



Промысловые виды и их биология

Динамика возрастного состава самцов камчатского краба в Баренцевом море

А.И. Буяновский¹, А.В. Стесько², С.В. Горянина¹, Л.К. Сидоров¹

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), проезд Окружной, 19, Москва, 105187

² Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ПИНРО») им. Н.М. Книповича, ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, 183038

E-mail: albuy@mail.ru

Цель работы состояла в разработке алгоритма анализа и выяснении закономерностей динамики возрастного состава самцов камчатского краба в разных районах Баренцева моря (без учета вероятности линьки).

Материалом послужили данные учётных съёмки и научного мониторинга, полученные в ходе исследований 2001–2022 гг., а также результаты наблюдений за молодью и мечения, содержащиеся в открытой печати.

В результате разработан оригинальный алгоритм, позволяющий устанавливать возрастной состав уловов самцов камчатского краба. Средняя ширина карапакса особей в возрасте от 4+ до 11+ составляет соответственно 78, 99, 121, 142, 164, 185, 207 и 228 мм. Сочетание линейной модели роста Хиата с предположением о нормальном распределении размерных частот в возрастном классе позволили дать адекватное описание динамики возрастного состава самцов камчатского краба в Баренцевом море. В каждом районе к западу и востоку от 36° в. д. число заметных поколений больше, чем считалось ранее на основе наблюдений за размерным составом. Периодичность появления таких поколений различна, и в разных районах в одни и те же годы могут быть заметны разные поколения. С точки зрения функциональной структуры можно выделить 3 пространственных группировки: Варангер-фьорда, Мотовско-Териберскую и шельфовую. Если поколения возраста 5+ рассматривать как пополнение, то участки локализации заметного пополнения в Варангер-фьорде пока не установлены, и наиболее вероятно, они расположены в закрытых бухтах его южной части (Амбарная, Печенга и др.). В Мотовско-Териберском районе заметное пополнение также формируется в закрытых бухтах. В шельфовой группировке в настоящее время пополнение формируется не в прибрежных бухтах, а в открытой части моря, в то время как прибрежные районы постепенно превращаются в зону выселения крупных самцов.

Практическое значение. Полученные результаты позволят повысить эффективность управления запасом камчатского краба в Баренцевом море.

Ключевые слова: Камчатский краб, *Paralithodes camtschaticus*, Баренцево море, возрастной состав, динамика популяций, высокочисленные поколения.

Dynamics of the age composition of the red king crab males in the Barents Sea

Alexey I. Buyanovskiy¹, Alexey V. Stesko², Svetlana V. Goryanina¹, Lev K. Sidorov¹

¹ Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography («VNIRO»), 19, Okruzhnoy proezd, Moscow, 105187, Russia

² Polar Branch of «VNIRO» (N.M. Knipovich «PINRO»), 6, Academician Knipovich St., Murmansk, 183038, Russia

The aim of the work was to develop an algorithm for analysis and to elucidate the trends in the dynamics of the age composition of red king crab males in different areas of the Barents Sea.

Materials were the data of research surveys and fisheries monitoring obtained in 2001–2022, as well as published results of long-term observations on juveniles and tagging.

As results, an original algorithm which makes it possible to determine the age composition of the catches of red king crab males is suggested. The mean carapace widths of individuals of age 4+ – 11+ are 78, 99, 121, 142, 164, 185, 207, 228 mm respectively. The combination of the Hiatt linear growth model with assumption of the normal distribution of size frequencies in the age class made it possible to give an adequate description of the dynamics of the age composition of king crab males in the Barents Sea. In each area to the west and east of 36° E. the number of noticeable generations exceeds that obtained from the size composition data. Noticeable generations appear with different annual frequency, and one can find different generations in different areas in the same years. It is suggested that 3 spatially isolated local populations inhabit in the (1) Varanger-Fjord, (2) in the area between the Motovsky and the Teribersky bays, (3) off the coastal area to the east of 36°E. If the generation of the age 5+ consider as recruitment, it seems that noticeable recruitment in the Varanger Fjord is formed in the closed bays of its southwestern part. The recruitment in the second region, is also formed in closed bays. In the third local population, recruitment is currently formed in the open areas of the shelf, while the coastal areas are gradually turning into eviction zone of the large males.

Practical value. The obtained results can improve the efficiency of management of the red king crab stock in the Barents Sea and adjacent waters.

Keywords: King crab, *Paralithodes camtschaticus*, Barents Sea, age composition, population dynamics, numerable generations.

Отсутствие у промысловых ракообразных структур, регистрирующих возраст,¹ заставляет исследователей применять для оценки средне-популяционных параметров возраста и роста косвенные методы – анализ размерного состава, мечение, мониторинг в лабораторных условиях, многолетние наблюдения за изменением модальных размеров высокоурожайных поколений. Для камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815), одного из основных объектов промысла среди морских донных беспозвоночных, эта информация особенно актуальна. В нативной части ареала (северная часть Тихого океана) темпы роста и возраст камчатского краба пытались определить неоднократно [Виноградов, 1941; Loher et al., 2001; Клитин, 2003; Буяновский, 2004; Лысенко, Гайдаев, 2005; Stevens, Swiney, 2007; Stevens (ed.), 2014; Черниенко, 2010]. В начале 1960-х гг. краб был вселён в Баренцево море, экспериментальный промысел начался в 1994 г., а с 2004 г. начался его промышленный лов. К этому же периоду относятся и основные работы по изучению его роста и возраста. Наблюдения за размерным составом молоди [Дворецкий, 2011] и повторные измерения ранее меченых и выпущенных в море животных [Nielsen, Sundet, 2006; Пинчуков, 2017] позволили установить средне-популяционные темпы роста особей разного пола и возраста. Эти данные могут быть хорошей основой для характеристики возрастного состава, сведения по которому для Баренцева моря пока ограничиваются констатацией наличия нескольких высокоурожайных поколений [Бизиков и др., 2018], а в нативной части ареала имеется информация только для бристольской популяции [Zheng et al., 1995 a, b]. Темпы роста самцов и самок различны, и их исследуют отдельно. Ранее [Буяновский, 2021] была исследована динамика возрастного состава самок. Цель данной работы заключается в установлении возрастного состава самцов камчатского краба и его сравнении в разных районах Баренцева моря в разные годы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили данные учётных съёмов и научного мониторинга промысла камчатского краба в Баренцевом море в 2002–2022 гг. Выборки производили по данным работы определённого орудия лова в один и тот же год, таким образом, траловые и ловушечные уловы анализировались отдельно.

¹ В данном случае имеются в виду структуры, характеризующиеся периодичностью роста и позволяющие быстро и с высокой точностью определять индивидуальный возраст у большого числа животных. О перспективных методах – см. Kilada, Driscoll, 2017; Leland, Bucher, 2017.

При учёте данных наблюдателей использовали все сведения вне зависимости от типа ловушки и наличия в ней селективной ячеи.

Пробы собраны в исключительной экономической зоне России (далее – на шельфе) и в её территориальных водах (далее – прибрежные районы). Большинство данных было собрано летом-осенью. В связи с тем, что массовая линька самцов в Баренцевом море происходит в марте-апреле [Пинчуков, Беренбойм, 2003], размеры особей одного поколения в период с лета текущего года до весны будущего года меняться не будут. Учитывая это обстоятельство, для увеличения длины временного ряда и его унификации данные, собранные в январе-марте 2002 и 2005 гг. относили к осени 2001 и 2004 гг., соответственно.

Информация по сборам 2003–2016 гг. содержится в работе В.А. Бизикова с соавторами [2018], данные по прибрежным районам в 2019–2022 гг. получены из учётных ловушечных съёмов с НИС «Профессор Бойко» и «Протей». Данные учётных траловых съёмов на шельфе получены во время учётной ловушечной съёмки на НИС «ПИНРО-1» в 2016 г. и выполнявшихся по единой методике [Стесько, Буяновский, 2021] траловых съёмов 2017–2022 гг. на НИС «Профессор Бойко». Данные научного мониторинга за 2020–2022 гг. собраны С.В. Горяниной с промысловых судов «Зенит», «Волк Арктики» и «Азимут», соответственно. На всех судах в течение ряда лет измерения выполняли по единой методике одними и теми же приборами (штангенциркулями). На каждой точке подъёма ловушек (далее – на станции), где оценивали уловы и брали пробы на биологический анализ, у всех анализируемых крабов измеряли ширину карапакса (ШК) с точностью до 1 мм. Всего для исследования были использованы данные промеров свыше 210 тыс. крабов.

Поскольку в разных районах и в разные годы возрастной состав может быть различен, то весь материал был разбит на отдельные массивы, соответствующие определённому району (рис. 1). Вначале были сформированы массивы для каждого года. Далее для проб из территориальных вод России (12-мильная прибрежная зона) были выделены массивы, объединившие данные по 5 прибрежным районам: российской части Варангер-фьорда (между 31° и 32° в. д. к югу от 69°57' с. ш.), Мотовскому заливу с прилегающими участками (между 32° и 33°30' в. д. к югу от 69°40' с. ш.), Кильдинско-Териберскому побережью (между 33°30' и 36°00' в. д.), восточно-мурманскому прибрежному району (между 36°00' и 40°00' в. д.),²

² Не путать с Восточным Прибрежным промысловым районом.

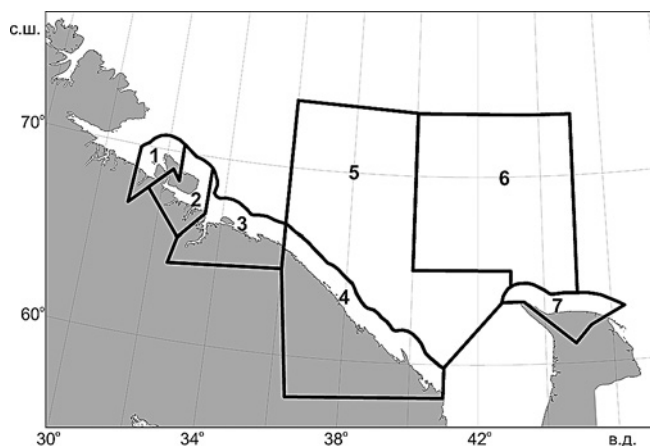


Рис. 1. Районирование исследуемой акватории Баренцева моря: 1 – Варангер-фьорд, 2 – Мотовский залив с прилегающими участками, 3 – Кильдинско-Териберский прибрежный район, 4 – Восточно-Мурманский прибрежный район, 5 – восточный шельфовый район, 6 – промысловый район, 7 – Канинский прибрежный район

Fig. 1. Zonation of the Barents Sea accepted in this research: 1 – the Varanger-Fjord, 2 – the Motovsky Bay with adjacent areas; 3 – the coastal area between the Kildin Island and the Teriber Bay, 4 – the East Murman coastal area, 5 – the east shelf area, 6 – the fisheries area, 7 – the Kanin coastal area

Канинскому прибрежному району Баренцева моря (к западу от м. Канин Нос севернее $68^{\circ}35'$ с. ш. и далее – на восток вдоль северного побережья п-ова Канин до $40^{\circ}30'$ в. д.). Границы между Мотовским, Кильдинско-Териберским и Восточно-Мурманским районами по $33^{\circ}30'$ и $36^{\circ}00'$ в. д. соответственно были проведены для удобства сравнения результатов с ранее опубликованными данными [Бизиков и др., 2018; Стесько, Буяновский, 2021].

На шельфе, за границей территориальных вод, было выделено 2 района – восточный и промысловый, с границей вдоль $40^{\circ}00'$ в. д. Проведение границы было связано с тем, что начиная с 2006 г. промысел сместился к востоку от данного меридиана; к западу от него выполняли преимущественно учётные съёмки.

Методика определения возраста, будучи оригинальной разработкой, приводится в разделе «Результаты». Все расчёты выполнены в программном пакете MS Excel с привлечением надстроек «Анализ данных» и «Поиск решения».

