

**ИССЛЕДОВАНИЕ КРАБА-СТРИГУНА КРАСНОГО
CHIONOECETES JAPONICUS (DECAPODA, MAJIDAE)
В ЯПОНСКОМ МОРЕ. 5. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ПОСЕЛЕНИЙ В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ**

© 2016 г. А.И. Буяновский, **В.В. Мирошников***

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

*Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
Владивосток, 690950
E-mail: albuy@mail.ru

Поступила в редакцию 28.03.2016 г.

На основе ранее описанных методов была исследована функциональная структура поселений краба-стригуна красного, расположенных в российской части Японского моря. Показан антагонизм в распределении самцов с шириной карапакса менее 100 и свыше 120 мм. В пространственном распределении размерных групп можно выделить два периода: в 1992–2000 г. в северном направлении увеличивался средний размер доминирующих групп; в 2001–2010 гг. доминирующие группы во всем районе были одни и те же. Сопоставление размерного состава указывает на возможность как вертикальных, так и горизонтальных возрастных миграций. Предполагается, что основная область воспроизводства не распространяется в северной части выше 1700 м.

Ключевые слова: *Chionoecetes japonicus*, Японское море, размерный состав, пространственное распределение, воспроизводство.

ВВЕДЕНИЕ

Функциональную структуру популяции можно определить как закономерности распределения организмов в пространстве и времени, связанные с размножением, ростом, смертностью и миграциями (Буяновский, 2005, 2009). Без ее знания невозможно эффективное управление запасом (Виноградов, 1969; Родин, 1985; Буяновский, 2004, 2012). Краб-стригун красный *Chionoecetes japonicus* (Rathbun, 1817) является одним из основных промысловых видов ракообразных в Японском море (Мирошников, Буяновский, 2015), и, несмотря на значительное число работ, посвященных особенностям распределения (Мясников, Архипов, 2004; Yoshio, Shirai, 2007; Слизкин, 2008; Слизкин, Кобликов,

2010; Yoshio et al., 2010; Деминов, 2015), функциональная структура его популяции остается невыясненной. В наших предыдущих работах (Буяновский, Мирошников, 2014, 2016) главное внимание было уделено методикам, на основе которых можно было бы решить данную задачу. Цель данного исследования заключалась в формулировке наименее противоречивой гипотезы, позволяющей представить функциональную организацию поселений, обитающих в водах России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили пробы, собранные крабовыми ловушками в 1991–2010 гг. Методики сбора и обработки первичных данных, выбора проб из первоначального

массива, оценки индекса плотности (среднего числа крабов в ловушке) подробно описаны ранее (Буяновский, Мирошников, 2014).

В основу расчетов легли данные с 28 контрольных полигонов и 4 контрольных сезонов (ноябрь—апрель, май—июнь, июль—август, сентябрь—октябрь), выделенные на основе сходства и различия в размерном составе отдельных проб (Буяновский, Мирошников, 2016. Рис. 3). Предполагается, что в границах каждого полигона в рамках одного контрольного сезона изменчивостью размерного состава отдельных проб можно пренебречь.

Стандартизация. Поскольку данные по индексу плотности на разных полигонах были собраны в разные сезоны, то их сравнение потребовало стандартизации. Для этого был использован метод обобщенных линейных моделей (GLM), применяющийся при стандартизации уловов на усилие для последующей оценки запаса (Бабаян и др., 2014; Баканев, 2015). Подбор модели выполняли в среде программирования R (пакет R-commander). Стандартизацию выполняли по каждому полигону отдельно. В качестве предикторов использовали год и сезон; базовым являлся сезон ноябрь—апрель. Среди функций распределения и связи, определяющих значения поправочных коэффициентов, выбирали такое сочетание, при котором информационный индекс Акаике (AIC) был наименьшим.

Из-за неравномерного распределения проб стандартизация по индексу плотности была выполнена только для 11 основных полигонов: 10, 33, 22, 24, 14, 64, 16, 65, 66, 44, 45. При анализе данных с остальных полигонов использовали нестандартизированные значения, которые рассчитывали как медианные по числу проб, взятых на полигоне (в рамках одного сезона и года).

На основе литературных данных (Maeda, Ushiyama, 2011) для самцов было выделено пять размерно-возрастных групп с шириной карапакса (ШК) до 80 (11 линек), 80–99 (12), 100–119 (13), 120–134 (14) и от 135–мм (15). При расчете индекса плотности (экз/ловушку) возрастной группы ее

долю (в размерном ряду самцов ШК ≥ 50 мм) умножали на общий индекс плотности, рассчитанный для одного полигона (в рамках одного сезона и года).

Для многолетних сравнений использовали данные по сезону ноябрь—декабрь. При их отсутствии в некоторых случаях использовали данные за май—июнь (полигоны: 33 — за 2005 г., 22 — за 1993 и 2005 гг., 24 — за 1993 г., 66 — за 1996 г., 44 и 45 — за 2000 г.), июль—август (66 за 1993 и 2002 гг., 44 и 45 за 1993 г.), сентябрь—октябрь (16 — за 2008 г., 66 и 45 — за 2007 г., 44 — за 2000 и 2003 гг.). Для стандартизации индекса плотности использовали пересчетные коэффициенты, выведенные при сравнении данных, полученных с одних и тех же полигонов в разные сезоны одних и тех же лет.

При построении зависимости уловов одной размерной группы от другой в качестве «точки» использовали стандартизированные данные с одного полигона, относящиеся к одному и тому же сезону и году и содержащие не менее пяти проб.

При сопоставлении размерного состава на соседних полигонах использовали пробы, взятые в один и тот же сезон одного года. При использовании серии проб (например, за период 1992–2000 гг.) для каждого размерного класса предварительно рассчитывали медианные значения индекса плотности.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зависимость между уловами возрастных групп (рис. 1). Сопоставление уловов разных возрастных групп, зарегистрированных на основных полигонах в одни и те же сезоны 1992–2010 гг., показало, что уловы крабов ШК < 100 мм уменьшались по мере увеличения уловов крабов ШК ≥ 120 мм (рис. 1, г, д, ж, з). Для близких размерных групп (рис. 1, а, в, е, к) такой зависимости не отмечено, скорее наоборот — уловы обеих групп росли согласованно.

