

**А.Г.Слизкин, Е.Э.Борисовец, К.А.Згуровский
(ТИНРО-центр, Институт биологии моря ДВО РАН)**

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ГАБИТУСА
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КРАБОВ
РОДА *CHIONOECETES* (CRUSTACEA, DECAPODA)**

Представитель рода *Chionoecetes* из Тихоокеанского региона был впервые описан по материалам исследовательской экспедиции 1853–1856 гг. Стимсоном (Stimpson, 1857).

Наибольший вклад в таксономию крабов – стригунов внесла Рэтбен (Rathbun, 1904, 1924, 1925, 1932), которая на основании материалов, собранных на экспедиционном судне "Albatros", описала четыре новых вида – *Ch. tanneri* (1893), *Ch. bairdi*, *Ch. angulatus* (1924) и *Ch. japonicus* (1932).

В отечественной литературе первые сведения о крабах – стригунах из районов восточного и западного побережий о. Сахалин были опубликованы В.К.Бражниковым (1907).

В 1935 г. вышла работа К.М.Дерюгина и З.И.Кобяковой (Derjugin and Kobjakowa, 1935), в которой они описали краба – стригуна, пойманного на свале глубин у южного Приморья, как *Ch. angulatus batialis*. Авторы не цитируют работу Рэтбен (1932), вышедшую тремя годами раньше, с описанием вида *Ch. japonicus* из южной части Японского моря. Определенное время оставался невыясненным вопрос, являются ли эти названия синонимами одного вида или же в южной и северной частях Японского моря обитают два батиальных представителя рода *Chionoecetes*. По оригинальным описаниям это сделать невозможно, поскольку коллекции К.М.Дерюгина утрачены.

Затем Сакай (Sakai, 1939) и Фукатаки (Фукатаки, 1968; Fukataki, 1969) предположили, что два этих описания являются синонимами названия одного вида краба – стригуна Японского моря. Собранные нами в последние годы коллекция крабов – стригунов из Японского моря (у побережья Приморья и на банке Кито-Ямато) идентична систематическим описаниям Рэтбен (1932) и К.М.Дерюгина и З.И.Кобяковой (1935). Поэтому, учитывая приоритет более ранней публикации Рэтбен, ниже этот вид именуется как *Ch. japonicus*.

Все виды крабов рода *Chionoecetes* различаются по пластическим признакам, четких различий по меристическим характеристикам не обнаружено. Кроме того, у крабов – стригунов *Ch. opilio* и *Ch. bairdi* в местах их совместного обитания (в Бристольском и Олюторском заливах Берингова моря, в заливах восточной Камчатки и на западнокамчатском шельфе) встречаются особи, которые имеют промежуточные признаки. Такие животные считаются гибридами названных видов (Karinen, 1972).

Рассматривая морфологические особенности япономорского краба-стригуна опилио, Рэтбен (1924) отметила его специфические признаки и отнесла к подвиду *Ch. opilio elongatus*. З.И.Кобякова(1937, 1958, 1979) крабов-стригунов этого вида из Японского и Охотского морей также относит к подвиду *Ch. opilio elongatus*, за исключением крабов из района южных Курильских островов (зал. Касатка), которых, как и особей из Берингова моря, называет *Ch. opilio opilio*.

Камита (Kamita, 1941) и Л.Г.Виноградов (1947) отмечали несовпадение морфологических признаков (соотношение размеров меруса ходильных ног и карапакса) у краба-стригуна *Ch. opilio* из Японского и Охотского морей.

Интересно отметить, что З.И.Кобякова(1937, 1958, 1979) и Л.Г.Виноградов (Виноградов, 1947, 1950), проводившие многолетние исследования крабов в Охотском море, не упоминают краба-стригуна *Ch. bairdi*, указывая только *Ch. opilio*.

Крабы-стригуны рода *Chionoecetes* широко распространены в северной части Тихого океана и имеют важное промысловое значение в экономических зонах ряда стран данного региона. Тем не менее многие вопросы дивергенции и параллелизма (в различных аспектах) среди представителей данного рода, равно как и возможное членение отдельных видов на популяции, остаются не выясненными до конца. Хотя несомненно, что решение этих задач имеет не только научное, но и практическое значение.

Настоящая работа посвящена анализу морфометрических признаков представителей рода *Chionoecetes* с целью изучения их межвидовой и внутривидовой дифференциации.

В основу работы положены промеры 774 особей, собранных в различных регионах северной части Тихого океана, относящихся к четырем видам — *Chionoecetes opilio*, *Ch. bairdi*, *Ch. tanneri* и *Ch. angulatus*. Кроме того, часть экземпляров была помечена при сборе материала как гибридные гибриды *Ch. opilio* и *Ch. bairdi*, которые без труда идентифицируются опытными специалистами. Подробное распределение промеренных животных по видам, полам и акваториям приведено в табл. 1.