РЕЗУЛЬТАТЫ

Построение модели. Основная проблема, возникающая при определении возрастного состава по данным размерного ряда, связана с сильной зашумлённостью данных, обусловленной погрешностью измерения ШК и навыками измеряющего крабов

сотрудника. Следствием является практическая невозможность корректного определения размерных границ всех возрастных классов, даже при ориентировочном знании их числа. Для этой цели были безуспешно использованы работающие в оболочке R программные пакеты MixTools (<http://CRAN.R-project.org/package=mixtools>) и TropFishR (<https://github.com/tokami/TropFishR>).

Неудача прямого определения размерных границ возрастных классов заставила нас искать другой путь решения этой задачи. Была привлечена доступная информация по росту меченых крабов [Nielsen, Sundet, 2006] и наблюдения за особенностями размерного состава и распределения молоди крабов в губе Зеленецкая Дальняя [Дворецкий, 2011]. Согласно последнему источнику, ШК особей в возрасте 1, 2 и 3 года составляет соответственно 11, 32 и 57 мм, причём, выборки, подтверждающие данные расчёты вполне репрезентативны. Эти значения, в целом, согласуются с результатами, полученными при исследовании ранней молоди камчатского краба в Баренцевом море [Переладов, 2005; Соколов, Милютин, 2007]. Вместе с тем, необходимо отметить, что существует и обусловленная различиями в температурном режиме побережья Баренцева моря флуктуация размеров молоди в разных районах.

Абсолютный прирост ШК для особей более крупных размеров не зависит от начального размера и подчиняется линейной закономерности, которую некоторые авторы [Saint-Marie et al., 1995] называют моделью роста Хиата:

$$ДК(t+1) = ДК(t) \times 1,008 + 16,1, \quad (1)$$

где ДК – длина карапакса (мм) в годы $t+1$ и t соответственно [Nielsen, Sundet, 2006].

Для перевода данных по ДК в данные по ШК было использовано уравнение, полученное по данным траловой съёмки 2019 г., согласно которым в диапазоне значений 53–240 мм при объёме выборки 3925 экз. и коэффициенте детерминации (R^2) 0,98:

$$ШК = ДК \times 1,26 - 15,2, \text{ (мм)}. \quad (2)$$

Приняв во внимание, что ШК самцов возраста 3+ равна 57 мм (см. выше), то в соответствии с формулой (2) можно рассчитать их ДК, которая будет равна 57,3 мм. Далее, опираясь на формулу (1), можно рекуррентно рассчитать абсолютные значения годового прироста ДК для особей с возрастом от 3+ до 10+. Для диапазона возрастов от 3+ до 8+ абсолютные значения прироста (при округлении до 1 мм) равны 17 мм; для возрастов 9+ и 10+ величины годового прироста составляют 18 мм. Для более крупных особей стар-

шего возраста расчёт прироста за линьку выполнить невозможно, поскольку среди меченых крабов таких не было. Но расчёт можно сделать по рисунку, где виден тренд к уменьшению абсолютного прироста с увеличением размеров [Nielsen, Sundet, 2006: Fig. 3 C]. Согласно тренду, для особей (начального) возраста 11+ (средняя ДК около 190 мм) средняя величина годового прироста составит 12 мм. В настоящее время представители этих классов встречаются редко, но в 2000-х гг. они могли присутствовать в уловах в заметном количестве.

Следующий вопрос при построении модели связан с размерными границами, как ежегодных приростов, так и самих возрастных классов. Одной из «центральных догм» всех методов расщепления размерного ряда на возрастные группы является представление о нормальном распределении последних [Harding, 1949]. Эмпирические данные для оценки распределения приростов ДК особей, размеры которых соответствуют возрастам в диапазоне от 3+ до 9+, были получены после оцифровки соответствующих рисунков [Nielsen, Sundet, 2006: Fig. 2A, 3 C], и им в наилучшей степени (сумма квадратов остатков разностей между эмпирическими и теоретическими частотами) соответствовало нормальное распределение со средним значением 17 мм и стандартным отклонением 2,92 мм при размерном шаге 1 мм и объёме выборки, принятом равным 100 экз. (см. ниже). Таким образом, среднее значение практически полностью совпадает с расчётной величиной, выводимой по формуле (1). Поскольку для особей возраста 9+ и 10+ (ДК свыше 160 мм) тенденции к увеличению прироста также не выявлено, то, для полного совпадения, в дальнейшем будем считать, что абсолютные значения годового прироста для этих возрастов были равны 17 мм (а не 18 мм, как следует из формулы (1)). Для возраста 11+ стандартное отклонение прироста (принятого равным 12 мм) было принято равным таким же, как и для остальных возрастных классов.

Для проверки постоянства размерных границ было проверено 8 выборок молоди возраста 2+, которые отчётливо отделены от смежных возрастных классов и легко вычисляются путём оцифровки гистограмм [Дворецкий, 2011: рис. 1]. Было отмечено, что для выборок объёмом от 8 до 105 экз. размерные границы (по ШК) остаются более или менее постоянными (21–43 мм) и однозначно не увеличиваются с увеличением объёма выборки. Близкие данные получены и для нативной части ареала [Loher et al., 2001]. Все это даёт основание для допущения о постоянстве размерных границ каждого возрастного класса, которых можно придерживаться, изменяя величину стандарт-

ного отклонения нормального распределения в зависимости от объёма выборки (число особей, относящихся к возрастному классу).

При нормальном распределении невозможно найти параметры, которые бы обнуляли его функцию в точках, соответствующих размерным границам. Поэтому были заданы уровни значимости, соответствующие 99%. Это означает, что вероятность нахождения особи, относящегося к данному возрастному классу, размером больше границы этого класса, не должна быть больше 0,005. И то же самое — для особи, размером меньше границы этого же класса. Из этого следует, что для определения размерных границ возрастного класса надо, при заданном нормальном распределении (с размерным шагом 1 мм), вычислить значения 0,5-го и 99,5-го перцентилей. В качестве стартового значения была использована возрастная группа 3+ со средней ШК 57 мм и размерными границами 40–74 мм [Дворецкий, 2011]. После преобразования ШК в ДК согласно формуле (2) эти параметры составили 57 и 36–78 мм. Учитывая, что значения границ при изменении объёмов выборки не меняются (см. выше), последние (для удобства) были доведены до 100 экз., после чего было подобрано такое стандартное отклонение, при котором значения размерных границ соответствуют 0,5 и 99,5 перцентилем.

После установления всех параметров (теоретические) размерные частоты в возрастном классе 3+ (внутри границ 0,5 и 99,5 перцентилей) и в приросте (см. выше) были перемножены одна на другую, а результаты записаны в виде матрицы. Для удобства расчётов на «хвостах» распределений, соответствующих размерам большим или меньшим значений 0,5-го и 99,5-го перцентилей, оставляли по 15 значений. В полученной матрице заголовок столбца соответствовал начальному размеру, а заголовок строки — конечному полученному вследствие прироста (и относящемуся уже к возрастному классу 4+). В ячейках матрицы располагались значения вероятности достижения каждым начальным размером каждого конечного значения (в зависимости от величины прироста). Очевидно, что сумма всех значений в одной строке показывает частоту каждого размерного класса (с шагом 1 мм) в возрастном классе 4+. Объём выборки при этом сохраняется неизменным. Как и следовало ожидать, среднее значение ДК получившегося распределения составило 74 мм и совпало с рассчитанным по формулам (1) — (2). Стандартное отклонение подбиралось таким образом, чтобы разница между значениями, полученными вследствие суммирования строк матрицы и значениями частот теоретически задаваемого нормального распределения (со средним,

равным 74 мм и объёмом выборки в 100 экз.) было минимальным. Подобранное значение составило 8,62.

После расчёта среднего и подбора стандартного отклонения вышеописанная процедура (при неизменных параметрах прироста) была повторена для вычисления параметров возраста 5+ (91 мм при стандартном отклонении 9,07). Аналогично рассуждая, были вычислены параметры распределений в остальных возрастных классах.

Далее, опираясь на формулу (2), средние значения ДК были переведены в ШК. Для расчёта стандартного отклонения по ШК, стандартное отклонение по ДК умножали на соотношение ШК/ДК для данного возрастного класса. После расчёта этих параметров для каждого получившегося распределения вычисляли 0,5 и 99,5 перцентили, которые и считали размерными границами возрастного класса (табл. 1).

В итоге получилась вполне ожидаемая картина распределения частот размерных классов внутри соответствующих возрастных классов (далее – когорт) с умеренным перекрытием, когда особи одного размера могут относиться к разным когортам (табл. 1).

Оценка возрастного состава выборки. Оценивая возрастную состав самцов в отдельные годы и в отдельных районах, мы допускали, что темпы роста были одинаковыми, и средние размеры возрастных когорт, так же как и их размерные границы, соответствовали значениям, указанным в табл. 1. Основная задача заключалась в определении относительной численности каждой когорты. Для её решения был предложен алгоритм, реализуемый в программе MS-Excel и иллюстрируемый рис. 2.

1. Для исследуемой выборки объёмом N экз. строился размерный ряд с шагом 1 мм (рис. 2 А: 2), где

Таблица 1. Размерно-статистические параметры возрастных когорт самцов камчатского краба в Баренцевом море
Table 1. Size and statistical parameters of age cohorts of the red king crab males in the Barents Sea

Возраст	Средняя, мм		Стандартное отклонение по ШК (мм) для выборки 100 экз.	Размах варьирования ШК, мм (0,5–99,5 перцентили)
	ДК	ШК		
3 +	57	57	6,80	40–74
4 +	74	78	9,09	55–101
5 +	91	99	9,91	74–125
6 +	108	121	10,62	94–148
7 +	124	142	11,27	114–171
8 +	141	164	11,87	134–193
9 +	159	185	12,43	154–216
10 +	176	207	12,97	174–239
11 +	194	228	13,47	194–262
12+	211	243	13,93	208–278

каждому размерному классу соответствовала своя эмпирическая частота. Для каждой возрастной когорты задавали первоначальные значения, рассчитываемые как суммы эмпирических частот 5 размерных классов, группирующихся вокруг средних значений, взятых из табл. 1 (рис. 2А: 1). Например, для когорты 6+ – первоначальная размерная группа объединяет эмпирические частоты 5 размерных классов ШК 119–123 мм. Каждое первоначальное значение заносили в отдельную ячейку листа «MS-Excel».

2. Первоначальные значения (рис. 2 Б: 1) приводили к таким величинам, что их сумма становилась равной N (см. п. 1).³ Для этого каждое первоначальное значение умножали на отношение N к сумме всех

первоначальных значений. Преобразованные таким образом величины называли приведёнными значениями. Каждое приведённое значение заносили в отдельную ячейку листа «MS-Excel» в виде вышеуказанной формулы, связывающей его с соответствующей ячейкой, содержащей первоначальное значение (см. п. 1).

3. Для каждой возрастной когорты в отдельные ячейки листа «MS-Excel» заносили значения среднего и стандартного отклонения, взятые из табл. 1. Далее для каждой когорты в отдельных ячейках генерировали частоты нормального распределения (рис. 2 В) с помощью встроенной функции:

$$\text{НОРМ.РАСП}([PK];[Среднее];[СтО]; ЛОЖЬ)*[Выб], \quad (3)$$

где [PK] – размерный класс от 50 до 260 мм, номер класса указывается в отдельной ячейке; [Среднее] –

³ Каждое такое значение было равно первоначальному значению умноженному на отношение объёма исследуемой выборки к сумме первоначальных значений (см. п. 1) во всех когортах.