Уловы самок и молоди. Согласно данным всех рейсов, наиболее высокие уловы самок, свыше 40 экз/ловушку, отмечены

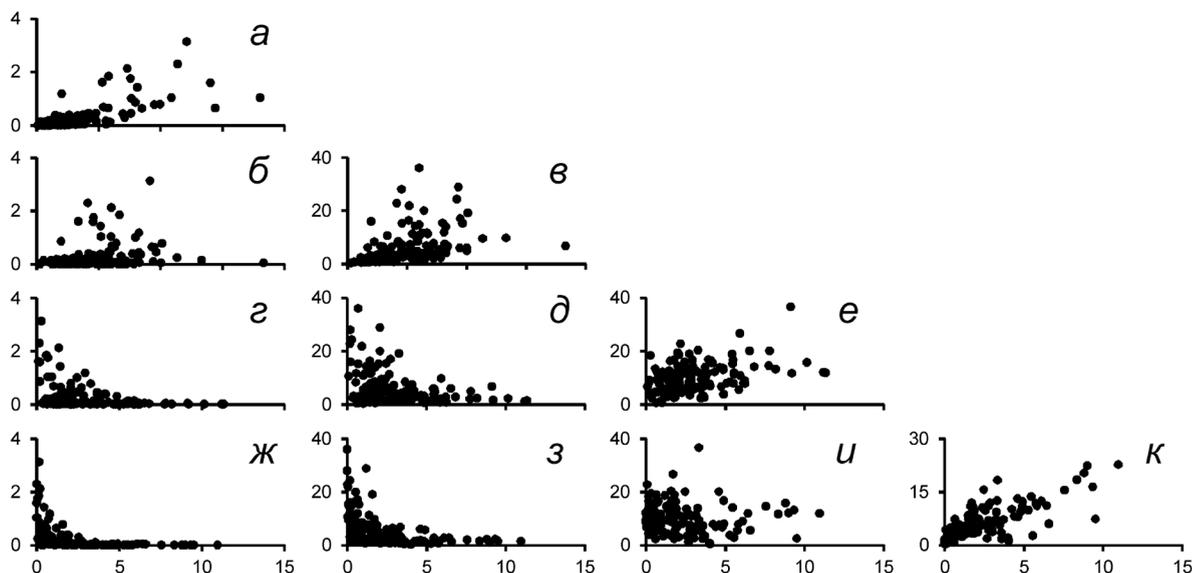


Рис. 1. Зависимость между индексами плотности (экз/ловушку) размерных групп краба-стригуна красного по данным с основных полигонов. По оси абсцисс — индекс плотности крабов с шириной карапакса: а — 80–99; б, в — 100–119; г–е — 120–134; ж–к — ≥ 135 мм. По оси ординат — индекс плотности крабов с шириной карапакса: а, б, г, ж — < 80 ; в, д, з — 80–99; г, и — 100–119; к — 120–134 мм.

на двух станциях полигона 33 в диапазоне глубин 1000–1200 м. Уловы свыше 20 экз/ловушку отмечены на полигонах 17, 22, 33 и 99 в диапазоне глубин 1200–2000 м. Уловы 10–20 экз/ловушку — на полигонах 10, 33, 99; уловы 5–10 экз/ловушку — 14, 22, 24, 16, 45, 33, 99. Батиметрических различий в распределении не обнаружено.

Для самцов с ШК до 80 мм (преимущественно возраст 11 линек) наиболее высокая плотность отмечена на полигоне 10 (60 экз/ловушку). Плотность свыше 20 экз/ловушку отмечена для полигонов 99 (7 станций), 10, 5, 33 (по одной станции). Плотность 10–20 экз/ловушку отмечена для полигонов 99, 33, 5 и 1; плотность 5–10 экз/ловушку — 5, 16, 22, 33, 99. Плотность 1–5 экз/ловушку встречается на каждом полигоне. Пробы, в размерном составе которых данная группа доминирует, отмечены только на полигонах 10 и 99; пробы, где ее доля составляет 30–50 %, — на полигонах 5, 1, 99 и 44 (одна проба).

Многолетняя динамика уловов разных возрастных групп. Данные по многолетней динамике были получены для восьми

основных полигонов (рис. 2), поскольку в других районах пробы брали эпизодически. На полигоне 33 (рис. 2, а) доминировали крабы с ШК 80–119 мм (12–13 линек). Крабы возраста 14 линек (ШК 120–134 мм) никогда не были массовой группой. На соседнем полигоне 10 (табл. 1, рис. 3) размерный состав отличался более низкими уловами крабов ШК 80–99 мм (возраст 12 линек) и более высокими уловами крабов ШК 120–134 мм (14 линек).

На следующем полигоне 22 (рис. 2, б), в отличие от полигона 33, уже в течение 1990-х гг. произошли заметные изменения в размерном составе самцов. Если в начале промысла, в 1993–1994 гг., здесь доминировали крабы ШК 100–134 мм (13–14 линек), то в 1994–1996 гг. численность крабов возраста 14 линек снизилась, а численность крабов возраста 12 линек, наоборот, выросла. В итоге уже к концу 1996 г. здесь установился и стабилизировался вплоть до окончания наблюдений (2010 г.) приблизительно такой же размерный состав, как на полигоне 33, где доминировали крабы возраста 12–13 линек.