Таблица 1

Структура исходного материала

Table 1

Регион	The primary data							
	<i>Ch. opilio</i>		<i>Ch. bairdi</i>		<i>Chan-gulatus,</i>	<i>Ch. tanneri,</i>	Гибриды,	Всего
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	самцы	самцы	самцы	
1. Зал. Петра Великого	76	7	—	—	—	—	—	83
2. Бристольский залив	26	16	27	27	—	—	3	99
3. Наваринский район	56	—	60	—	—	—	19	135
4. Японское море	66	23	—	—	—	—	—	89
5. Хребет Ширшова	—	—	—	—	34	14	—	48
6. Анадырский залив	75	28	—	—	—	—	—	103
7. Зал. Анива	12	6	—	—	—	—	—	18
8. Восточный Сахалин	29	—	—	—	—	—	—	29
9. Чукотское море	26	21	—	—	—	—	—	47
10. Курильские острова	12	8	—	—	—	—	—	20
11. Западная Камчатка	57	—	19	—	—	—	4	80
12. Западная Камчатка	—	—	23	—	—	—	—	23
Всего	435	109	129	27	34	14	26	774

Примечание. Пробы 11 и 12 были собраны в разные годы.

Все измерения выполнялись штангенциркулем с точностью до 1 мм по следующей схеме: 1. CS — ширина карапакса; 2. CL — длина карапакса; 3. CH — высота карапакса; 4. M1L — длина меруса первой ходильной ноги; 5. M1S — ширина меруса первой ходильной ноги; 6. M1H — высота меруса первой ходильной ноги; 7. M2L — длина меруса второй ходильной ноги; 8. M2S — ширина меруса второй ходильной ноги; 9. M2H — высота меруса второй ходильной ноги; 10. CLAWL — длина клешни; 11. CLAWS — ширина клешни; 12. CLAWH — высота клешни.

Поскольку данная система промеров не является широко распространенной (авторам вообще неизвестна общепринятая схема промеров крабов), на рис. 1 представлено расположение промеров на теле животного.

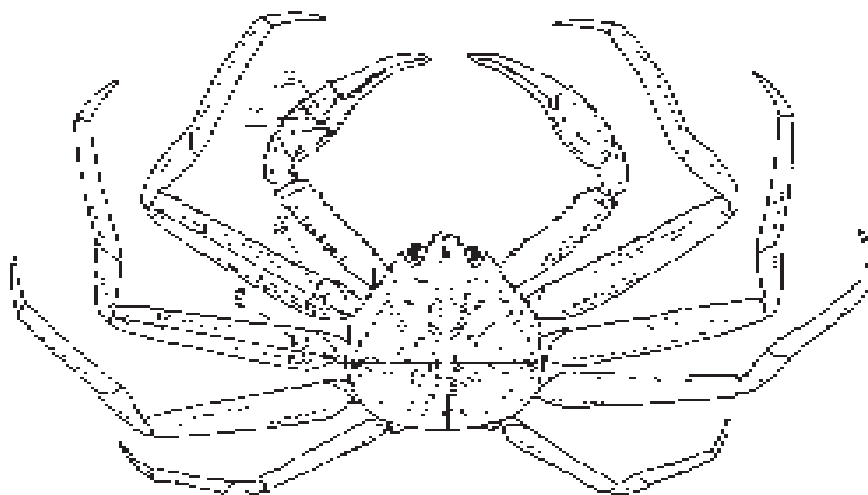


Рис. 1. Участки промеров краба для исследования морфометрии: 1 — ширина, 2 — длина, 3 — высота карапакса; 4 — длина, 5 — ширина, 6 — высота меруса первой ходильной ноги; 7 — длина, 8 — ширина, 9 — высота меруса второй ходильной ноги; 10 — длина, 11 — ширина, 12 — высота клешни; 3, 6, 9 и 12 — места промеров высоты органа

Fig. 1. Scheme of morphological measurements: 1 — width of carapace; 2 — length of carapace; 3 — height of carapace; 4 — length, 5 — width, 6 — height of merus of first pereopod; 7 — length, 8 — width, 9 — height of merus of second pereopod; 10 — length, 11 — width, 12 — height of claw; 3, 6, 9, 12 — placed of measurements height of claw

Материал был собран в течение ряда лет в экспедициях ТИНРО. К сожалению, по ряду причин нам не всегда удавалось сохранить единство оператора, выполняющего промеры. Однако, поскольку в данной работе использован немногочисленный и интуитивно понятный набор измерений, мы полагаем, что эффект “разных рук” не оказывает значительного влияния на представленные ниже результаты.

В работе в качестве основных использованы два метода анализа многомерных объектов — метод главных компонент и метод канонических переменных, которые тесно связаны между собой. Суть обоих методов состоит в проецировании совокупности исследуемых объектов (точек) из исходного n -мерного в новое p -мерное пространство признаков (Айвазян и др., 1983, 1989). При этом получаемые отображения обладают рядом полезных качеств: наилучшим (в смысле евклидовой метрики) образом сохраняют взаиморасположение объектов (метод главных компонент) или выбирают подпространство, наиболее четко разделяю —

щее сразу все исследуемые подмножества объектов (метод канонических переменных) (Айвазян и др., 1983, 1989). При этом p (число осей — переменных в новом, сконструированном пространстве) обычно существенно меньше, чем n (число исходных признаков), что позволяет широко использовать визуальные способы изучения структуры исследуемых совокупностей.