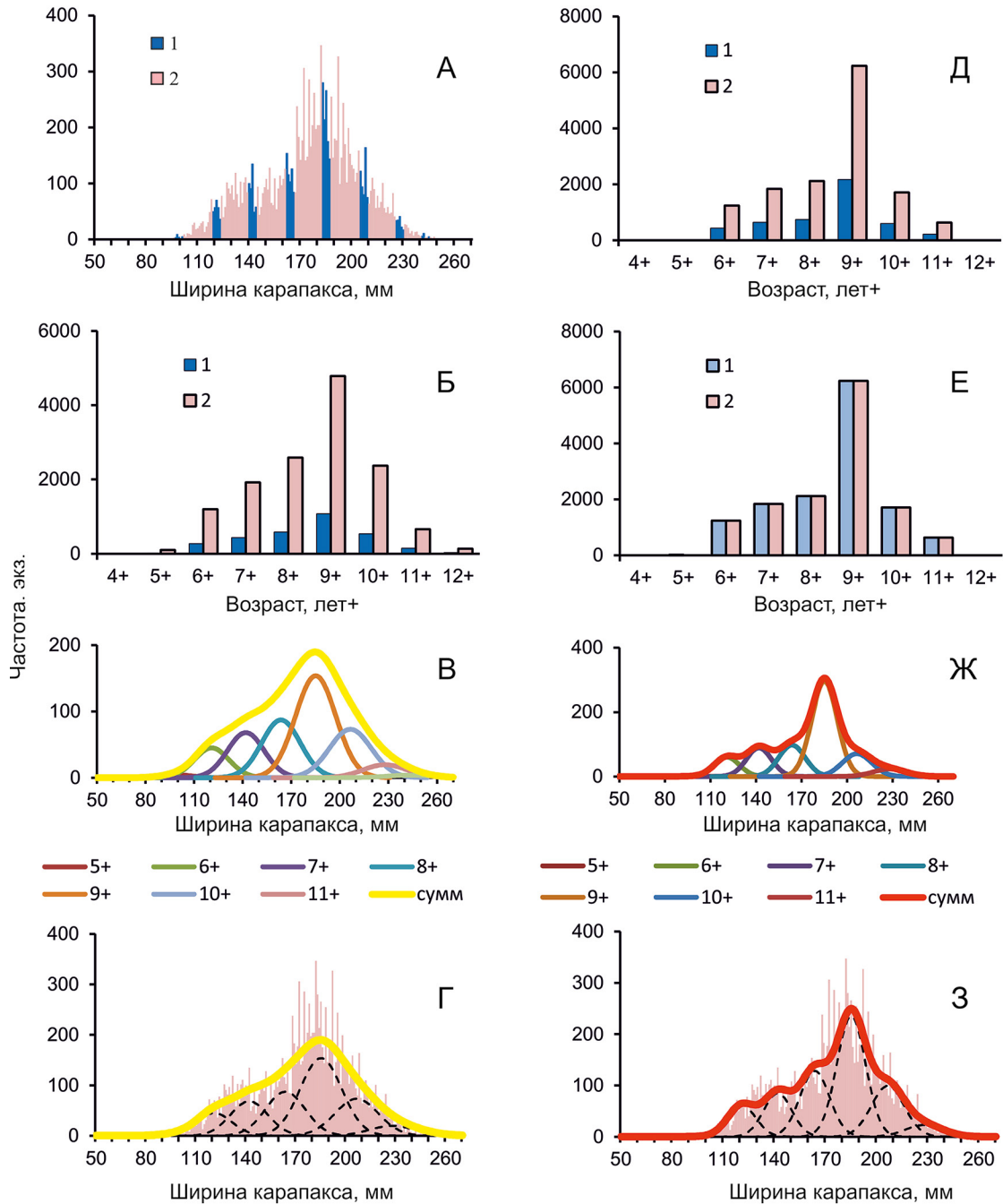


Рис. 2. Алгоритм оценки возрастного состава на примере уловов самцов камчатского краба в январе-марте 2002 г. в Варангер-фьорде (объяснение в тексте): А – выбор первоначальных значений (1) из всего диапазона эмпирических частот (2); Б – преобразование первоначальных значений (1) в приведённые значения (2); В – генерация расчётных частот размерных классов для каждой возрастной когорты (5+ – 11+) и их суммы (сумм); Г – сгенерированные частоты возрастных когорт и их суммы после оптимизации целевой функции; Д – первоначальные (1) и приведённые (2) значения, изменившиеся после оптимизации целевой функции; Е – преобразованные (1) и функционально связанные с ними приведённые (2) значения; Ж – сгенерированные частоты размерных классов для каждой возрастной когорты (5+ – 11+) и их суммы (сумм) после оптимизации стандартного отклонения; 3 – то же после повторной оптимизации целевой функции

Fig. 2. Algorithm for estimating the age composition on the example of catches of red king crab males in January-March 2002 in the Varanger-fjord ((explanation in the text). A – choice of initial values (1) from the entire range of empirical frequencies (2); Б – conversion of initial values (1) to adjusted values (2); В – generation of calculated size frequencies for each age cohort (5+ – 11+) and their sums (сумм); Г – generated size frequencies of age cohorts and their sums after optimization of the objective function; Д – initial (1) and adjusted (2) values that have been changed after optimization of the objective function; Е – transformed (1) with functionally connected adjusted (2) values; Ж – generated size frequencies for each age cohort (5+ – 11+) and their sums (сумм) after optimization of the standard deviation; 3 – the same after re-optimization of the objective function

средняя ШК определённой когорты (табл. 1); [СтО] – стандартное отклонение в той же когорте (табл. 1); [Выб] – приведённое значение частоты (экз.) когорты (см. п. 2 и рис. 2Б: 2).

Частоты, сгенерированные для каждой когорты (рис. 2 В: 5+–11+), суммировали в каждом размерном классе (рис. 2 В: сумм), и тем самым формировали набор расчётных частот.

4. Для каждого размерного класса вычисляли квадрат разности между эмпирической и расчётной частотой. Сумму квадратов разностей заносили в отдельную ячейку листа «MS-Excel» и в дальнейшем использовали как целевую функцию.

5. С помощью надстройки (MS-Excel) «Поиск решения», изменяя (одновременно все) ячейки с первоначальными значениями (см. п. 1), находили минимальное значение целевой функции (рис. 2 Г). В итоге изменялись: первоначальные значения (рис. 2 Д: 1), функционально связанные с ними приведённые значения (рис. 2 Д: 2), зависящие от последних сгенерированные частоты отдельных когорт (рис. 2 Г). По результатам оптимизации целевой функции приведённые значения некоторых когорт могут стать равными 0 (на рис. 2 Г – когорты 5+ и 12+).

6. Полученные в результате поиска решения (п. 5) приведённые значения копировали и заменяли ими в соответствующих ячейках первоначальные значения (п. 1), формируя тем самым массив преобразованных значений (рис. 2 Е: 1). После этого приведённые значения (рис. 2 Е: 2) становились функционально связанными уже не с первоначальными (п. 2), а – с преобразованными значениями.

7. Полученный ряд преобразованных значений проверяли, и при наличии в когортах нулевых (или близких к нулевым) значений, последние приравнивали к первоначальному (не приведённому) значению (см. п. 1–2). Например, если объём выборки в когорте 5+ был равен 0, то преобразованное значение (см. п. 6) приравнивали к 23 (рис. 2 Б: 1, 2 Е: 1).

8. Для каждой когорты массива рассчитывали сумму сгенерированных частот размерных классов, которые были меньше нижней границы диапазона варьирования (табл. 1). Например, для когорты 6+, это были частоты размерных классов менее 94 мм. Результаты расчётов заносили в отдельные ячейки, каждую из которых в дальнейшем (см. ниже) использовали как целевую функцию при подборе стандартного отклонения. Если соответствующее когорте приведённое значение (п. 6) было меньше 100, то в качестве целевого значения (в соответствующей ячейке) задавалась величина, равная 0,5% от этого приведённого значения. Если соответствующее когорте приведён-

ное значение (п. 6) было не меньше 100, то в качестве целевого значения (в соответствующей ячейке) задавалась величина, равная 0,5 (в данном случае мы опирались на выше сформулированное предположение о постоянстве размерных границ). Подбор целевой функции выполняли путём изменения значений в (соответствующей данной когорте) ячейке, где было записано стандартное отклонение (см. п. 3). Процедуру подбора выполняли с помощью надстройки «Поиск решения». Результаты подбора в виде изменившихся распределений сгенерированных частот (и их суммы) показаны на рисунке 2 Ж.

9. Поскольку после изменения стандартного отклонения значение целевой функции, характеризующей отклонение эмпирических частот от расчётных (см. п. 4), также изменялось, то процедуру, описанную в п. 5 повторяли, изменяя набор преобразованных значений с помощью надстройки «Поиск решения» (см. п. 6). Если итоговые суммы частот размерных классов, относящихся к значениям меньше размерных границ, сильно отличались от заданных (см. п. 8), то процедуру, описанную в пп. 8–9, повторяли. Но, как правило, этого не требовалось, так как различия между итоговыми и заданными суммами не были существенными.

10. Результаты применения вышеописанного алгоритма показаны на рис. 2 З, где видно, что, несмотря на сильное зашумление, связанное с ошибками измерения (см. выше), соотношения частот возрастных когорт отражает соотношение частот размерных классов. Итоговые значения приведённых частот приводили к процентному соотношению, рассчитывали относительную частоту каждого значения (когорты), и в дальнейшем использовали для анализа динамики размерного состава. Влияния пропусков ежегодной линьки отдельными крупными особями в данной работе не учитывали.

Точность оценки возрастного состава тем выше, чем больше объём выборки. Но при очень высоком пороге репрезентативности значительная часть материала окажется вне анализа. В этой связи порог был установлен экспертно на уровне минимального объёма выборки в 80 экз.

Основные определения и термины. Прежде чем переходить к анализу возрастного состава, необходимо дать основные определения.

Покорение – совокупность особей одного года рождения. Ежегодно каждому поколению соответствует одна возрастная когорта, характеризующаяся определённой относительной частотой (долей).

Высокочисленное поколение – поколение, абсолютная плотность (или уловы на ловушку) кото-

рого существенно превосходит таковую других поколений.

Заметное поколение – поколение, которое играет важную роль в возрастном составе уловов за время своего существования. Данный термин введён в связи с необходимостью выявления высокочисленных поколений не через абсолютные (уловы, плотность, численность), а через относительные (доля) характеристики.⁴ Поколение считали заметным, если его среднегодовая доля в уловах была выше медианного значения, вычисленного по всем поколениям во всех районах, где выполняли учётные съёмки.

Для расчёта среднегодовой доли в каждом районе вычисляли долю определённого поколения в год, когда его возраст соответствовал 5+, затем – в (следующий) год, когда его возраст был 6+ и так далее, до года, когда его возраст достиг 9+. В итоге получали 5 значений, которые усредняли, вычисляя тем самым среднегодовую долю. Выбор возрастного диапазона был связан с тем, что особи младше 5+ и старше 9+ встречались в уловах не регулярно. В каждом районе съёмки выполняли не ежегодно, и долю для всех 5 указанных выше возрастов удавалось вычислить не всегда. Поэтому, для увеличения объёма выборки были использованы данные как для 5 (когда пропусков в съёмках не было), так и для 4 (когда была пропущена одна съёмка) возрастов. Отсутствие влияния «фактора пропуска года», так же как и «фактора района» было подтверждено двухфакторным дисперсионным анализом. Не было выявлено и совместного эффекта обоих факторов.

После расчёта среднегодовых долей всех поколений во всех районах (по которым имелись данные за 4–5 лет) было вычислено их медианное значение, равное 19%. Соответственно все поколения района, чья среднегодовая доля была выше этого значения, считали заметными. Другими словами это означает, что при высокой численности поколения его ежегодная доля в возрастном составе также должна быть высокой.

В некоторых районах в отдельные годы была зарегистрирована высокая доля поколений возраста 10+. Чтобы учесть данный факт, в тех случаях, когда эта доля превышала 19%, её добавляли к другим долям данного поколения, и среднегодовой показатель оценивали по 5–6 (а не 4–5, см. выше) годам. Если итоговое значение превышало 19%, то данное поколение также причисляли к заметному.

Среди поколений, которые регистрировали в уловах в течение 1–3 лет, заметными считались те, для

которых среднегодовая (для 1 года – единственное значение) доля была выше 19%.

Опираясь на приведённые определения, можно предположить, что поколение будет высокочисленным только, если оно заметное.

Преобладающее поколение – рабочее определение для идентификации поколения, доля которого в определённый год в определённом районе была наибольшей.