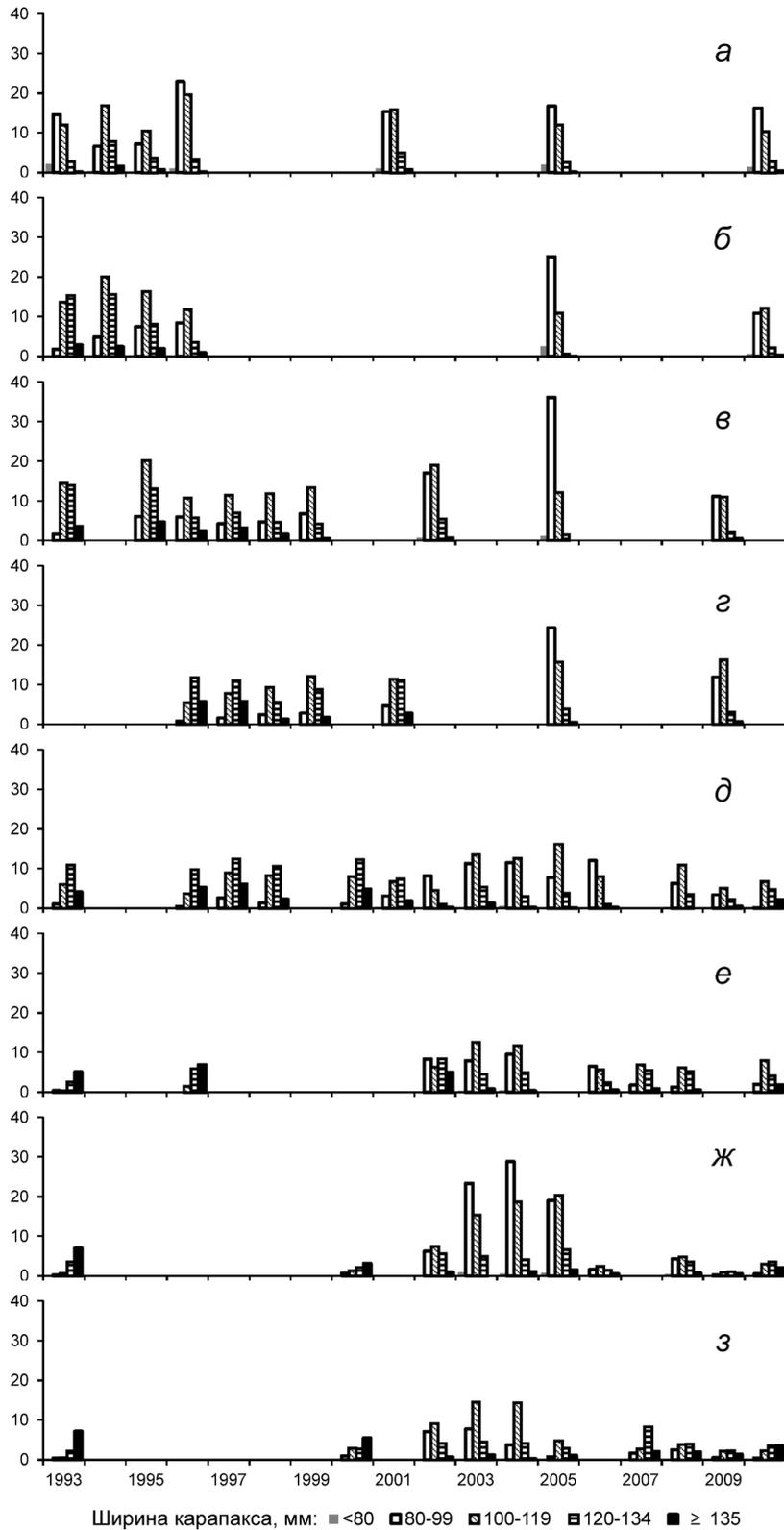


Рис. 2. Динамика стандартизированных уловов разных размерных групп самцов краба-стригуна красного на основных полигонах: а – 33, б – 22, в – 24, г – 14, д – 16, е – 66, ж – 44, з – 45. Для каждой размерной группы значения уловов приведены к сезону ноябрь–апрель. По оси ординат – уловы, экз/ловушку.

Таблица 1. Медианные уловы размерных групп краба-стригуна красного на разных полигонах в 1992–2000 г., экз/ловушку

Ширина карапакса, мм	Полигон								
	10	33	22	24	14	16	66	44	45
80–99	4,1	10,9	6,2	5,3	2,0	1,1	0,0	0,6	0,7
100–119	13,4	14,5	15,0	12,5	8,6	7,9	0,4	1,0	1,7
120–134	7,4	3,5	11,8	6,3	9,9	10,9	2,6	2,9	2,4
≥ 135	1,0	0,5	2,2	2,8	3,7	4,9	5,1	5,1	6,4

