первой когорты необходимо при анализе материала, собранного селективным орудием лова, когда размер фильтра (сетной ячеи) превосходит минимальные размер объекта. Для ее решения следует или провести специальную съемку с использованием более мелкого фильтра, или привлечь результаты подобных исследований по другим районам.

У юго-западного побережья о. Сахалин креветки, осевшие в июле, дорастают (по длине тела, ДТ) к концу октября до 40-65 мм (Табунков, 1973). В лагуне Ноцуко (рис. 1) осевшая в июне 1981 г. молодь доросла к середине ноября, в среднем, до 40 мм (здесь и далее, при анализе гистограмм, для обозначения размеров будут использоваться нижние границы размерных классов), а максимальные размеры достигали 50 мм (Mizushima, 1992). Согласно другому исследованию в этой же лагуне, креветки, осевшие в мае 1977 г., к ноябрю доросли, в среднем до 60 мм, при максимальной длине около 70 мм (Mizushima, 1987).

В соседней лагуне, Ноторо-ко, в октябре 1994 и 1995 гг. отчетливо выделялась размерная группа с модальной ДТ 35 и максимальной – 55 мм

(Nishihama et al., 1997). Очевидно, что, так же как и в лагуне Ноцу-ко, возраст этих креветок был равен 0+. В лагуне Сарома в сентябре 1996-1997 гг. модальная ДК сеголеток составляла 8-9 мм, максимальная – 12-13 мм (Chiba et al., 2000). Если учесть, что рост продолжается, как минимум, до зимы, то достижение в ноябре максимальных размеров в 16-18 мм – вполне реально.

Учитывая эти данные, можно считать, что креветки с ДК менее 20 мм (класс 0 в таблице 2) относятся к сеголеткам, хотя средние значения ДК несколько завышены вследствие большого размера ячеек. Предположение, что возраст этих особей 1+ (Букина, 2006; Бегалов, Бегалова, 2008) представляется менее вероятным, поскольку в этом случае следует считать, что самцы становятся самками в возрасте 4+, в то время как в других частях ареала это происходит в возрасте 2+ – 3+ (Табунков, 1973; Kurata, 1981; Лысенко, 1987).

Возрастной состав самцов. Без учета сеголеток в размерном ряду самцов выделяется 2-3 возрастных класса (рис. 3-5, табл. 2). Следует установить, может ли входить в одну когорту несколько классов и, если да, то как их следует объединить. Против возможности объединения нескольких классов в одну когорту выступает «центральная догма» размерно-возрастного анализа креветок, согласно которой одной возрастной группе соответствует одна размерная (модальная) группа (Иванов, 1978, 2001). Однако, при полном следовании данному принципу придется, во-первых, допустить, что среди самцов присутствует 3 возрастных класса, т.е. они превращаются в самок в возрасте 4+, а не 3+, как в других частях ареала. Во-вторых, придется допустить отсутствие 3-ей когорты в большинстве проб, а если выделять в одну когорту классы с близкими размерами (например, минимизируя дисперсию внутри класса), то – отсутствие разных когорт в разных пробах. В целом, «центральная догма» подразумевает такое отсутствие, но оно применимо к популяции в целом, а не к отдельным поселениям, которые были выбраны именно с учетом минимизации пространственно-временной изменчивости размерного состава (Буяновский и др., 2007).

Для того, чтобы примирить возможность объединения нескольких классов в когорту с «центральной догмой» следует учитывать, что в 1970-е гг. (когда формировалась «центральная догма») расщепление размерного ряда на возрастные группы осуществляли преимущественно путем подсчета числа наиболее правдоподобных мод. Метод «вероятностной бумаги», позволяющий более или менее точно определять границы и численность возрастной группы, не получил широкого распространения. С этой точки зрения содержание 2-х возрастных классов в одной мономодальной размерной группе (см., например, рис. 3В) не только не противоречит «центральной догме», а скорее наоборот – подтверждает ее. Отсюда можно сформулировать *базовый принцип*, согласно которому к одной возрастной когорте могут относиться классы, принадлежащие одной мономодальной размерной группе. Соответственно, классы, принадлежащие разным мономодальным группам, относятся к разным когортам. Биологический смысл наличия нескольких классов в одной когорте очевиден: на разных участках линька происходит в разное время, и особи, перелинявшие раньше, будут крупнее.