Динамика возрастного состава в отдельных районах. В Варангер-фьорде (рис. 1 и 3: район 1) получен наиболее длительный ряд наблюдений. В 2001–2004 гг. заметными были поколения, родившиеся в 1992–1995 гг. Каждое из них преобладало один год, а затем менялось последующим. Начиная с 2003 г. начали появляться поколения в возрасте 5 лет. В период с 2006 по 2013 гг. заметные поколения появлялись ежегодно в возрасте 5–6 лет. Было зарегистрировано 7 таких поколений, и только одно, рождения 2002 г., не было заметным. В период с 2014 по 2022 гг. заметные поколения стали появляться реже – было зарегистрировано только 4 поколения. Ни разу не было отмечено преобладания поколения в возрасте 5+, и всего один раз – появление в возрасте 4+. Начиная с 2006 г. особи возраста 10+ практически полностью исчезли из уловов. Период преобладания заметного поколения чаще всего составлял 1, реже 2 года; исключением было поколение, родившееся в 2012 г. и преобладавшее в уловах в течение 4 лет (2017–2020 гг.). Среди поколений, заметных в других районах, не были заметны родившиеся в 1998–1999 гг., 2008 г., 2010–2011 гг., 2013–2014 гг.

В Мотовском заливе и прилегающей к нему акватории (рис. 1 и 3: район 2) первые наблюдения были выполнены в 2005 г. Заметными были поколения, родившиеся в 2000 г., 2004–2006 гг., 2012 г., 2014–2015 гг. Поколения, родившиеся в 2004–2005 гг., 2012 г. и 2014 г. становились преобладающими в возрасте 5+. Начиная с 2017 г. особи возраста 10+ встречались регулярно, но их доля в уловах была низкой. Как и в Варангер-фьорде, период преобладания заметного поколения составлял 1–2 года, и только поколение рождения 2005 г., преобладало в течение 3 (а с учётом отсутствия наблюдений в смежные годы, возможно, что и – более) лет. Среди поколений, заметных в других районах, не были заметны родившиеся в 1995–2003 гг., 2007–2011 гг., 2013 г. и 2016 г.

В Кильдинско-Териберском прибрежном районе (рис. 1 и 3: район 3) первые репрезентативные данные были получены в 2010 г. Заметными были поколения, родившиеся в 2004–2006 гг., 2012 г. и 2015 г. Из них только последнее стало преобладающим

⁴ Кроме того, для корректного определения абсолютной численности требуются данные по вероятности линьки, которые в данной работе не анализируются.

А.И. БУЯНОВСКИЙ, А.В. СТЕСЬКО, С.В. ГОРЯНИНА, Л.К. СИДОРОВ
ДИНАМИКА ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА САМЦОВ КАМЧАТСКОГО КРАБА В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

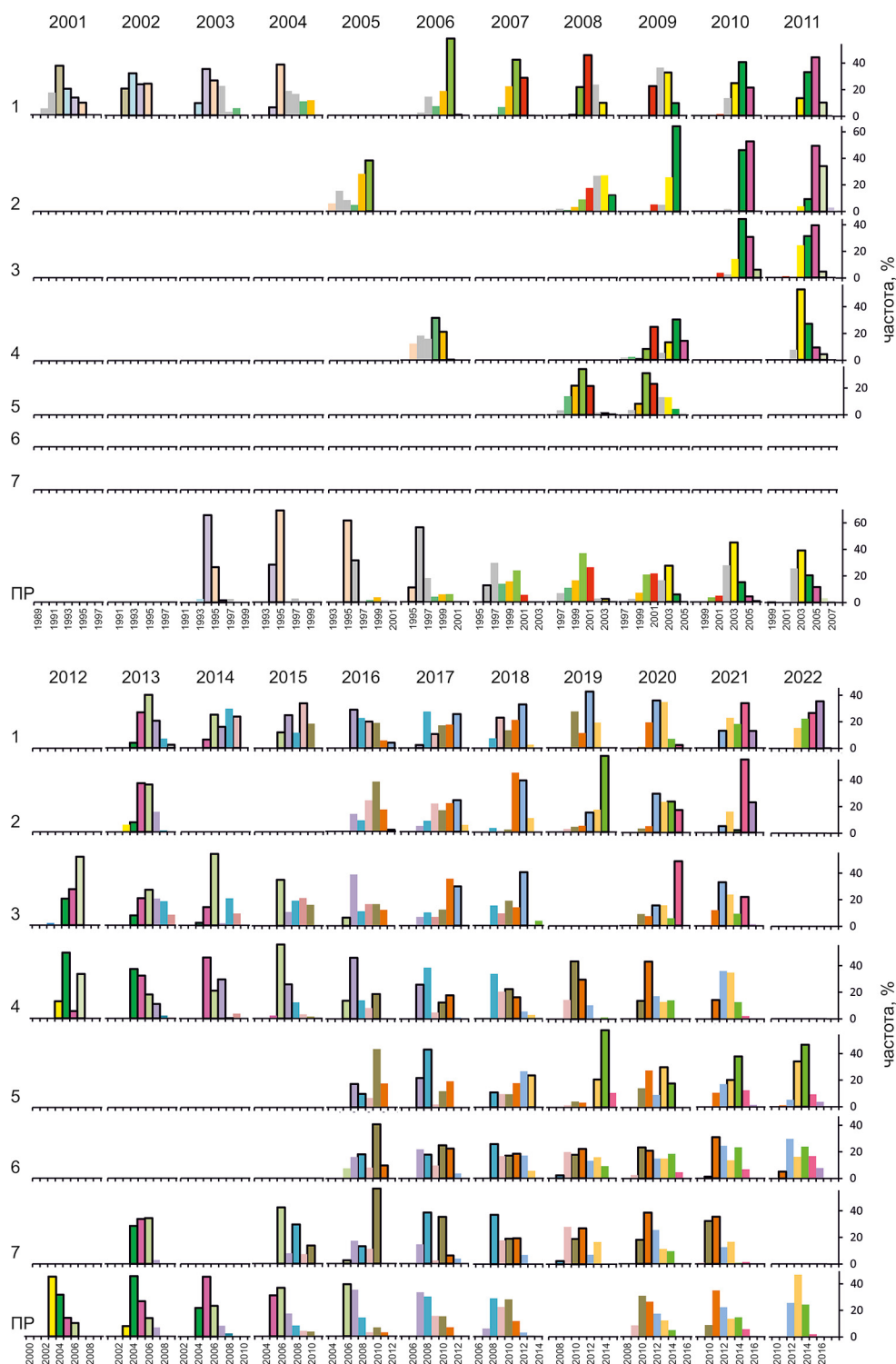


Рис. 3. Динамика возрастного состава самцов камчатского краба в разных районах Баренцева моря. Номера районов (слева) такие же, как на рис. 1: 1–7 – данные учётных съёмок, ПР – данные научного мониторинга в районах 5–6. По оси абсцисс – год рождения поколения. Поколения одного года рождения окрашены одним цветом, кроме серого. Серым цветом – поколения, которые не были заметными ни в одном районе. Прямоугольной окантовкой выделены поколения, зарегистрированные в данном районе как заметные (со среднегодовой долей $\geq 19\%$, см. текст)

Fig. 3. The red king crab males age distribution dynamics in different areas of the Barents Sea. The numbers of the areas (in the left part) are the same as in Fig. 1: 1–7 – survey data, ПР – data of scientific monitoring data in areas 5–6. The years of the generations birth are given on X-axis; the age frequencies (%) on the Y-axis. Generations of the same year of birth are highlighted in one color, except for gray. Generations that were not noticeable in any area are highlighted in gray. Rectangular frames indicate the generations registered in a certain area as noticeable (with an average annual share $\geq 19\%$, see text)

в возрасте 5+, остальные – в возрасте 6+. Крабы возраста 10+ встречались регулярно; в отдельные годы их доля в уловах была сравнительно высокой, но не преобладающей. Среди поколений, преобладавших в уловах свыше 2 лет, следует отметить родившееся в 2006 г.: оно доминировало на протяжении 4 лет с 2012 по 2015 гг. Среди поколений, заметных в других районах, не были заметны рождения 2001–2003 гг., 2007–2011 гг., 2013–2014 гг. и 2016 г.

На прилежащих шельфовых участках, между 36° и 40° в. д., единственная репрезентативная выборка была получена в 2009 г. Здесь были заметны поколения рождения 2001 и 2002 гг., доли которых составляли соответственно 58 и 24%.

В восточно-мурманском прибрежном районе (рис. 1 и 3: район 4) первые репрезентативные данные были получены в 2006 г. Заметными были поколения, родившиеся в 1998–1999 гг., 2001 г., 2003–2007 г. и 2010–2011 гг. Из них только одно, рождения 2004 г., стало преобладающим в возрасте 5+, ещё одно, рождения 1999 г. – в возрасте 7+, остальные – в возрасте 8+ (рождения 1998, 2001, 2003 гг.) или 9+ (родившиеся после 2004 г.). Поколения, родившиеся после 2011 г., в данном районе заметными не были. Доля особей возраста 10+ и старше была высокой в 2006 г., в 2009–2015 гг. эти крабы встречались редко, а начиная с 2015 г. их доля выросла, и для отдельных поколений (родившихся в 2007–2008 гг.) была преобладающей или близкой к ней. Период преобладания одного поколения не превышал 1–2 лет. Среди поколений, заметных в других районах, не были заметны родившиеся в 1995–1997 гг., 2000 г., 2008–2009 гг., 2012–2016 гг.

На прилежащих шельфовых участках (рис. 1 и 3: район 5) первые репрезентативные данные были получены в 2008 г. Заметными были поколения, родившиеся в 1999–2001 гг. 2007–2008 гг., 2013–2014 гг. Из них только одно поколение, рождения 2014 г., стало преобладающим в возрасте 5+, поколение рождения 2013 г. стало преобладающим в возрасте 6+, рождения 2000 г. – в возрасте 8+, рождения 2008 г. – в возрасте 9+. Поколения 1999, 2001 и 2007 гг. не были преобладающими ни в один из годов. В 2010 г. в возрасте 6+ преобладало поколение 2010 г., но из-за низкой доли в последующие годы оно не было признано заметным. Особи возраста от 10+ встречались в уловах регулярно, в отдельные годы их доля в уловах была высокой (например, поколение 2007 г. было признано заметным благодаря этой возрастной группе), но преобладания отмечено не было. Период преобладания одного поколения, как правило, составлял 1–2 года, и только поколение рождения 2014 г.

преобладало в течение 3 лет, включая 2022 г. Среди поколений, заметных в других районах, не были заметны родившиеся в 2003–2006 гг., 2009–2012 гг., 2015–2016 гг.

На участках шельфа, где в настоящее время ведётся промысел (рис. 1 и 3: район 6), регулярные наблюдения были начаты в 2016 г. Заметными были поколения рождения 2008 г. и 2010–2011 гг. Поколение рождения 2010 г. (так же как и в районе 5) стало преобладающим в возрасте 6+, рождения 2011 г. – в возрасте 7+, рождения 2008 г. – в возрасте 10+. Особи возраста от 10+ присутствовали в уловах регулярно, их доля была высокой, а в отдельные годы (2018, 2020–2022) – преобладающей. За сравнительно короткий период наблюдений поколения рождения 2008 и 2012 гг. преобладали в течение 1 года, рождения 2011 г. – 2 года, рождения 2010 г. – 3 года. Среди поколений, заметных в других районах, не были заметны родившиеся в 2006–2007 гг., 2009 г., 2012–2016 гг.

В прибрежных районах п-ова Канин (рис. 1 и 3: район 7) первые репрезентативные данные были получены в 2013 г. Заметными были поколения, родившиеся в 2004–2006, 2008 и 2011 гг. Поколение рождения 2010 г. (так же как в районах 5–6) стало преобладающим в возрасте 6+, рождения 2008 г. и 2011 г. – в возрасте 9+. Преобладание поколений рождения 2006 г. и 2005 г. отмечено для возрастов 7+ и 8+ соответственно, но нельзя исключить, что они могли преобладать и в более раннем возрасте. Начиная с 2017 г., особи возраста от 10+ присутствовали в уловах регулярно, их доля была высокой. В 2021 г. около 70% улова составляли особи возраста 10+ и 11+ (поколение 2010 г.). Период преобладания заметных поколений длился 1–2 года, за исключением поколения 2011 г., преобладавшего в течение 3 лет. Среди поколений, заметных в других районах, не были заметны родившиеся в 2007, 2009 и 2012–2016 гг.