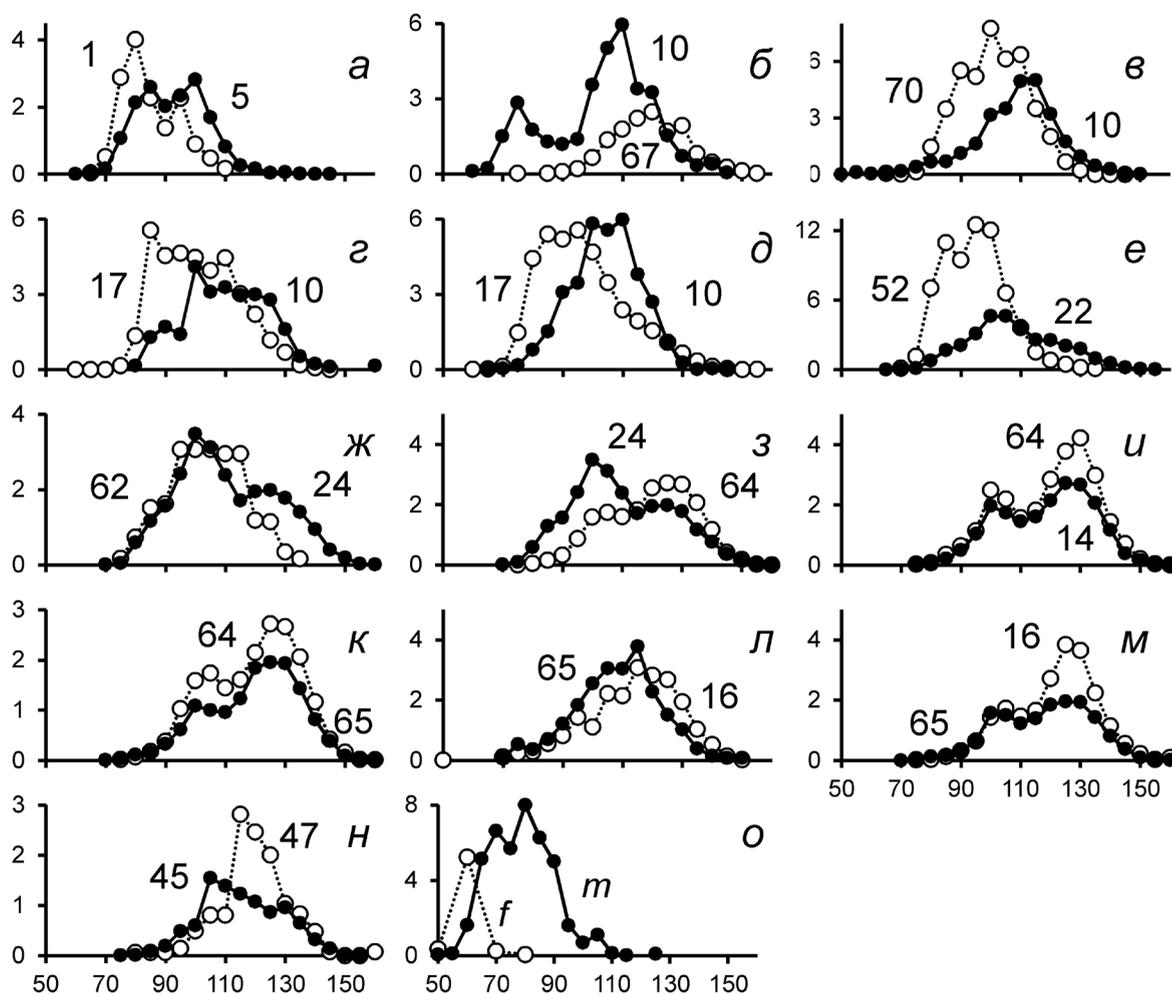


Рис. 3. Размерный состав самцов краба-стригуна красного на соседних полигонах (а–н) и поселения на глубоководном полигоне 99 (о); номера полигонов обозначены цифрами; *т* – самцы, *ф* – самки. По оси абсцисс – ширина карапакса, мм; по оси ординат – уловы, экз/ловушку: а – сентябрь–октябрь 1993 г.; б – полигон 67: ноябрь–апрель 1996–1997 гг., полигон 10: сентябрь–октябрь 1997 г.; в – ноябрь–апрель 1997–1998 гг.; г – ноябрь–апрель 1994–1995 гг.; д – май–июнь 2005 г.; е – сентябрь–октябрь 1995 г.; ж – медианные значения по одним и тем же сезонам 1994–1996 гг.; з–л – то же по сезонам 1995–1997 гг.; м – то же по сезонам 2000–2001 гг.; н – ноябрь–апрель 2004–2005 гг.; о – ноябрь–апрель 2006–2007 гг.

На полигоне 24 (рис. 2, в) процессы шли сходным образом, и к 2001 г. здесь установился размерный состав самцов, характеризующийся доминированием крабов возраста 12–13 линек. В 2004–2005 гг. на полигоне могло появиться сильное пополнение, что подтверждается данными за май–июнь (нет на рисунке): уловы крабов ШК 80–99 мм в ноябре–апреле 2004–2005 гг. и мае–июне 2005 г. составили в 36 и 28 экз/ ловушку соответственно.

Более или менее надежные данные по полигону 14 относятся к 1995–1996 гг., когда здесь доминировали крабы возраста 14 линек (рис. 2, г). Их высокая плотность сохранялась до 2001 г., и только к 2005 г. она заметно снизилась. Плотность крабов возраста 13 линек начала увеличиваться с 1996 г., а возраста 12 линек — с 2001 г. К 2009 г. размерный состав здесь был таким же, как и на остальных полигонах.

На полигоне 16 (рис. 2, е) до 1997 г. динамика была сходной, но в отличие от полигона 14 крабы возраста 14 линек были здесь единственной доминирующей группой вплоть до 2001 г., и их уловы сохранялись на одном уровне. Вследствие пополнения в 2002 г. увеличилась плотность крабов возраста 12–13 линек. К 2009 г. размерный состав с преобладанием этих возрастных групп сохранился, но плотность крабов на полигоне сильно уменьшилась.

На полигоне 66 (рис. 2, ж), расположенном в Татарском проливе восточнее полигона 16, в 1993 г. доминировали крабы возраста 14–15 линек. В течение последующих 10 лет размерный состав кардинально изменился. В 2002 г. здесь доминировали самцы возраста 13–15 линек, а к 2004 г. установилась структура, типичная для всех вышеперечисленных полигонов. Однако в отличие от них к концу 2007 г. размерный состав изменился, и доминировать стали группы возраста 13–14 линек (а не 12–13 линек, как на вышеописанных полигонах). В 2010 г. такое распределение сохранялось и, более того, наметилась тенденция к увеличению плотности крабов возраста 15 линек.

На северных полигонах 44 и 45 (рис. 2, з, и) в 1993 г. также доминировали особи в возрасте 14–15 линек. На полигоне 45 такое распределение сохранилось и к началу 2000 г., в этом же году намечалось увеличение плотности крабов возраста 12–13 линек. К началу 2005 г. уловы здесь снизились и оставались на низком уровне вплоть до окончания наблюдений. В этот период на обоих полигонах наблюдалось формирование собственного пополнения, в особенности на полигоне 44. В 2009–2010 гг. здесь, на фоне заметного снижения плотности, доминировали крабы возраста 14–15 линек.

В целом в период с 1992 по 2000 гг. наблюдалась отчетливая тенденция к снижению уловов мелких крабов с севера на юг и повышение уловов крупных крабов в обратном направлении (табл. 1).

Батиметрическая изменчивость размерного состава. Батиметрические различия для проб, собранных на соседних полигонах в одни и те же сезоны, могут указывать на возможность существования возрастных миграций. С этой целью был сопоставлен размерный состав на соседних полигонах. Учитывая указанные выше многолетние различия при обобщении данных за разные годы, выделяли периоды 1992–2000 гг. и 2001–2010 гг.

Расположенный на западном склоне банки Кита-Ямато полигон 1 характеризуется более высокой плотностью особей ШК 75–80 мм, чем полигон 5, занимающий остальную часть обследованной банки. Вместе с тем на полигоне 1 плотность крабов ШК свыше 100 мм заметно ниже, чем на полигоне 5 (рис. 3, а). По сравнению с полигонами материкового склона поселение на банке Кита-Ямато в 1992 г. характеризовалось низкой плотностью крабов с ШК ≥ 120 мм. При этом даже через 20 лет, в 2012 г., крабы оставались относительно мелкими — доля особей ШК ≥ 120 мм составляла 1,5%, а максимальный размер не превышал 145 мм (Буяновский и др., 2015).

Данные по полигону 55, занимающему восточный склон горы Петра Великого, ограничены (3 пробы), но, судя по ним, и в 1993, и в 1995 гг. здесь преобладали крабы ШК 100-119 мм (возраст 13 линек).

Данных, позволяющих сравнить размерный состав самцов на полигонах 67 и 10 в одно и то же время, нет: пробы с полигона 67 были собраны в ноябре—апреле 1996—1997 гг., а ближайшие данные с полигона 10 — в сентябре—октябре 1997 г. (рис. 3, б). Уловы самцов ШК < 120 мм на полигоне 10 были выше, чем на полигоне 67: соответственно 28,2 и 6,7 экз/ловушку. Уловы крабов ШК ≥ 120 мм были примерно одинаковыми: 6,3 и 7,8 экз/ловушку соответственно.