Еще одним фактором, влияющим на размеры самцов разного возраста, является сезон: вплоть до зимы самцы растут, о чем свидетельствует как увеличение средних размеров в одних и тех же классах (см. например, рис. 5Б-Г), так и устойчивое присутствие в уловах недавно перелинявших особей (Буяновский и др.,

2007). С учетом вышесказанного начать анализ целесообразно с данных 2004 г., когда пробы были взяты в ограниченный период (табл. 1), и различия между мономодальными группами были отчетливо выражены (рис. 3-5А). Во всех районах возрастные классы 1 (табл. 2-4) соответствовали первым когортам (возраст 1+); средние размеры варьировали от 21,5 до 23,5 мм. Точно так же возрастные классы 2 соответствовали вторым когортам, и их средние размеры варьировали от 27 до 29,5 мм (о классе 3, отмеченном для выборки с о. Юрий, см. ниже). Сходная картина наблюдалась в тот же, летне-осенний, сезон 2006 г. (рис. 3-4Б): средние размеры обеих когорт укладывались в диапазоны 21,5-23,5 и 27,0-29,5 мм соответственно. В этой связи, из 3-х классов, выделенных в летне-осенний сезон 2008 (рис. 3Б), класс 1 относится к первой когорте, а класс 3 – ко второй. Класс 2, относящийся к мономодальной группе 1, может быть объединен с классом 1. Пересчитанный средневзвешенный размер когорты, 23,7 мм, будет очень близок к ранее выделенному диапазону. Далее, поскольку класс 3, выделенный для о. Юрий, в 2004 г. представлен самцами (а не интерсексами, так как нерест к этому времени уже завершился) и не принадлежит к самостоятельной мономодальной группе, то его можно объединить с классом 2. Пересчитанный средневзвешенный размер когорты, 27,7 мм, не будет выходить за границы диапазона.

В следующий, осенний, сезон у о. Юрий принадлежность возрастных классов к разным мономодальным размерным группам (рис. 5Б-В) сохранилась, и средние размеры классов увеличились (табл. 2) вследствие роста креветок. У о. Танфильева средние размеры во всех 3-х классах также выросли, причем класс 3 оказался в иной мономодальной группе, чем классы 1-2 (рис. 3В, табл. 2). Средневзвешенный размер первой когорты, пересчитанный после объединения классов 1-2, 25,4 мм, будет, во-первых, больше аналогичного значения в летне-осенний сезон (23,7 мм) и, во-вторых, будет меньше любого из размеров, ранее отмечавшихся для второй когорты.

Аналогично рассуждая, данные с о. Танфильева за 2009 г. также можно представить в виде двух возрастных когорт. Поскольку все 3 класса принадлежат к одной мономодальной группе, то возможно объединение как классов 1-2, так и классов 2-3 (еще один вариант, объединение классов 1-3, рассматривается ниже). Поскольку при объединении классов 1-2 пересчитанные размеры когорты (25,0 и 29,6 мм), будут ближе к аналогичным значениям 2008 г., нежели при объединении классов 2-3 (24,1 и 27,8 мм), то первый вариант объединения более вероятен. Для выборок с о-вов Зеленый и Юрий было выделено по 2 класса. Для выборки с о. Юрий они принадлежат разным, хотя и сильно сближенным, мономодальным группам (рис. 5Е), и, следовательно, могут быть отнесены к разным когортам. Для выборки с о. Зеленый классы принадлежат к одной группе (рис. 4Д), но поскольку их средние размеры очень близки к таковым о. Юрий (табл. 3-4), то классы могут быть отнесены к разным когортам.

**Таблица 4.** Средние размеры возрастных когорт травяной креветки, полученные после объединения части возрастных классов (объяснение в тексте).

**Table 4.** Mean sizes of the grass shrimp age cohorts calculated after partial unification of age classes (details in text).