Ни в одном районе не были заметными поколения, родившиеся в 1996–1997 гг., 2002 г., 2017–2018 гг.

Данные, получаемые в ходе научного мониторинга (рис. 3: район 8), несколько отличаются от результатов учётных съёмов, поскольку основная информация идёт с промысловых скоплений, представленных преимущественно старшими поколениями. Кроме того, режим работы наблюдателей на промысловых судах предполагает зависимость от режима работы промыслового судна, количества улова и скорости его обработки, что существенно влияет на выборку. Тем не менее, накопленный длительный ряд на-

блюдений не позволяет игнорировать эту информацию. В 2003–2004 гг. заметные поколения в уловах с промысла, который вели в районе 5 (рис. 1) были те же, что и в Варангер-фьорде – родившиеся в 1994–1995 гг. Совпадение может быть связано с тем, что и в Варангер-фьорде в этот период данные также получали в ходе промысла. Вместе с тем, заметна и разница – если в Варангер-фьорде доля более молодых (но не заметных) поколений была достаточно высокой, то на шельфе преобладание 1–2 поколений возраста 9+ и старше лет было абсолютным. Тенденция к преобладанию старших поколений сохранялась до 2007 г., когда произошли серьёзные изменения: к преобладающему поколению возраста 10+ добавилось поколение возраста 7+, вследствие чего возрастное распределение впервые с начала наблюдений приобрело бимодальную форму. В 2009 г. точно так же, в возрасте 6+, добавилось поколение рождения 2003 г., которое оставалось преобладающим (и заметным) по 2012 г. Начиная с 2013 г. преобладающие поколения регулярно меняли друг друга, причём, поколения рождения 2004–2006 гг. были заметными. Впоследствии заметные поколения исчезли, но тенденция к регулярной смене преобладающих поколений сохранилась.

Опираясь на определения, данные для заметного и преобладающего поколений, можно с высокой долей вероятности предположить, что наиболее высокочисленными будут заметные поколения, преобладающие в возрастном составе уловов наибольшее число лет. Их можно выделить для каждого района. В Варангер-фьорде это – поколение рождения 2012 г., преобладавшее в 2017–2020 гг.; в Мотовском заливе – рождения 2005 г. (2009–2013 гг.); в Килильдинско-Териберском районе – рождения 2006 г. (2012–2015 гг.); в восточно-мурманском шельфовом районе – рождения 2014 г. (2019 и 2021–2022 гг.), в Канинском районе – рождения 2011 г. (2019–2021 гг.). В восточно-мурманском прибрежном и промысловом районах таких поколений пока выделить не удалось. В границах промысловых скоплений (по данным научного мониторинга) это – поколение рождения 2003 г., преобладавшее в 2009–2012 гг.

ОБСУЖДЕНИЕ

Линейный рост и уравнение Берталанфи. Как следует из формулы (1), абсолютная величина прироста за линьку практически не зависит от размера краба. Это хорошо согласуется с данными по выращиванию в аквариуме [Matsuura, Takeshita, 1990] и результатами многолетних наблюдений за высокоурожайными поколениями [Лысенко, Гайдаев, 2005 (обзор); Бизи-

ков и др., 2018]. Подобный характер прироста был отмечен и для других видов, в том числе – для краба-стригуна опилио [Буяновский, Горянина, 2018].

При допущении о независимости величины прироста от размеров тела возникает противоречие с тем, что с возрастом темпы роста снижаются. На этом представлении основано уравнение Берталанфи, которое наиболее широко используется при описании роста животных [Мина, Клевезаль, 1976]. Подобную асимптотическую закономерность демонстрирует и применяемое некоторыми авторами [Лысенко, Гайдаев, 2005; Дворецкий, 2011] уравнение Гомпертца.

Выход из данного противоречия видится в том, что с возрастом частота линек замедляется, и по мере увеличения размеров краба доля самцов, линяющих ежегодно (вероятность линьки), уменьшается. Следовательно, прирост за линьку, усредняемый для одно-возрастной группы (включая самцов, пропустивших линьку), с возрастом будет уменьшаться, и это будет полностью соответствовать основному представлению об асимптотическом характере роста. Расчёты, выполненные для западно-камчатской популяции, полностью подтвердили данное предположение [Лысенко, Гайдаев, 2005].

Результаты применения модели показали, что ежегодные приросты заметно превосходят величины, указанные некоторыми авторами для нативной части ареала. Тем не менее, они, во-первых, не противоречат результатам мечения [Nielsen, Sundet, 2006], и во-вторых, сходные значения указаны для залива Бристоль и о. Кадьяк [Лысенко, Гайдаев, 2005].

Полученные данные пока не позволяют определить среднюю продолжительность жизни поколения, поскольку, начиная с размера 130 мм,⁵ часть особей пропускает ежегодную линьку, и с возрастом доля таких крабов увеличивается. Данный вопрос является предметом отдельного исследования, которому будет посвящена одна из последующих публикаций.

Концепция высокочисленных поколений. Наблюдения за динамикой модальных размеров высокочисленных (иногда называемых высокоурожайными) поколений является одним из наиболее распространённых методов определения темпов роста [Pauly, Morgan, 1987], в том числе – для камчатского краба [Виноградов, 1969]. Ранее [Бизииков и др., 2018], при опоре на этот метод, для периода 2003–2015 гг. было выявлено по 5 высокоурожайных поколений к западу и востоку от 36° в. д. При построении размерных рядов различия внутри районов не учитывали, но поскольку основная часть использованных данных одна

⁵ Наши данные по результатам прибрежных исследований 2022 г., неопубликованные.

и та же, то в некоторых случаях поправка на различия внутри районов возможна.

В районе западнее 36° в. д. первые два поколения (далее П1 и П2 – по Бизиков и др., 2018) были зарегистрированы в 2003 г., и их модальные размеры составляли 160 и 185 мм. В этот год исследования проводили только в Варангер-фьорде, и указанным размерам в точности соответствуют поколения рождения 1994–1995 гг., которые в этот год были наиболее многочисленными (рис. 3). В 2004 г. различия между поколениями по размерному составу не были такими заметными как в 2003 г., и это объясняли их «слиянием» [Бизиков и др., 2018]. В действительности же слияния не было – доля поколения рождения 1994 г. (П1) резко уменьшилась, и преобладающим стало поколение рождения 1995 г. (П2). Именно с этим связано «отсутствие прироста модальных размеров в 2004 г.» [Бизиков и др., 2018]. Низкая численность поколений П1 и П2 в 2005 г. могла быть связана с пространственной изменчивостью, так как исследования проводили в другом районе, а там преобладали поколения рождения 1999–2000 гг. (рис. 3).

Третьему поколению (далее П3), особенно ярко проявившемуся в 2005–2007 гг., в наибольшей степени соответствует поколение рождения 2000 г., которое преобладало в районах 1–2 (рис. 3). В 2003–2004 гг. оно в уловах отсутствовало, и за него могли ошибочно принять (относительно) малочисленные поколения, родившиеся в 1998–1999 гг. К 2009 г. в прибрежных районах поколение исчезло из уловов (рис. 3). За него [Бизиков и др., 2018] могло быть ошибочно принято поколение рождения 2001 г., которое преобладало на западных участках шельфа, а при анализе размерного состава, выборки с прибрежных и шельфовых участков объединяли. Представители этого поколения оставались в уловах по 2011 г., а в 2013 г. за поколение рождения 2001 г. могли быть ошибочно приняты наиболее крупные представители поколения рождения 2003 г.

Четвёртое поколение (далее П4-3) было зарегистрировано в 2009 г. с модальными размерами 110–115 мм. Согласно нашим данным ему могло соответствовать поколение рождения 2004 г., доминировавшее в Мотовском заливе (рис. 3). В 2010–2011 гг. годы модальные размеры поколения П4-3 практически не менялись [Бизиков и др., 2018], и это обусловлено тем, что последующие поколения (родившиеся в 2005–2006 гг.) были не менее многочисленными (рис. 3). В 2012–2015 гг., когда (в среднем по районам 1–3) преобладало поколение рождения 2006 г., модальные размеры поколения П4-3 стали закономерно увеличиваться [Бизиков и др., 2018]. Всё это озна-

чает, что, начиная с 2010 г., за поколение рождения 2004 г. ошибочно принимали поколения, родившиеся в 2005–2006 гг.

Пятое поколение (П5), впервые зарегистрированное в 2013 г. соответствует поколению рождения 2008 г., появившемуся в этот год в возрасте 4+ (рис. 3) и впоследствии ставшему преобладающим (рис. 3).

В районах к востоку от 36° в. д. в 2003–2007 гг. преобладали поколения П1 и П2, неразделимые из-за близости модальных размеров [Бизиков и др., 2018]. Основу этих данных составляли материалы с промысла, где объёмы выборок были значительно больше, чем в материалах прибрежных учётных съёмок. К указанной «группе» могли относиться поколения, родившиеся 1994–1997 гг., которые поочерёдно преобладали в уловах (рис. 3). Из этого следует, что совпадение поколений П1 и П2 в восточных и западных (см. выше) районах было частичным: в западных районах поколение рождения 1996 г. ни разу не было зарегистрировано как заметное. Тем не менее, тенденция к ведущей роли в рассматриваемый период одних и тех же поколений в обоих районах (по результатам анализа размерного состава) была подмечена верно.

Третье высокочисленное поколение (П3) отчётливо проявилось в уловах в 2006 г. при модальной ШК 125 мм. Этому значению в наибольшей степени должно соответствовать поколение возраста 6+ (табл. 1), то есть – родившееся в 2000 г. Но в этот год оно в уловах почти не встречалось, и, скорее всего, за него ошибочно было принято поколение рождения 1999 г., заметное в районе 4 (рис. 3). В 2006–2009 гг. поколение рождения 2000 г. стало преобладающим, и его соответствие поколению П3 было восстановлено. Поколение сохранялось в уловах по 2010 г., то есть – на год дольше, чем следовало из данных по размерному составу.

Четвёртое поколение, отличное от аналогичного на западе (П4-В), было отмечено в 2009 г. при модальной ШК 115–120 мм. Этому значению полностью соответствует поколение рождения 2003 г., которое преобладало в уловах по 2012 г. В этот период ежегодные темпы увеличения модальных размеров были одинаковыми. После 2012 г., когда за поколение П4-В стали ошибочно принимать последовательно меняющиеся друг друга поколения, родившиеся в 2004–2006 гг. (рис. 3), темпы увеличения модальных размеров уменьшились [Бизиков и др., 2009].

Ещё одно, также четвёртое по счёту, поколение, обнаруженное в восточных районах, характеризовалось теми же параметрами, что и в западных. Было высказано предположение, что оно сюда иммигрировало. Его появление в восточных районах относится

к 2011 г. при модальной ШК 125 мм. В этот год таким могло быть только поколение рождения 2005 г., которое в западных районах, действительно, было преобладающим (рис. 3). Однако, в последующие годы модальные размеры поколения П4-3 в восточных районах увеличивались очень медленно (около 5 мм/год), и это указывает на его искусственность. Скорее всего, за период с 2011 по 2016 гг. за него могли ошибочно принимать несколько разных поколений возраста 6+ – 7+ (рис. 3).

Пятое поколение отчётливо проявилось в уловах в 2016 г. при модальной ШК 115 мм. В наибольшей степени ему соответствовало поколение 2010 г., которое оставалось преобладающим по 2019 г. (рис. 3). Сопоставляя пятое высокоурожайные поколения на западе и востоке, следует признать, что (так же как и четвертые) они были разными – соответственно 2008 и 2010 гг. рождения.

Резюмируя обсуждаемую информацию, приходится констатировать, что при выделении высокоурожайных поколений по динамике модальных классов следует быть предельно осторожным, особенно, если это касается прогноза промыслового запаса. Например, в Варангер-фьорде, который может рассматриваться как наиболее репрезентативный полигон в западных районах, можно насчитать 10 поколений, которые были наиболее многочисленными хотя бы в один из годов за период 2003–2015 гг. (рис. 3), в то время как на основе анализа размерных рядов их было выделено 5 [Бизиков и др., 2018]. На промысловых скоплениях, откуда были собраны наиболее репрезентативные выборки в восточных районах, за период 2003–2016 гг. также можно выявить 7 подобных поколений вместо 5 (выделенных по размерному составу).