Плотность мелких крабов на полигонах 70 и 17 была выше, чем на полигоне 10 (рис. 3, в—д), причем для полигона 17 это относилось и к периоду 1992—2000 гг., и к периоду 2001—2010 гг. Данные по полигонам, примыкающим к основному полигону 33, весьма ограничены. Принципиальных отличий в размерном составе полигонов 33 и 17 они выявить не позволили. На глубоководном участке, занятом полигоном 89 (2 пробы), в мае—июне 2005 г. уловы крупных крабов были выше, чем на полигоне 33 (49 проб): для крабов ШК ≥ 100 мм они составили соответственно 29 и 7,4 экз/ловушку. Размерный состав самцов на полигонах 33 и 32 (4 пробы) был сходен — в мае—июне 2005 г. на обоих полигонах доминировали крабы возраста 12 линек.

Из трех пар центральных полигонов и их глубоководных аналогов только на полигоне 52 плотность крабов ШК < 100 мм была выше, чем на полигоне 22 (рис. 3, е). На полигонах 22 и 24 плотность крабов ШК ≥ 120 мм была выше, чем на полигонах 52 и 62 соответственно (рис. 3, е, ж). На полигоне 24 уловы крабов ШК < 100 мм были выше, чем на более северном глубоководном полигоне 64 (рис. 3, з). Размерный состав самцов на полигонах 14 и 64 был близок (рис. 3, и), так же как и на соседних глубоководных полигонах 64 и 65 (рис. 3, к).

При сравнении размерного состава самцов на полигонах 16 и 65 в период 1992—2000 гг. уловы крабов ШК ≥ 120 мм были выше на более мелководном полигоне 16 (рис. 3, л). В период 2001—2010 гг. уловы крабов ШК ≥ 120 мм были выше на полигоне 16, в то время как уловы крабов ШК < 100 мм были выше на полигоне 65 (рис. 3, м).

Данные по полигону 47 крайне ограничены. В период 2001—2010 гг. уловы крабов ШК 120—134 мм были здесь выше, чем на смежном полигоне 45. Крабы этих размеров в данный период были здесь единственной модальной группой (рис. 3, н).

На глубоководном полигоне 99 в 2007 г. доминировали крабы ШК 60—99 мм, составляющие 94% от всех выловленных самцов (рис. 3, о), при этом на долю особей 60—80 мм (11 линек) приходилось 64%.

Распределение типов размерной структуры. Обработка данных по размерному составу отдельных проб (Буяновский, Мирошников, 2016) позволила выделить девять типов размерной структуры и восемь типов промежуточных распределений. Было также выделено пять групп типов (кластеров или типов размерного распределения), где доминирующую роль играет или одна из четырех размерно-возрастных групп (самцов), или, реже, две соседние, соответствующие возрастам 13 и 14 линек. По этим данным для каждого полигона за период 1992—1999 гг. была вычислена частота встречаемости каждой группы типов на 100 проб (табл. 2). Поскольку в группе типов 3 доминировали представители двух возрастных групп, то при расчете частоты встречаемости ее относили и к группе типов 2, и к группе типов 4.

Полученные данные показывают, в каких районах каждая размерно-возрастная группа чаще всего формирует самостоятельные скопления. Так, скопления крабов ШК 80—99 мм (возраст 12 линек) чаще всего встречались на полигоне 33; крабов ШК 100—119 мм (13 линек) — на полигонах 22 и 24; крабов ШК 120—134 мм (14 линек) — на полигонах центральной части (14, 64, 16 65);

Таблица 2. Частота встречаемости типов размерного распределения самцов краба-стригуна красного на разных полигонах в 1992–2000 гг.; 100 проб⁻¹

Полигон	Тип размерного распределения (доминирующая размерная группа, мм/ возраст, число линек)				Общее число проб
	1 (80–99/ 12)	2-3 (100–119/13)	3-4 (120–134/14)	5 (\geq 135/ 15)	
33	43	45	12	0	246
22	18	66	16	0	345
24	3	60	37	0	534
14	0	44	55	0	287
64	0	47	53	0	119
16	0	40	54	6	182
65	1	36	62	0	50
66	0	0	15	85	10
44	0	0	10	90	20
45	5	0	9	86	22

крабов ШК \geq 135 мм (15 линек) — на северных полигонах. Таким образом, отмечена весьма отчетливая тенденция к увеличению размеров крабов в скоплениях в направлении с севера на юг.

ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственное распределение молоди. Плотность поселения является не единственной причиной различий в уловах. Величина улова в ловушках зависит от трофической активности на разных стадиях линьки и нереста крабов, от миграций и динамики условий среды обитания (Низяев и др., 2006; Слизкин, 2008). Отрицательная зависимость между уловами молодых крабов и их более старых сородичей (рис. 1, г, д, ж, з) может быть связана или с тем, что молодь в районе отсутствует, или с тем, что более крупные функционально половозрелые особи не подпускают более молодых сородичей к приманке, находящейся в ловушке. Полученные данные свидетельствуют в пользу первого предположения: если бы крупные самцы препятствовали проникновению молоди в ловушки, то при обилии выполненных

станций на полигонах центральной (22, 24, 14, 16) и северной (66, 44, 45) групп обязательно были бы пробы, где доля молоди была высокой — по аналогии с полигонами южной группы (33 и 10) и банкой Кита-Ямато (5). Поскольку таких проб практически нет, то, вероятнее всего, что и молодь самостоятельных скоплений здесь не образует (табл. 2). Вместе с тем наличие молоди в малом количестве на всех полигонах (рис. 2) указывает, что ее угнетенность может быть связана с каннибализмом взрослых самцов, который у краба-стригуна красного выражен сильнее, чем у других видов крабов-стригунов (Чучукало и др., 2011). Если при этом учесть, что на полигонах центральной и северной групп уловы самцов ШК \geq 120 мм были выше, чем на юге (рис. 2), то данное предположение становится еще более аргументированным.