Сезон	Год	Остров	Возраст					
			0+	1+	2+	3+	4+	5+
01.09-10.10	2004	Танфильева	16,0	23,0	29,0	35,6	-	39,2
		Зеленый	-	23,3	29,5	35,2	-	39,7
		Юрий	-	21,9	27,7	34,1	36,9	-
	2006	Зеленый	15,7	23,2	28,6	34,0	36,9	-
		Юрий	-	21,6	27,1	33,3	37,4	-
	2008	Танфильева	-	23,7	28,8	33,7	37,5	40,1
<b>Среднее</b>	<b>(ДК)</b>	<b>по сезону</b>	<b>15,8</b>	<b>22,8</b>	<b>28,4</b>	<b>34,3</b>	<b>37,2</b>	<b>39,6</b>
11.10-31.10	2006	Юрий	15,7	23,2	29,4	33,1	37	-
	2008	Танфильева	13,5	25,4	31,5	33,7	37,9	40,4
	2009		-	25,0	29,6	33,9	38,1	-
		Зеленый	-	26,2	30,4	33,9	37,7	-
		Юрий	-	26,3	29,1	33,9	-	-
<b>Среднее</b>	<b>(ДК)</b>	<b>по сезону</b>	<b>14,6</b>	<b>25,2</b>	<b>30,0</b>	<b>33,7</b>	<b>37,7</b>	<b>40,4</b>
01.11-10.12	2006	Зеленый	16,7	25,4	31,3	35,4	-	-
		Юрий	16,7	24,4	30,3	32,7	36,4	-
	2007	Зеленый	-	24,7	28,5	32,9	35,4	40,0
		Юрий	-	26,5	29,6	33,6	37,9	-
	2008	Танфильева	14,9	26,0	31,4	33,5	37,6	40,0
<b>Среднее</b>	<b>(ДК)</b>	<b>по сезону</b>	<b>16,1</b>	<b>25,4</b>	<b>30,2</b>	<b>33,6</b>	<b>36,8</b>	<b>40,0</b>
<b>Средняя ДК</b>			<b>15,5</b>	<b>24,5</b>	<b>29,5</b>	<b>33,9</b>	<b>37,2</b>	<b>40,0</b>
Годовой прирост ДК				9,0	5,0	4,3	3,3	2,8
Средняя ДТ			55	83	99	112	123	131

В третий, осенне-зимний, сезон 2006 г. каждый из 2-х классов, выделенных у о-вов Зеленый и Юрий (рис. 4В, 5Г) принадлежал к своей мономодальной группе, и, следовательно, относился к одной из двух возрастных когорт. Средние размеры когорт были выше таковых в осенний (о. Юрий) и летне-осенний (о. Зеленый) сезоны (табл. 2). У о. Танфильева 2 класса, выделенных в 2008 г., (рис. 3Г) принадлежат к одной мономодальной группе, и их средние размеры близки к отмеченным в предыдущий сезон (табл. 2). Следовательно, их можно объединить в одну когорту, где пересчитанный средневзвешенный размер будет равен 26,0 мм. Еще один возрастной класс, не выделяемый из общего ряда вследствие интерференции с самками, выделяется при анализе размерного ряда самцов. Его средний размер, 31,4 мм, очень близок к диапазону, отмеченному в этот сезон для выборок с о-вов Зеленый и Юрий (30,3-31,3 мм).

Для выборок с о-вов Зеленый и Юрий, взятых в 2007 г., выделяется по 2 класса, каждый из которых принадлежит к своей мономодальной группе. Следовательно, здесь также присутствовало 2 возрастные когорты. Несмотря на то, что средние размеры когорт (табл. 4) были выше (о. Юрий, 1-я когорта) или ниже (о. Зеленый, 2-я когорта) ожидаемых, эти отклонения могут быть следствием межгодовых колебаний темпов роста. Явного противоречия, связанного с попаданием средних размеров в диапазон значений соседней когорты, не отмечено.

Таким образом, после проведения частичных объединений возрастных классов вся шкала возрастного ряда самцов оказалась заполненной 2-мя возрастными когортами. Эти результаты хорошо согласуются с литературными данными (Kurata,

1981) и не содержат явных противоречий: перекрывания диапазонов средних размеров соседних когорт, резко «отрицательного» сезонного роста и др.