Также из полученных данных следует, что далеко не всегда справедливо заимствованное из промысловой ихтиологии представление, что в течение ряда лет основу промысловых уловов формирует одно высокоурожайное поколение. Если считать, что промысловые уловы формируются особями возраста 8+ и старше (табл. 1), то, начиная с 2003 г. наиболее многочисленные поколения менялись каждые 1–2 года, а нередко, как, например, в районе промысла в 2015–2020 гг. (рис. 3: район «ПР»), основу промысловой части составляли не одно, а 2–3, примерно равных по численности, поколения,

Возрастной состав и типы размерной структуры. Ранее [Стесько, Буяновский, 2021], для установления функциональной структуры популяции были выделены 14 групп проб со сходным размерным составом (далее – группы), объединённые затем в 9 типов размерной структуры (рис. 4). При выделении групп при-

меняли размерный шаг 5 мм, одинаковый для самок и самцов. Объединение проб в группы выполнялось автоматически, с помощью программного модуля «ИРС», встроенного в ГИС «Картмастер 4.1» [Бизиков и др., 2013]. Дальнейшее объединение групп в типы выполнялось экспертно. Каждый тип характеризовался определённым соотношением полов и преобладанием определённых размерных классов среди самок и самцов. Результаты настоящего исследования, вместе с информацией о возрастном составе самок [Буяновский, 2021], дают возможность охарактеризовать «возрастной смысл» каждого типа размерной структуры, а также выяснить, насколько корректно некоторые группы были объединены в типы.

Для структуры типа I (рис. 4: группа № 13) характерно преобладание самцов и самок ШК 90–95 мм. Если учесть, что в этот период фактор пола на темпы роста ещё не влияет [Nielsen, Sundet, 2006], то можно утверждать, что формирование данного типа размерной структуры обусловлено доминированием особей (обоих полов) возраста 5+ (табл. 1). В структуре типа II (группа № 9), где преобладают самцы ШК 100–119 мм, могут преобладать две когорты, возраста 5+ и 6+. Среди самок преобладают особи ШК 105–114 мм, которым соответствуют когорты 6+ и 7+ [Буяновский, 2021].

Под влиянием пространственного разобщения самцов и самок, а также их роста, формируются две «цепочки» типов, в одной из которых доминируют самцы (типы IIIa, IV, VI, VIII), в другой – самки (типы IIIb, V, VII) разного размера [Стесько, Буяновский, 2021]. В каждой цепочке номер типа тем больше, чем больше преобладающие значения ШК.

В группах № 3–4, отнесённых к подтипу IIIa, преобладают самцы ШК 110–129 мм, что соответствует когорте возраста 6+ (табл. 1). Среди самок, входящих в эти 2 группы, преобладают особи ШК 110–114 мм, что соответствует возрасту 7+ (если считать, что особи ШК 90–99 мм представлены когортой 5+). В подтипе IIIb (группа № 2) основную роль играют самки ШК 110–119 мм, что соответствует возрасту 7+ и 8+. В размерном составе самцов, отнесённых к группам № 1 и 6 (структура типа IV), скорее всего, преобладают 2 когорты, возраста 6+ и 7+, на границе которых формируются «пики» ШК 130–139 мм. Среди самок, входящих в эти группы, преобладают особи ШК 110–124 мм, что соответствует возрасту 7+ и 8+.

В следующем VI типе размерной структуры (группа № 8) преобладают самцы ШК 145–174 мм, что соответствует когортам возраста 7+ и 8+. У самок, после типа IIIb следует тип V, где преобладают особи ШК 125–144 мм, соответствующие возрасту 9+ – 12+.

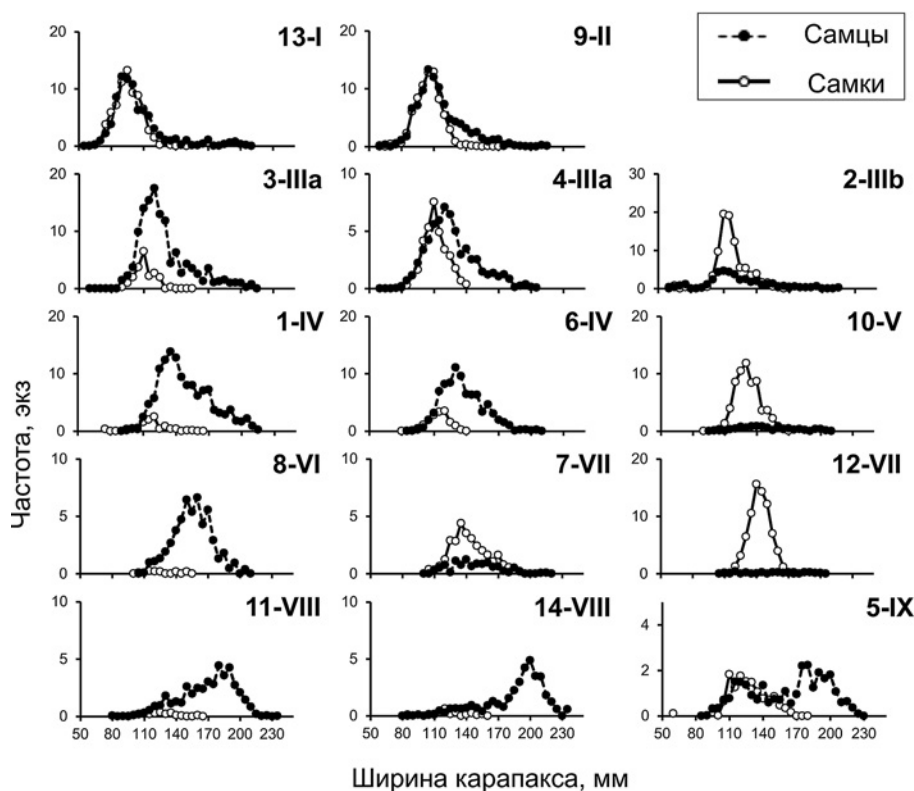


Рис. 4. Размерный состав групп (усредненные размерные частоты в группах проб со сходным размерным составом) камчатского краба по данным за 2008–2018 гг. в территориальном море России, арабская цифра – № группы по результатам расчета в ИРС «Картмастер 4.1», римская цифра – тип размерной структуры. Черные кружки – самцы, светлые кружки – самки [Стесько, Буяновский, 2021]

Fig. 4. Size structure of groups (averaged size frequencies in groups of samples with similar size distribution) of the red king crab according to data for 2008–2018 from the Russian part of the Barents Sea. Arabic values indicate numbers of groups according to the results of the calculation in the computer program “Chartmaster 4.1”, the Roman values indicate the type of size structure. Black circles indicate males, light circles indicate females [Stesko, Buyanovskiy, 2001]

В тип VIII были объединены 2 группы, представленные наиболее крупными самцами (группы № 11 и 14). С учётом данных по возрасту можно утверждать, что объединение было искусственным: в группе № 11 преобладают особи ШК 180–194 мм, что соответствует когорте 9+, а в группе № 14 – ШК 195–214 мм, что соответствует когорте 10+. Среди самок к группе 11 ближе всего группа 7, а к группе 14 – группа 12. Обе группы также были отнесены к одному типу размерной структуры (VII), но в первой из них преобладают особи возраста 11+–12+, а во второй – 12+–13+.

Формирование единственного типа, характеризующегося бимодальным размерным составом самцов – типа IX, может быть объяснено миграциями, когда представители, относящиеся к типу IIIa, оказываются в тех же местах, где и наиболее крупные особи (тип VIII) [Стесько, Буяновский, 2021]. С точки зрения возрастного состава левый пик представлен преимущественно когортой 7+, правый – 9+. Среди самок преобладают особи ШК 110–129 мм, что соответствует когортам 7+– 9+.

Данные по возрастному составу дают возможность внести определённые корректировки, связав нумерацию типов с естественными процессами в популяции. Группы № 13 и 9, соответствующие типам I и II, переименовывать не следует. Группы № 3 и 4, где размерно-возрастной состав самцов сходен, можно сохранить в рамках типа III, но разделить на 2 подтипа, подчеркнув различное соотношение полов (рис. 4). В группах № 1 и 6, относящихся к типу IV, возрастной состав самцов сходен, и в половом составе они доминируют. Поэтому в разделении групп на подтипы нет необходимости. Сходство возрастного состава самцов и самок в этих группах и в группе № 2 позволяет причислить последнюю также к типу IV, а не к типу III, как предполагалось ранее. Соответственно, тип IV также можно разделить на 2 подтипа, в один из которых войдут группы № 1 и 6 (где преобладают самцы), а во второй – группа № 2 (где преобладают самки). Номера остальных типов можно оставить без изменений, за исключением типа VIII, который также можно разделить на 2 подтипа,

подчеркнув преобладание разных возрастных когорт.

Функциональная структура популяции. Определяя функциональную структуру популяции как закономерности распределения организмов в пространстве и времени, связанные с размножением, ростом, смертностью и миграциями [Буяновский, 2009], попытка её установления была предпринята по данным учётных съёмок без привлечения материалов с промысла [Стесько, Буяновский, 2021]. Нами было установлено, что к западу от губы Териберская существуют, как минимум, 3 относительно изолированных пространственных группировки с собственным воспроизводством, занимающие акватории Варангер-фьорда, Мотовского залива, губы Зеленецкая Западная (33°45' в. д.). К востоку от губы Териберская сформировалась единая самовоспроизводящаяся группировка, занимающая побережье восточного Мурмана, прилегающие участки шельфа, северное и западное побережье п-ова Канин. Было также подчеркнута, что функциональная структура восточной группировки находится в процессе становления и в дальнейшем может претерпеть изменения, связанные с локализацией центров воспроизводства и скоплений отдельных функциональных групп камчатского краба.

Все эти выводы базировались на данных по возрастному составу, и возрастные классы были выделены достаточно условно. Тогда же, на основе оценки возрастного состава самок [Буяновский, 2021] были подтверждены основные закономерности. Результаты настоящего исследования также не противоречат ранее сделанным выводам, но позволяют внести ряд уточнений и очертить перечень проблем, необходимых для решения.

Опираясь на понятие «высокочисленное поколение», можно утверждать, что минимальный возраст, при котором такое поколение регистрируется в уловах (в рамках применяемых орудий учёта⁶), составляет 5 полных лет (рис. 3). Следовательно, если его нет в уловах, то это, вероятнее всего, связано не с селективностью орудия учёта, а – или с пространственной изменчивостью распределения отдельных возрастных когорт, или с (относительно) низкой численностью поколения в данном году. Если поколение возраста 5+ в указанном районе хотя бы один раз было зарегистрировано как преобладающее, то в годы, когда оно таковым не регистрировалось, его численность была низкой. Если же поколение регистрировалось как пре-

обладающее в возрасте 6+ и старше, то его появление в районе должно быть обусловлено миграцией. У этого правила могут быть исключения, связанные с выявляемой благодаря сравнительно длительному ряду наблюдений, перестройкой ещё до конца не сформировавшейся функциональной структуры.

В Варангер-фьорде за 20 лет наблюдений поколение возраста 5+ ни разу не было преобладающим, в то время как появление преобладающих поколений старшего возраста происходило регулярно (рис. 3). Можно выдвинуть 3 версии, объясняющие подобную закономерность. Согласно первой версии, данное поколение до 6 лет держится обособленно, за пределами участков, охваченных съёмкой, и только на следующий год выходит на них. В пользу версии говорят: единственное обнаружение в заметном количестве особей ШК 90–99 мм в восточной части залива [Стесько, Буяновский, 2021]; неоднократные наблюдения скоплений молоди крабов (в том числе поддингов) в прибрежной части Варангер-фьорда [Переладов, Стесько, 2021]; сложность рельефа дна Варангер-фьорда, которая может обуславливать пространственную сегрегацию различных функциональных групп крабов и осложнять тем самым интерпретацию результатов ловушечной съёмки, которая может не охватывать весь диапазон глубин. Сомнение вызывает сам факт пребывания данного поколения отдельно от других, в то время как в других районах оно держится вместе со старшими.