Функциональная организация. Данные о концентрации самок свидетельствуют, что они сосредоточены, во-первых, в глубоководной северной части моря (полигон 99) и, во-вторых, в районах южных полигонов 33, 10, 5. В этих местах, скорее всего, происходит и выклев личинок. Судя по распределению особей в возрасте 11 линек (ШК < 80 мм),

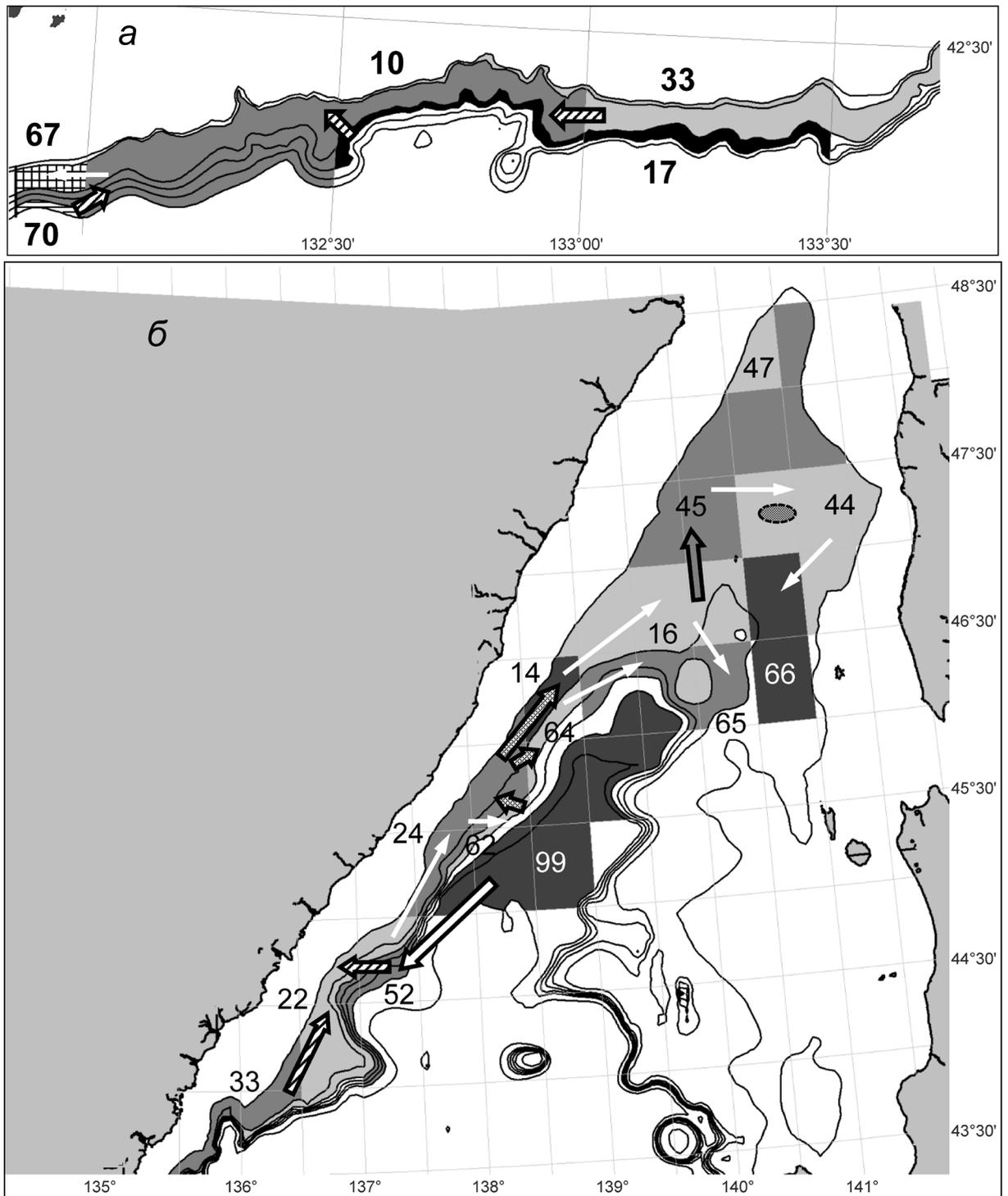


Рис. 4. Возрастные миграции самцов краба-стригуна красного в западной части залива Петра Великого (а) и в северной части Японского моря (б) в 1992–2000 гг. Цифрами указаны номера полигонов; миграции, сопряженные с линьками: (⇒) – 12-й, (⇒) – 13-й, (⇒) – 14-й, (⇒) – 15-й; (⇒) – направления миграций, не сопряженных с линькой; (○) – предполагаемый район концентрации молоди на полигоне 44 в 2000-е гг.

молодь развивается здесь же. Поскольку в распределении крабов близких возрастов антагонизма нет (рис. 1), то основным условием развития молоди можно считать отсутствие взрослых самцов. Следующая линька, когда появляются особи ШК 80–99 мм, на южных участках происходит или там же, где концентрируются младшие возрастные группы (полигон 33 и 10), или после миграции на участки, соответствующие глубоководным полигонам 70, 17, 52 (рис. 3, б–д). Последний, вероятно, является ключевым при дальнейшем снабжении остальных полигонов.

Далее, на банке Кита-Ямата часть крабов проходит еще одну (13-ю) линьку, которая является терминальной. На основном участке (полигон 5) в достаточном количестве присутствуют крабы возраста 12 линек, чтобы обеспечивать пополнение, и вместе с тем часть крабов приходит сюда с западного склона банки (полигон 1) — на самом склоне крабы в возрасте 13 линек практически не остаются (рис. 3, а).

В западной части залива Петра Великого (полигон 10) формирование группировки возраста 13 линек может происходить из разных источников (рис. 3, б–д; 4, а). Во-первых, здесь есть собственные ресурсы, развивающиеся из оседающей молоди (рис. 3, б); во-вторых, может идти миграция с глубоководных полигонов 70 и 17 (рис. 3, в–д); в-третьих, пополнение может идти с тех же глубин, с расположенного восточнее полигона 33 (табл. 1). Полигон 67, скорее всего, является зоной расселения крупных самцов, причем уходит туда только меньшая часть, в то время как основная часть остается на полигоне 10. Уход на полигон 67, вероятно, не сопровождается дальнейшими линьками (рис. 3, б).

Наиболее протяженный полигон 33 (Буяновский, Мирошников, 2016, а), скорее всего, является независимым поселением, способным обеспечить пополнение без притока извне. Возможно, именно поэтому размерный состав самцов с 1992 по 2010 гг. был здесь наиболее стабильным (рис. 2, а).