Возрастной состав самок. Наличие среди самок без икры значительной доли особей без стернальных шипов однозначно указывает на существование, как минимум, двух возрастных когорт. При этом, после первого выклева личинок самки, вероятно, линяют и увеличиваются в размерах (рис. 5). Из других частей ареала 2 когорты отмечены для о. Хонсю (Kurata, 1981) и зал. Посьет Японского моря (Лысенко, 1987). Для о. Кунашир и зал. Анива выделено 4 когорты (Букина, 2006; Бегалов, Бегалова, 2008); для прилегающих к Курилам лагун Хоккайдо – 1 когорты (Kurata, 1981; Mizuhima, 1987; Nishihama et al., 1997).

Первый из выделенных классов, класс 0 (табл. 3), скорее всего, относится к возрастной когорте 3, т.е. – к самцам, которые сменили пол в возрасте 2+. Судя по его низкой доле, более ранняя смена пола у Малых Курил, в отличие от других частей ареала (Kurata, 1981), является скорее исключением, нежели правилом.

Среди остальных самок выявляется, как минимум, 3 возрастных класса (табл. 3), и анализ лучше начать с данных 2008 г., когда были взяты наиболее крупные выборки. Поскольку после нереста самки не линяют, то сезонных изменений размеров вследствие роста не происходит, и это подтверждается сходством размеров в каждом из 3-х выделенных классов. Сходные значения средних размеров получены и для ряда других выборок: с о-вов Танфильева и Юрий за 2009 г., о. Юрий за 2007 г. Если предположить, что каждый из классов относится к своей когорте, то в дальнейшем, чтобы не путать с самцами, их номера будут: 4, 5 и 6. Средние размеры когорт составят соответственно 33,7, 37,8 и 40,2 мм

Дальнейшее определение принадлежности класса к той или иной когорте затруднительно, и оценку можно выполнить только на основе близости к средним размерам когорт 4-6. Во-первых, очевидно, что к когорте 4 следует отнести все классы, где средний размер меньше 33,7 мм. Во-вторых, к ней же следует отнести все классы с размерами менее 35,8 мм – середины между размерами 4-й и 5-й когорты. Таким образом, в эту когорту войдут все классы 1 и часть классов 2 (табл. 3). Соответственно, в тех случаях, когда к одной когорте относится 2 класса, ее средний размер следует пересчитать с учетом доли каждого класса.

После выполненных объединений, самая многочисленная когорта 4 во всех выборках оказалась заполненной, так же как и когорты 2-3 у самцов (табл. 4). Когорта 5 присутствовала в большинстве, хотя и не во всех выборках. В целом, размеры когорт 4-5 соответствовали средним размерам интерсексов и самок без стернальных шипов (рис. 6).

В пользу присутствия когорты 6 указывают небольшие размерные моды (рис. 3Г, 4Е) и существенное (с 0,5 до 1,2) увеличение внутригрупповой дисперсии при объединении (с последующим перерасчетом среднего размера) данного класса с предыдущим. Против наличия когорты свидетельствуют крайне низкая частота встречаемости, и отсутствие сведений по большинству других районов. Тем не менее, поскольку когорта со сходным средним размером, была обнаружена у о. Кунашир (Бегалов, Бегалова, 2008: когорты 6+), и когорты такого же возраста – в зал. Анива (Букина, 2006), предлагается принять точку зрения в пользу ее наличия.

В целом, оценки средних размеров очень близки к эмпирическим значениям, полученным для о. Кунашир, где использовали комбинацию метода «отклонений»

(Sund, 1930) и метода разделения смеси нормальных распределений (Броневский, Сахапов, 1991 – цит. по Бегалов, Бегалова, 2008), близкого к описываемому. Единственное отличие заключается в оценке возраста: когорты, выделенные авторами (Бегалов, Бегалова, 2008), старше аналогичных (табл. 4) на один год (обсуждение см. выше).

Среди альтернативных объединений (как среди самок, так и среди самцов) следует рассмотреть вариант полного соблюдения *базового принципа*, когда классы, относящиеся к одной мономодальной группе, *всегда* объединяются в одну когорту. В этом случае, (допустив, что у о. Юрий в 2009 г. самцы формировали не две, а одну мономодальную группу – рисунок 5Е) следует признать, что в 2008-2009 гг. 3-х-когортное распределение сменилось 2-х-когортным. При этом средняя когорта могла исчезнуть, или вследствие низкой урожайности поколения, или вследствие уменьшения возраста смены пола. Первый вариант маловероятен, поскольку, например, у о. Танфильева в 2009 г., следовало бы ожидать «провала» численности самок, которого не наблюдалось (рис. 2В, 2Д). Кроме того, аналогичное, бимодальное, распределение устойчиво сохраняется у о. Кунашир, начиная с 2007 г. (Буяновский и др., 2009).