Вторая версия заключается в миграции данного поколения из Мотовского залива. В её пользу говорят особенности появления заметных поколений в обоих районах и особенности гидрологии. Достаточно часто появление преобладающего поколения в Варангер-фьорде происходило на следующий год после появления этого же поколения в Мотовском заливе. Так было с поколением рождения 2004 г. в 2009–2010 гг., рождения 2005 г. в 2010–2011 гг. и, скорее всего – рождения 2000 г. в 2005–2006 гг. (рис. 3). С точки зрения гидрологии это также возможно, поскольку миграция молоди и взрослых особей осуществляется вдоль берега навстречу господствующему течению: так же как и в нативных популяциях [Родин, 1985]. Сомнение вызывают отсутствие подобного временного лага для других поколений, и сложность прибрежного рельефа в северной части п-ова Рыбачий.

Третья версия, согласно которой поколение может мигрировать из норвежской части залива, пока не подтверждается ни особенностями распределения размерного состава по отдельным участкам [Стесько, Буяновский, 2021], ни особенностями гидрологии. Известные сведения о распределении уловов

⁶ В данном случае различия в селективных свойствах трала и ловушек, в том числе обусловленные поведенческими особенностями камчатского краба [Сидоров и др., 2019], проигнорированы. Минимальный возраст высокочисленного поколения определялся из всего имеющегося массива данных.

камчатского краба в Варангер-фьорде в норвежских водах [Hvingel, Hjelset, 2021] показывают, что основная часть беспозвоночных распределяется в губах и заливах, а в открытой части их количество относительно невелико. Это может свидетельствовать скорее в пользу первой версии пополнения, чем в отношении восточной миграции животных в возрасте 5+. С другой стороны, следует учитывать и влияние промысла в норвежских водах, который, в отличие от российской части Варангер-фьорда, ведётся весьма интенсивно. Тем не менее, несмотря на вышеизложенные аргументы и учитывая, что краб обитает в обеих частях залива, эту версию не следует игнорировать.

В Мотовском заливе с прилегающими акваториями, так же как и в прибрежье между Кольским заливом и бухтой Териберская, появление преобладающих поколений возраста 5 лет происходило чаще, чем в других районах. Нельзя не отметить и синхронизацию в появлении заметных поколений: 5 из 7 поколений (рождения 2004–2006, 2012, 2015 гг.) были отмечены как заметные в обоих районах (рис. 3). Всё это даёт основание, чтобы рассматривать оба района как единую (Мотовско-Териберскую) группировку с высокой степенью обновления возрастного состава.

Характерной особенностью группировок Варангер-фьорда и Мотовско-Териберской является устойчиво низкая доля крабов возраста 10+, наблюдаемая с середины 2000-х гг. С чем это связано, пока неясно, но сопоставление возрастного состава уловов западных и восточных районов (рис. 3: районы 3–4) не указывает в пользу миграций этой возрастной группы в восточном направлении.

Появление краба в восточных районах, в частности – на шельфе, отмечено в 1995 г. [Стесько, Жак, 2021]. Продвижение достигалось за счёт миграции взрослых особей, и отчётливое преобладание до 2007 г. поколений 1994–1996 гг. это подтверждает. К 2007 г., когда численность этих поколений вследствие естественных причин и промысла упала, на участках, занятых промысловыми скоплениями, появились новые поколения. И здесь возникает вопрос, где они формировались. Согласно водолажным исследованиям [Соколов, Милютин, 2007; Елецкая, Штрик, 2006] молодь уже в начале 2000-х гг. встречалась в заметном количестве в б. Териберская и Дроздовка (38°30' в. д.). Следовательно, вполне возможно, что именно отсюда шла миграция на шельф, и пространственная динамика поколения рождения 2004 г., ставшего преобладающим в восточно-мурманском прибрежном районе в возрасте 5+, это подтверждает. Вместе с тем, нельзя исключить, что в этот период

часть крабов могла подходить с запада. Например, поколение 2000 г., ставшее заметным в Мотовском заливе в 2005 г., в 2007–2008 гг. преобладало на шельфе на востоке. То же относится и к поколениям 2002–2003 гг., которые в 2008 г. на шельфе отсутствовали, а в 2009–2010 гг. стали преобладающими. При любом из вариантов преобладающих поколений возраста 5+ до 2018 г. на шельфе не отмечали. Впервые такое поколение появилось в восточном шельфовом районе в 2018 г., а в 2019 г. появилось ещё одно такое же поколение. И это подтверждает высказанное ранее предположение, что в последние годы на восточно-мурманском шельфе сформировались собственные центры оседания и роста молоди [Стесько, Буяновский, 2021; Стесько, Переладов, 2021]. Они могут оказывать заметное влияние на удалённые участки акватории, обеспечивая дальнейшее распространение краба в восточном направлении.

Вместе с тем, нельзя исключить, что оседание и раннее развитие молоди продолжает протекать в прибрежье. Так в 2014–2016 гг. в районе Семиостровья (37°20' в. д.) неоднократно наблюдали поддинговые скопления (в 2016 г. – следы массовой линьки, предположительно нескольких тыс. особей), которые представлены молодью ШК 45–70 мм, что соответствует возрасту 3+ – 4+. Вполне вероятно, что впоследствии эти особи мигрируют из прибрежья на шельф, и там пополняют поселения взрослых особей.

Если же опираться на динамику когорт возраста 5+ и старше, то приходится признать, что прибрежные же районы к востоку от 36° в. д. начинают превращаться в зону выселения крупных самцов. Так, в восточно-мурманском прибрежном районе возраст преобладающих поколений, начиная с 2011 г. составлял 8–10 лет. Средний возраст выловленных самцов, варьировавший здесь в 2009–2012 гг. от 6,0 до 6,4 лет, в 2015–2021 гг. варьировал от 8,3 до 8,6 лет. Похожая ситуация наблюдалась и у Канинского берега, где, начиная с 2019 г., поколения возраста 5+ практически исчезли из уловов, а средний возраст увеличился с 7,0 лет в 2016 г. до 9,7 лет в 2021 г.

Все вышесказанное относится к области рассеянного распространения краба, занимающей наибольшую площадь. Промысловые скопления формируют представители старших возрастных классов, и пополняются они за счёт подхода таких же представителей: более молодые особи, скорее всего, концентрируются за границами скоплений, не выдерживая внутривидовой конкуренции. Подходящее пополнение становится преобладающим в возрасте не менее чем 7+, но, как правило, это происходит в возрасте 9+–10+. Ключевыми факторами, влияющими на возраст пополне-

ния, являются, скорее всего, плотность скоплений резидентов и состояние кормовой базы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, сочетание линейной модели роста Хиата с допущением о нормальном распределении размерных частот в возрастном классе позволили дать адекватное описание динамики возрастного состава самцов камчатского краба в Баренцевом море. Адекватность проявляется в том, что, как правило, удаётся отследить динамику высокочисленных (заметных) поколений. В каждом районе к западу и востоку от 36° в. д. число заметных поколений примерно в 2 раза больше, чем считалось ранее на основе наблюдений за размерным составом. Появление таких поколений происходит каждые 2–3 года, и в разных районах в одни и те же годы могут быть заметны разные поколения. С точки зрения функциональной структуры можно выделить 3 сравнительно обособленных пространственных группировки с собственным воспроизводством: Варангер-фьорда, Мотовско-Териберскую и восточно-мурманскую шельфовую. В отличие от младших возрастов, численность поколения возраста 5+ в значительно меньшей степени зависит от селективности орудий учёта, и поэтому его можно рассматривать как индикатор относительной величины пополнения. Локализация заметного пополнения в Варангер-фьорде пока не установлена, и наиболее вероятной представляется версия, что оно формируется в закрытых бухтах его юго-западной части (Амбарная и Печенга). В Мотовско-Териберском районе заметное пополнение также формируется в закрытых бухтах, причём в разных бухтах оно может формироваться в разные годы. Пополнение шельфовой группировки, скорее всего, формируется не в прибрежных бухтах, а на шельфе, в то время как прибрежные районы все больше превращаются в зону выселения крупных самцов. При этом формирование пополнения (возраста 5+) на шельфе никак не исключает возможности оседания личинок и развития молоди в прибрежье в течение первых 3–4 лет жизни. В целом, пополнение шельфовой группировки имеет сложную структуру, и возможность её разделения должна стать целью одного из последующих исследований.

Необходимо подчеркнуть, что приводимые данные по возрастному составу следует рассматривать как предварительные, поскольку они не учитывают пропуск ежегодных линек в старших когортах. Исследованию этой проблемы, при опоре на разработанный алгоритм установления возрастного состава, планируется посвятить одно из ближайших исследований.

Алгоритм оценки и анализ динамики возрастного состава камчатского краба позволят повысить эффективность управления запасом. Результаты могут быть введены в аналитическую оценку запаса использоваться при его дифференцированной оценке в разных районах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы глубоко признательны инженеру Полярного филиала ВНИРО («ПИНРО» им. Н.М. Книповича) Ю.Е. Жаку за своевременное и качественное обеспечение нас первичной информацией, хранящейся в соответствующей базе данных. Также выражаем благодарность экипажу НИС МК-0520 «Профессор Бойко», персонально – капитану А.А. Коваль-Волкову и старшему механику В.М. Павлову, благодаря многолетней работе которых был получен ценный материал съёмок, использованный в настоящей работе. Мы также признательны капитанам и экипажам всех промысловых судов, на которых выполнялся научный мониторинг. Мы также благодарим д. б. н. В.А. Бизикова и анонимного рецензента за критические замечания, которые помогли улучшить изложение материала.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБНУ «ВНИРО» по теме «Исследования водных биоресурсов морей России и внутренних водоёмов и разработка мер, направленных на восстановление численности видов, испытывающих значительную антропогенную нагрузку».

ЛИТЕРАТУРА

- Бизиков В.А., Буяновский А.И., Гончаров С.М., Поляков А.В., Попов С.Б., Сидоров Л.К. 2013. Базы данных и геоинформационные системы в управлении водными биологическими ресурсами // Мат. I научн. школы молодых учёных и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвящённой 100-летию со дня рождения проф. П.А. Моисеева. Звенигород. 15–19 апреля 2013 г. М.: Изд-во ВНИРО. С. 108–133.
- Бизиков В.А., Сидоров Л.К., Алексеев Д.О., Буяновский А.И. 2018. Динамика численности и размерного состава камчатского краба в Баренцевом море в период 2003–2016 гг. // Труды ВНИРО. Т. 172. С. 91–127.
- Буяновский А.И. 2004. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двустворчатых

- моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных. М.: ВНИРО. 306 с.
- Буяновский А.И. 2009. Функциональная структура популяций морского бентоса // X Съезд Гидробиологического общества при РАН. Тез. докл. (г. Владивосток, 28 сентября – 2 октября 2009 г.). Владивосток: Изд-во Дальнаука. С. 60–61.
- Буяновский А.И. 2021. Динамика возрастного состава самок камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. Издание 3-е, переработанное и дополненное. М: Изд-во ВНИРО. С. 262–282.
- Буяновский А.И., Горянина С.В. 2018. Возрастной состав самцов краба-стригуна опилио из ловушечных уловов в Баренцевом море // Вопросы рыболовства. Т. 19 (3). С. 327–342.
- Виноградов Л.Г. 1941. Камчатский краб. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 94 с.
- Виноградов Л.Г. 1969. О механизме воспроизводства запасов камчатского краба (*Paralithodes camtschatica*) в Охотском море у западного побережья Камчатки // Труды ВНИРО. Т. 65. С. 337–344.
- Дворецкий А.Г. 2011. Модель роста камчатского краба в Баренцевом море // Труды Зоологического института РАН. Т. 315 (1). С. 75–84.
- Елецкая М.В., Штрик В.А. 2006. Питание молоди камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в прибрежной зоне Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами. Мат. межд. конф. (Мурманск 24–29 сентября 2006 г.). Мурманск: Изд-во Север. С. 29–32.
- Клитин А.К. 2003. К вопросу об определении возраста камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) // Труды СахНИРО. Т. 5. С. 133–145.
- Лысенко В.Н., Гайдаев В.Э. 2005. Рост камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в северной части Западно-Камчатского шельфа // Известия ТИНРО. Т. 143. С. 119–127.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука. 291 с.
- Переладов М.В. 2005. Особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus* Tilesius) в прибрежной зоне Баренцева моря. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 25 с.
- Переладов М.В., Стесько А.В. 2021. Особенности распределения и биологии молоди камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. Изд. 3-е, переработанное и дополненное. М: Изд-во ВНИРО. С. 240–261.
- Пинчуков М.Г. 2017. Оценка возраста самок баренцево-морского камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Decapoda, Lithodidae) по их размерному составу // Учёные записки Казанского университета. Сер. Естественные науки. Т. 159 (3). С. 480–491.
- Пинчуков М.Г., Беренбойм Б.И. 2003. Линька и рост камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море (Издание 2-е дополненное). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 94–99.
- Родин В.Е. 1985. Пространственная и функциональная структура популяций камчатского краба // Известия ТИНРО. Т. 110. С. 86–97.
- Сидоров Л.К., Переладов М.В., Лабутин А.В. 2019. Особенности поведения камчатского краба в зоне действия коноусной ловушки // Труды ВНИРО. Т. 178. С. 5–20.
- Соколов В.И., Милютин Д.М. 2007. Динамика численности и особенности распределения камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря // Труды ВНИРО. Т. 147. С. 158–172.
- Стесько А.В., Буяновский А.И. 2021. Функциональная структура популяции камчатского краба // Камчатский краб в Баренцевом море. Издание 3-е, переработанное и дополненное. М: Изд-во ВНИРО. С. 123–162.
- Стесько А.В., Жак Ю.Е. 2021. Распределение и численность основных скоплений камчатского краба в российской части Баренцева моря // Камчатский краб в Баренцевом море. Издание 3-е, переработанное и дополненное. М: Изд-во ВНИРО. С. 106–122.
- Черниенко И.С. 2010. Рост камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в северо-западной части Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 163. С. 185–198.
- Harding J.P. 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions // J. of Marine Biological Association of the UK. V. 28. P. 141–153.
- Hvingel C., Hjelset A.M. 2021. Kongekrabbe i norsk sone. Bestandstaksring 2021 og rådgivning for 2022. Bergen: Havforskningsinstituttet. 12 p.
- Kilada R., Driscoll J.G. 2017. Age determination in crustaceans: a review // Hydrobiologia. V. 799. P. 21–36.
- Leland J.C., Bucher D.J. 2017. Direct age determination with validation for commercially important Australian lobster and crab species: Western, Eastern, Southern and Ornate Rock Lobsters and Crystal, Giant and Mud Crabs. FRDC Project No 2014/011. P. 1–136.
- Loher T., Armstrong D.A., Stevens B.G. 2001. Growth of juvenile red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in Bristol Bay (Alaska) elucidated from field sampling and analysis of trawl-survey data // Fishery Bulletin. V. 99. P. 572–587.
- Matsuura S., Takeshita K. 1990. Longevity of red king crab *Paralithodes camtschatica* revealed by long-term rearing study // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs. November 28–30, 1989 Anchorage, Alaska USA. Fairbanks: University of Alaska Press. P. 181–191.
- Nilssen E.M., Sundet J.H. 2006. The introduced species red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea II. Growth increments and moulting probability // Fisheries Research. V. 82. P. 319–326.
- Pauly D., Morgan G.R. (ed.). 1987. Length-based methods in fisheries research. ICLARM Conference Proceedings 13. Published by International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila. 468 p.
- Sainte-Marie B., Raymond S., Brêthes J.C. 1995. Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 52. P. 903–924.
- Stevens B.G. (ed.). 2014. King Crabs of the World. Biology and Fisheries Management. Boca Raton: CRC Press. 636 p.
- Stevens B.G., Swiney K.M. 2007. Growth of female red king crabs *Paralithodes camtschaticus* during pubertal,

- primiparous, and multiparous molts. Alaska Fisheries Research Bulletin V. 12(2). P. 263–270.
- Zheng J., Murphy M.C., Kruse G.H. 1995a. A length-based population model and stock-recruitment relationships for red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, in Bristol Bay. // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 52. P. 1229–1246.
- Zheng J., Murphy M.C., Kruse G.H. 1995b. Updated length-based population model and stock-recruitment relationship for red king crab in Bristol Bay, Alaska // Alaska Fisheries Research Bulletin. V. 2. P. 114–124.
- REFERENCES**
- Bizikov V.A., Buyanovsky A.I., Goncharov S.M., Polyakov A.V., Попов S.B., Sidorov L.K. 2013. Databases and geoinformation systems in the management of aquatic biological resources // Mat. I scientific school of young scientists and specialists in fisheries and ecology, dedicated to the 100th anniversary of the birth of prof. P.A. Moiseev. Zvenigorod. April 15–19, 2013. M.: VNIRO Publish. P. 108–133. (in Russ.).
- Bizikov V.A., Sidorov L.K., Alexeev D.O., Buyanovsky A.I. 2018. Changes in abundance and size composition of the Red King Crab in the Barents Sea during the period from 2003 till 2016. // Trudy VNIRO. V. 172. P. 91–127. (in Russ.).
- Buyanovsky A.I. 2004. Spatio-Temporal variability of size structure in populations of bivalves, sea urchins and decapod crustaceans. Moscow: VNIRO Publish. 306 p. (in Russ.).
- Buyanovsky A.I. 2009. Functional structure of marine benthos populations // X Congress of the Hydrobiological Society at the Russian Academy of Sciences. Abstracts (Vladivostok, September 28 – October 2, 2009). Vladivostok: Dalnauka. P. 60–61. (in Russ.).
- Buyanovsky A.I. 2021. Dynamics of the age composition of the red king crab females in the Barents Sea // The red king crab in the Barents Sea. 3rd edition, revised and supplemented. Moscow: VNIRO Publishing. P. 262–282. (in Russ.).
- Buyanovsky A.I., Goryanina S.V. 2018. Age composition of the snow crab males from trap catches in the Barents Sea // Problems of Fisheries. V. 19 (3). P. 327–342. (in Russ.).
- Vinogradov L.G. 1941. The red king crab. Vladivostok: TINRO Publishing. 94 p. (in Russ.).
- Vinogradov L.G. 1969. On the mechanism of reproduction of red king crab (*Paralithodes camtschatica*) stocks in the Sea of Okhotsk off the western coast of Kamchatka // Trudy VNIRO. V. 65. P. 337–344. (in Russ.).
- Dvoretzky A.G. 2011. Model of the red king crab growth in the Barents Sea // Proc. of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. V. 315 (1). P. 75–84. (in Russ.).
- Eletskaya M.V., Shtrik V.A. Feeding of the red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) juveniles in the coastal area of the Barents Sea // Current state of populations of crabs in the Barents Sea and their interaction with benthic communities. Materials of the International Conf. (Murmansk September 24–29, 2006). Murmansk: Sever Publishing House. P. 29–32. (in Russ.).
- Klitin A.K. 2003. On the problem of age determination of the red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) // Trudy SakhNIRO. V. 5. P. 133–145. (in Russ.).
- Lysenko V.N., Gaydaev V.E. 2005. Growth of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* in the northern part of the West Kamchatka shelf // Izvestiya TINRO. V. 143. P. 119–127. (in Russ.).
- Mina M.V., Klevezal G.A. 1976. Growth of animals. Moscow: Nauka. 291 p. (in Russ.).
- Pereladov M.V. 2005. Patterns of the distribution and behavior of the red king crab (*Paralithodes camtschaticus* Tilesius) in the coastal zone of the Barents Sea. PhD abstr. in Biology. 25 p. (in Russ.).
- Pereladov M.V., Stesko A.V. 2021. Patterns of distribution and biology of the red king crab juveniles in the Barents Sea // The red king crab in the Barents Sea. 3rd edition, revised and supplemented. Moscow: VNIRO Publish. P. 240–261. (in Russ.).
- Pinchukov M.A. 2017. Estimation of age in females of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Decapoda, Lithodidae) from the Barents Sea based on their size composition // Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Ser. Estestvennyye Nauki. V. 159 (3), pp. 480–491. (In Russ.).
- Pinchukov M.G., Berenboym B.I. 2003. Molt and growth of the red king crab in the Barents Sea // The red king crab females in the Barents Sea (2nd ed. suppl.). Murmansk: PINRO Press. P. 94–99 (in Russ.).
- Rodin V.E. 1985. Spatial and functional structure of the red king crab populations // Izvestiya TINRO. V. 110. P. 86–97. (in Russ.).
- Sidorov L.K., Pereladov M.V., Labutin A.V. 2019. Features behavioral reactions of the Red King crab in the zone of action of the conical crab pot // Trudy VNIRO. V. 178. P. 5–20. (in Russ.).
- Sokolov V.I., Milutin D.M. 2007. Changes in population and distribution of the red king crab in the coastal area of the Barents Sea // Trudy VNIRO. V. 147. P. 158–172. (in Russ.).
- Stesko A.V., Buyanovsky A.I. 2021. Functional structure of the red king crab population // The red king crab in the Barents Sea. 3rd edition, revised and supplemented. Moscow: VNIRO Publish. P. 123–162. (in Russ.).
- Stesko A.V., Zhak Y.E. 2021. Distribution and abundance of the main aggregations of the red king crab in the Russian part of the Barents Sea // The red king crab females in the Barents Sea. 3rd edition, revised and supplemented. Moscow: VNIRO Publish. P. 106–122. (in Russ.).
- Chernienko I.S. 2010. Growth of the king crab *Paralithodes camtschaticus* in the northwestern part of the Sea of Okhotsk // Izvestiya TINRO. V. 163. P. 185–198. (in Russ.).
- Harding J.P. 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions // J. of Marine Biological Association of the UK. V. 28. P. 141–153.
- Hvingel C., Hjelset A.M. 2021. Kongekrabbe i norsk sone. Bestandstaksering 2021 og rådgivning for 2022. Bergen: Havforskningsinstituttet. 12 p.
- Kilada R., Driscoll J.G. 2017. Age determination in crustaceans: a review // Hydrobiologia. V. 799. P. 21–36.

- Leland J.C., Bucher D.J. 2017. Direct age determination with validation for commercially important Australian lobster and crab species: Western, Eastern, Southern and Ornate Rock Lobsters and Crystal, Giant and Mud Crabs. FRDC Project No 2014/011. P. 1–136.
- Loher T., Armstrong D.A., Stevens B.G. 2001. Growth of juvenile red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in Bristol Bay (Alaska) elucidated from field sampling and analysis of trawl-survey data // Fishery Bulletin. V. 99. P. 572–587.
- Matsuura S., Takeshita K. 1990. Longevity of red king crab *Paralithodes camtschatica* revealed by long-term rearing study // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs. November 28–39, 1989 Anchorage, Alaska USA. Fairbanks: University of Alaska Press. P. 181–191.
- Nilssen E.M., Sundet J.H. 2006. The introduced species red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea II. Growth increments and moulting probability // Fisheries Research. V. 82. P. 319–326.
- Pauly D., Morgan G.R. (ed.). 1987. Length-based methods in fisheries research. ICLARM Conference Proceedings 13. Published by International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila. 468 p.
- Sainte-Marie B., Raymond S., Brêthes J.C. 1995. Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 52. P. 903–924.
- Stevens B.G. (ed.). 2014. King Crabs of the World. Biology and Fisheries Management. Boca Raton: CRC Press. 636 p.
- Stevens B.G., Swiney K.M. 2007. Growth of female red king crabs *Paralithodes camtschaticus* during pubertal, primiparous, and multiparous molts. Alaska Fisheries Research Bulletin V. 12(2). P. 263–270.
- Zheng J., Murphy M.C., Kruse G.H. 1995a. A length-based population model and stock-recruitment relationships for red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, in Bristol Bay. // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 52. P. 1229–1246.
- Zheng J., Murphy M.C., Kruse G.H. 1995b. Updated length-based population model and stock-recruitment relationship for red king crab in Bristol Bay, Alaska // Alaska Fisheries Research Bulletin. V. 2. P. 114–124.

Поступила в редакцию 25.10.2022 г.
Принята после рецензии 15.12.2022 г.