Дальнейшее рассмотрение связей между полигонами следует выполнить от-

дельно для периодов 1992–1999 и 2000–2010 гг. Согласно данным 1992–1999 гг., уловы крабов ШК < 120 мм уменьшались по мере продвижения с юга на север, от полигона 33 к полигонам 44–45, в то время как уловы крупных крабов в этом направлении увеличивались (рис. 2, табл. 1). В целом такое распределение характерно для популяций, где существуют возрастные (онтогенетические) миграции (Буяновский, 2004). Чтобы представить районы и направление миграций, можно обратиться к данным по размерной структуре.

Пополнение полигона 22, расположенного к северу от полигона 33, может осуществляться с глубин 1500–1800 м через полигон 52 (рис. 3, д), который в свою очередь может пополняться с глубоководного полигона 99 (рис. 4, б). Переход между указанными полигонами сопряжен с прохождением 12-й и 13-й линек. Другим источником пополнения полигона 22 в 1990-е гг. мог быть полигон 33, миграция с которого также сопряжена с прохождением 13-й линьки: уловы крабов возраста 12 линек там ниже, а возраста 13 линек — выше, чем на полигоне 33 (табл. 1, 2). В 2000-е гг. пополнение если и продолжалось, то не сопровождалось линькой. Нельзя также исключить, что вследствие выбивания промыслом крупных половозрелых самцов в 2000-е гг. их место занимали более молодые сородичи, которые становились половозрелыми (то есть проходили терминальную линьку) в более раннем возрасте.

Пополнение следующего полигона 24 может осуществляться с полигона 22. Сходство обоих полигонов по размерному составу самцов (рис. 2, б, в; табл. 1) указывает, что пополнение не сопряжено с прохождением линьки. Данные по более глубоководному полигону 62 не указывают, что он может быть источником пополнения крабами возраста 12–13 линек, более вероятно, что, наоборот, эти крабы приходят сюда с более мелководного полигона 24. Вместе с тем нельзя исключить, чтохождение 14-й линьки сопряжено с возвратом крабов с полигона 62 на полигон 24 (рис. 3, ж; 4, б).

Доминирование в 1990-е гг. на полигоне 14 крабов возраста 14 линек указывает, что данная возрастная группа формировалась не только за счет собственных ресурсов, но и за счет миграций с других полигонов. Различия в размерном составе (табл. 1) указывают, что таким полигоном мог быть полигон 24, откуда крабы могли переходить на полигон 14 и претерпевать там 14-ю линьку. Расположенный глубже полигон 64 источником пополнения не являлся, поскольку размерный состав на нем и на полигоне 14 был сходным (рис. 3, и). В то же время различия полигонов 24 и 64 в размерном составе (рис. 3, з) указывают, что и последний, наряду с полигоном 14, мог пополняться с юга, причем пополнение было сопряжено с 14-й линькой. В 2000 е гг. источником пополнения полигона 14 мог оставаться полигон 24 (рис. 2, в, з), но среди мигрирующих крабов преобладали особи в возрасте 13 линек, и эта линька для них, скорее всего, была терминальной.

Поскольку на полигоне 16 размерный состав самцов был почти таким же, как на полигоне 14 (табл. 1), то можно предположить, что крабы с полигона 14 пополняли полигон 16 преимущественно без прохождения очередной линьки. Вместе с тем несколько более низкие (на полигоне 16 по сравнению с полигоном 14) уловы крабов возраста 13 линек и более высокие уловы крабов возраста 14 линек (табл. 1) указывают, что для части крабов такой переход мог быть сопряжен с очередной линькой. Полигон 65 мог пополняться как с полигона 64 (рис. 3, к), так и с полигона 16 (рис. 3, л), причем в обоих вариантах пополнение не было сопряжено с линькой.

Сам полигон 16 в 1990-х гг. скорее всего был источником пополнения северных полигонов 66, 44 и 45, причем миграции были сопряжены с последней, 15-й линькой. Ограниченность данных по северным полигонам за 1990-е гг. затрудняет выявление направления каких-либо перемещений: возможно, они шли в антициклоническом направлении — через полигон 45, где отмечены наиболее высокие уловы особей возраста 15

линек (табл. 1). В первой половине 2000-х гг. источником пополнения, по-видимому, был полигон 44, где могло сформироваться собственное урожайное поколение. Рабочие карты, построенные по обобщенным (за 2003–2005 гг.) данным, показали, что молодь концентрируется преимущественно в центре полигона на глубинах 1100–1200 м (рис. 4, б). Развитие молоди после выбивания промыслом наиболее крупных крабов подтверждает высказанное выше предположение об их жестком антагонизме. Во второй половине 2000-х гг. источником пополнения вновь мог стать полигон 16 (рис. 2, д–з).

В целом период с 2000 по 2010 гг. характеризуется изменением существовавшей структуры. При этом если на полигоне 33 размерный состав изменился незначительно (рис. 2, а), то на северных полигонах произошли серьезные изменения. Наиболее заметным был рост уловов особей ШК 80–119 мм на полигоне 24 в 2005 г. (рис. 2, в) и на полигоне 44 в 2003 г. (рис. 2, ж). Источником пополнения полигона 24 могла быть молодь с полигона 99, а полигона 44 — собственная молодь, обнаруженная здесь именно в 2000-е гг. Предположение, что и сюда молодь могла проникнуть с полигона 99, не подтверждается данными по промежуточным полигонам 16 и 66.

Перестройка функциональной структуры могла быть связана с промыслом, когда вследствие изъятия крупных крабов было снижено их отрицательное воздействие на более мелких сородичей (рис. 1). Среди последних широкопалые самцы (в ловушках) составляли большинство (Слизкин, 2008), и это указывает на переход к функциональной половозрелости в более раннем возрасте.