Второй вариант более вероятен, если учесть, что в японских водах креветки могут менять пол как на 2-м, так и на 3-м году жизни (Kurata, 1981). Более того, будучи сильно переловленной (см. обзор Буяновский и др., 2007), популяция могла перейти к ускоренному продуцированию самок в качестве способа компенсации потерь: подобный эффект показан для близкого вида – гребенчатой креветки *P. hypsinotus* (Букин, Юрьев, 2006). Вместе с тем, во-первых, в ряде выборок когорта 2+ существует отдельно от мономодальной группы 1 (см., например, рис. 3В), и то же наблюдалось у о. Кунашир, где, начиная с 2007 г., размерный состав самцов в летне-осенний период характеризовался мономодальным распределением, а в осенне-зимний период в ряде районов становился бимодальным (Буяновский и др., 2009). Во-вторых, при смене пола на 3-м году жизни следует допустить, что годовой прирост ДК составляет, в среднем, 8 мм (= 32 мм по ДТ). Такой прирост для особей ДК 26-28 мм слишком велик даже для районов, где темпы роста максимальные: например, у о. Хонсю годовой прирост особей ДТ 90 мм (соответствует ДК 27 мм) составляет около 20 мм. Учитывая данные обстоятельства, представляется преждевременным считать, что креветки Малых Курил перешли к смене пола на год раньше.

Итак, использование метода Бхаттачарайи вместе с выбором варианта, дающего наилучшую аппроксимацию, позволило разбить выборки на ряд возрастных классов без предварительного знания их числа и средних размеров. Частичное объединение возрастных классов при следовании принципу наименьших противоречий (отсутствие перекрывания размеров в соседних когортах, положительный сезонный рост, заполнение средних классов возрастного ряда, принадлежность объединяемых классов к одной мономодальной группе) позволило выделить 6 возрастных когорт, где распределение размерных частот может быть отличным от нормального. Первая когорта, 0+, представлена преимущественно молодью, когорты 1+ и 2+ – самцами, когорта 3+ – интерсексами и самками, когорты 4+ и 5+ – самками. Когорты 1+ – 3+ отмечены во всех выборках, когорта 4+ в большинстве из них. Размеры когорт 1+ и 2+ увеличивались с сентября по декабрь вследствие сезонного роста самцов, подтверждаемого выловом перелинявших особей (Буяновский и др., 2007). Размеры когорт 3+ – 5+ в этот период не менялись,

т.к. самки вынашивали в этот период икру и не линяли. С возрастом разница между средними размерами когорт уменьшается (табл. 4), отражая свойственное большинству животных закономерное снижение темпов годового прироста.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бегалов А.И., Бегалова Г.В. Некоторые аспекты биологии травяного чилима *Pandalus latirostris* зал. Измены // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях: Труды СахНИРО. 2008. Т. 10. С. 135-146.

Букин С.Д., Юрьев Д.Н. Динамика состояния запасов и перспективы промысла гребенчатой креветки в Татарском проливе // Изв. ТИНРО. 2006. Т. 144. С. 1-10.

Букина И.Ю. Размерно-возрастной состав, темп роста, определение возраста половозрелости самок травяного чилима *Pandalus latirostris* (Decapoda, Pandalidae) в зал. Анива, о. Сахалин // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях: Труды СахНИРО. 2006. Т. 8. С. 146-154.

Буяновский А.И., Огурцов А.Ю., Войдаков Е.В. Отчет по Программе НИР «Разработка методики прогнозирования вылова прибрежных гидробионтов путем регулирования промыслового усилия». Исследование травяной креветки у Южных Курильских островов в 2009 г. М.: ВНИРО, 2009. 29 с.

Буяновский А.И., Огурцов А.Ю., Полонский В.Е. К функциональной структуре Южно-Курильских поселений травяной креветки *Pandalus latirostris* (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) // Морские промысловые беспозвоночные и водоросли: биология и промысел. К 75-летию со дня рождения Бориса Георгиевича Иванова: Труды ВНИРО / Отв. ред. В.И. Соколов. М.: ВНИРО, 2007. Т. 147. С. 204-225.