Характерно, что уже к концу наблюдений на ряде полигонов размерная структура начала восстанавливаться. И поскольку наши исследования ограничены 2010 г., то возможно, что к настоящему времени структура находится на следующем этапе, приспособившись к стабильному, но не чрезмерному (Мирошников, Буяновский, 2015), давлению промысла.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, сравнительно длительный исторический ряд наблюдений за промыслово-биологическими характеристиками краба-стригуна красного позволяет выделить два основных этапа, резко отличающихся размерным составом самцов (рис. 2). Первый этап относится к периоду с 1992 по 2000 гг., когда существенную роль, в особенности на северных участках, играли крупные самцы, чей возраст составлял 14–15 линек (оценка реального возраста затруднена из-за существования терминальной линьки, которая бывает в разном возрасте). При этом распределение соответствовало функциональной структуре сегрегированного типа (Буяновский, 2005, 2012). После 2000 г. уловы крупных крабов снизились, что скорее всего связано с промыслом. С выловом сравнительно немногочисленных крупных крабов, вероятно, связана и утрата промыслового значения участками 7, 8 (Мирошников, Буяновский, 2015), которые соответствуют полигонам 66, 44, 45. Вследствие снижения давления на мелких крабов со стороны более крупных сородичей уловы первых в разные годы в разных районах могли достигать высоких значений, что соответствует функциональной структуре фазового типа (Буяновский, 2005, 2012). Тем не менее элементы сегрегации по-прежнему сохранялись: молодь ШК < 80 мм, как правило, располагалась отдельно от взрослых особей. Описанная выше перестройка скорее всего была реакцией на ранее не проводившийся промысел, и при отсутствии наращивания его давления структура, существовавшая в 1990-е гг., может восстановиться.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бабаян В.К., Булакова Т.И., Васильев Д.А. и др. Оценка запасов и ОДУ минтая восточной части Охотского моря с использованием данных ИС «Рыболовство» // Тр. ВНИРО. 2014. Т. 151. С. 3–17.

Баканев С.В. Оценка запаса камчатского краба в Баренцевом море с использова-

нием моделей истощения // Вопр. рыболовства. 2015. Т. 16. № 4. С. 465–476.

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. Пространственно-временная изменчивость размерного состава и особенности эксплуатации популяций промысловых беспозвоночных прибрежной зоны // Тр. ВНИРО. 2005. Т. 144. С. 12–23.

Буяновский А.И. Функциональная структура популяций морского бентоса // Тез. докл. X съезда гидробиол. о-ва РАН. Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 60–61.

Буяновский А.И. Прогноз потенциального вылова прибрежных беспозвоночных при затруднении с оценкой запаса (методические рекомендации). М.: Изд-во ВНИРО, 2012. 222 с.

Буяновский А.И., Мирошников В.В. Исследование краба-стригуна красного *Chionoecetes japonicus* (Decapoda, Majidae) в Японском море. 1. Разработка алгоритма расчета индексов плотности для сравнения многолетних данных // Вопр. рыболовства. 2014. Т. 15. № 4. С. 450–465.

Буяновский А.И., Мирошников В.В. Исследование краба-стригуна красного *Chionoecetes japonicus* (Decapoda, Majidae) в Японском море. 4. Районирование акватории на основе изменчивости размерного состава // Там же. 2016. Т. 17. № 3. С. 261–276.

Буяновский А.И., Мирошников В.В., Деминов А.Н. Исследование краба-стригуна красного *Chionoecetes japonicus* (Decapoda, Majidae) в Японском море. 2. Поселение на банке Кита-Ямато через 20 лет после прекращения промысла // Там же. 2015. Т. 16. № 1. С. 64–70.

Виноградов Л.Г. О механизме воспроизводства запасов камчатского краба (*Paralithodes camtschatica*) в Охотском море у западного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. 1969. Т. 65. С. 337–344.

Деминов А.Н. Результаты исследований японского краба-стригуна (*Chionoecetes*

japonicas) в батии центральной части Японского моря // Изв. ТИНРО. 2015. Т. 180. С. 65–76.

Мирошников В.В., Буяновский А.И. Исследование краба-стригуна красного *Chionoecetes japonicus* (Decapoda, Majidae) в Японском море. 3. Состояние и перспективы промысла // Вопр. рыболовства. 2015. Т. 16. № 2. С. 207–219.

Мясников В.Г., Архипов А.А. Глубоководный «красный» краб-стригун японикус Японского моря // Рыб. хоз-во. 2004. №5. С. 45–49.

Низяев С.А., Букин С.Д., Климин А.К. и др. Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России. Ю.-Сахалинск: СахНИРО, 2006. 114 с.

Родин В.Е. Пространственная и функциональная структура популяций камчатского краба // Изв. ТИНРО. 1985. Т. 110. С. 86–97.

Слизкин А.Г. Некоторые черты биологии и проблемы рационального использования глубоководного краба-стригуна *Chionoecetes japonicus*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2008. 23 с.

Слизкин А.Г., Кобликов В.Н. Некоторые черты биологии и особенности промысла японского краба-стригуна (*Chionoecetes japonicus*): обоснование промысловой меры // Вопр. рыболовства. 2010. Т. 11. № 3 (43). С. 428–441.

Чучукало В.И., Надточий В.А., Кобликов В.Н., Борилко О.Ю. Питание и некоторые черты экологии массовых промысловых видов крабов в водах северо-западной части Японского моря в ранневесенний период // Изв. ТИНРО. 2011. Т. 166. С. 123–137.

Maeda T., Uchiyama I. Growth of benizuwai crab *Chionoecetes japonicus* under rearing condition with deep-sea water // Aquabiol. Kaiyo Seibutsu. 2011. V. 33. № 6. P. 575–579.

Yosho I., Hirose T., Shirai S. Bathymetric distribution of benizuwai crab *Chionoecetes japonicus* in the northern part of the Sea of Japan // Fish. Sci. 2010. V. 74. № 6. P. 1417–1429.

Yosho I., Shirai S. Bathymetrical distribution and migration of *Chionoecetes japonicus* at the northeastern part of Yamato bank, the Sea of Japan // Nippon Suisan Gakkaishi. 2007. V. 73. № 4. P. 674–683.

**RESEARCHES OF THE RED SNOW CRAB *CHIONOECETES JAPONICUS* (DECAPODA, MAJIDAE) IN THE SEA OF JAPAN.
5. FUNCTIONAL STRUCTURE OF THE POPULATION FROM THE NORTH-EAST PART OF THE SEA OF JAPAN**

© 2016 y. A.I. Buyanovsky, V.V.Miroshnikov*

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

**Pacific Fisheries Research Center, Vladivostok, 690950*

By the methods described earlier the functional structure of the red snow crab population from the Russian part of the Sea of Japan was researched. Antagonism in spatial distribution of small (CW less than 100 mm) and large (more than 120 mm) males was defined. In spatial distribution of size groups 2 periods may be distinguished. In 1992–2000 the mean size of prevailing groups increased in northern direction, and in 2001–2010 the prevailing groups were the same in different regions. Size structure comparison suggests the possibility of both vertical and horizontal age related migrations. It is suggested that the main reproductive area is in the northern part of the Sea deeper than 1700 m.

Keywords: Chionoecetes japonicus, Sea of Japan, size structure, spatial distribution, reproduction.