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

Иванов Б.Г. Исследования и промысел креветок-пандалид (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) в северном полушарии: итоги и канун XXI века (с особым вниманием к России). В кн.: Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. М.: ВНИРО, 2001. С. 9-31.

Иванов Б.Г. Методическое пособие по промыслово-биологическим исследованиям морских креветок (съемки запасов и полевые анализы): Вып. 2. Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. М.: ВНИРО, 2004. 110 с.

Лысенко В.Н. Экология и продукция травяной креветки в заливе Посьета Японского моря // Биология моря. 1987. №1. С. 21-27.

Табунков В.Д. Особенности экологии, роста и продукционного процесса креветки *Pandalus latirostris* (Decapoda, Pandalidae) у берегов юго-западного Сахалина // Зоологический журнал. 1973. Т. 52. №10. С. 1480-1489.

Bhattacharya C.G. A simple method of resolution of a distribution into gaussian components // Biometrics. 1967. V. 23. Pp. 115-135.

Chiba S., Goshima S., Mizushima S. Factors affecting the occurrence of early maturing males in the protandrous pandalid shrimp *Pandalus latirostris* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2000. V. 203. Pp. 215-224.

Gayanilo F.C. Jr, Sparre P., Pauly D. FAO-ICLARM stock assessment tools II. User's guide. Computerized Information Series. Fisheries 2005. №8. Rome. (<http://www.fao.org/docrep/009/y5997e/y5997e00.htm>)

Ivanov B.G., Stolyarenko D.A. Humpy shrimp (*Pandalus goniurus*) from the western Bering Sea: a method of estimating the annual increment // ICES Mar. Sci. Symp. 1995. V. 199. Pp. 310-319.

Kurata H. Pandalid shrimp fisheries of Japan. Proc. Internat. Pandalid Shrimp Symp., Kodiak, Alaska, February 13-15, 1979 / T. Frady (ed.). Sea Grant Rep. 81-3. 1981. Pp. 89-159.

Mizushima T. Changes in distribution and population density of *Pandalus kessleri* Czernavsky in Notsuke Bay, Hokkaido // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. 1987. V. 29. Pp. 25-35.

Mizushima T. Seasonal changes in the distribution and population structure of *Pandalus kessleri*. Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. 1992. V. 39. Pp. 53-63.

Nishihama Y., Kawajiri T., Sakazaki S. Survival ratio of the grass shrimp *Pandalus kessleri* Czernavsky in the lagoon Noto-ro-ko, Hokkaido // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. 1997. V. 50. Pp. 1-10.

Pauly D., Caddy J.F. A modification of Bhattacharaya's method for the analysis of mixtures of normal distributions // FAO Fish. Circ. 1985. №781. 16 p.

(<http://www2.fisheries.com/archive/members/dpauly/booksreports/1985/modificationbhattacharya'smethodanalysismixturesnormaldistributions.pdf>)

Sund O. The renewal of fish population studied by means of measurement of commercial catches // Rapp. P.-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer. 1930. №65. Pp. 10-17.

## **AGE-STRUCTURE OF THE HABOMAI ISLANDS POPULATIONS OF GRASS SHRIMP *PANDALUS LATIROSTRIS* (DECAPODA, PANDALIDAE)**

© 2011 y. A.I. Buyanovsky, E.V. Voydakov

*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow*  
Method which may be applied to identification of age cohorts in populations of decapod crustaceans is worked out for the Habomai Islands populations of grass shrimp. The cohorts may be identified without preliminary data either on their number or shrimps growep rate, or distribution patterns of size classes within a cohort. The first cohort 0+ (mean CL=15,5 mm) includes presumably juveniles, cohorts 1+ (24,5 mm) and 2+ (29,5 mm) – males, cohort 3+ (33,9 mm) – intersexes and females, cohorts 4+ (37,2 mm) and 5+ (40,0 mm) – females. Mean CL of cohorts 1+ and 2+ increased from September to December due to seasonal growth of males. While age increased, the difference between mean CL of sequential cohorts decreased.

*Key words:* age-structure, size classes, grass shrimp, Habomai Islands, cohorts, *Pandalus latirostris*.