Математически оси нового пространства находятся из соотношения $(S - \lambda I)l = 0$ — для пространства главных компонент и $(S_b - \mu I)mi = 0$ — для пространства канонических переменных (Фукунага, 1979; Айвазян и др., 1983, 1989). В этих соотношениях S — матрица рассеивания, S_b — матрица межгруппового рассеивания, S_w — матрица внутригруппового рассеивания. Собственные значения λ_i и μ_i находятся как решения характеристических уравнений. Соответственно для пространства главных компонент — $|S - \lambda I| = 0$ и $|S_b - \mu I| = 0$ — для пространства канонических переменных. Собственные (канонические) векторы — l_i , m_i — являются осями искомых пространств. При выполнении данного исследования матрицы рассеивания определялись как и в работе К.Фукунага (1979).

Для сопоставления различных подмножеств объектов (выборок) сразу по комплексу параметров мы использовали метрику Махаланобиса: $D_{ij}^2 = (\bar{X}_i - \bar{X}_j) \cdot S^{-1} \cdot (\bar{X}_i - \bar{X}_j)'$ (Рао, 1968; Справочник..., 1990). Полученные на ее основе матрицы расстояний анализировали с помощью пороговых графов, минимальных остовных деревьев и других приемов теории графов (Миркин, 1980; Робертс, 1986).

Вычисления выполнены с использованием пакетов программ STATISTICA, SYSTAT (Боровиков, Боровиков, 1997; Wilkinson, 1990а, б), а также собственных программных средств.

Очевидно, что абсолютные значения всех перечисленных выше признаков сильно зависят от величины особи. В табл. 2 приведены коэффициенты корреляции r между размерами краба (CS) и остальными характеристиками тела для различных подмножеств данных. Кроме расчета r , нами просмотрены диаграммы рассеяния для всех пар, приведенных в табл. 2. Во всех случаях отмечался узкий и плотный эллипс разброса, свидетельствующий о сильной линейной связи (коэффициент корреляции практически всегда более 0,9) между размерами особи и ее параметрами. Такая сильная размерная зависимость может затруднить дальнейший анализ, поскольку разные выборки крабов имеют и различный средний размер составляющих их особей. Поэтому для снижения влияния размеров мы попытались перейти к новой системе относительных характеристик, когда вместо абсолютных промеров использовались их отношения к ширине карапакса (CS). Корреляции между индексами (относительными признаками) и размерами особи также приведены в табл. 2. Характерно заметное снижение степени зависимости относительных пропорций тела от его величины. Визуальный анализ диаграмм рассеяния показал, что эллипсы стали более рыхлыми, но нелинейных эффектов при этом не отмечено. Следует указать, что использование относительных признаков чревато другим нежелательным эффектом — появлением ложной корреляции (Елисеева, Рукавишников, 1982), которая обуславливается использованием одного и того же нормирующего показателя для набора признаков. Поэтому дальнейший анализ будет основан как на относительных, так и на абсолютных показателях тела животных.

Материал, положенный в основу данной работы, содержит представителей пяти таксономических групп (четыре вида и гибридные особи).

Кроме того, для представителей рода *Chionoecetes* характерен половой диморфизм. Следовательно, исходный материал должен содержать морфологически различные группы (кластеры) особей. Необходимо проверить, проявляются ли видовые и половые различия в выбранных системах промеров. Для предварительной проверки существования кластеров в признаковом пространстве воспользуемся анализом главных компонент.

Таблица 2				На рис. 2 представлено распределение исследуемых особей в пространстве главных компонент, полученное по абсолютным промерам, а на рис. 3 – по относительным. Отметим, что первая главная компонента, рассчитанная на основе абсолютных характеристик, сильно коррелирует с размерами крабов ($r = 0,99$). В то же время вторая, третья и последующие главные компоненты связаны с величиной особей незначительно. Абсолютная величина коэффициента корреляции не превышает 0,10. Поэтому на рис. 2	
Коэффициенты корреляции абсолютных и относительных признаков и размеров особей для различных подмножеств исходных данных					
Table 2					
Correlation coefficients between different morphological characteristics, its' indexes and crab size					
Признак	<i>Ch. opilio</i>		<i>Ch. bairdi</i> , самцы		Все особи
	Самцы	Самки			
CL	1,00	0,99	0,99		0,99
CH	0,99	0,97	0,90		0,98
M1L	0,98	0,95	0,90		0,97
M1S	0,99	0,99	0,94		0,98
M1H	0,98	0,96	0,92		0,96
M2L	0,97	0,95	0,87		0,97
M2S	0,99	0,98	0,94		0,98
M2H	0,98	0,95	0,93		0,96
CLAML	0,93	0,92	0,74		0,92
CLAWS	0,94	0,92	0,86		0,85
CLAWH	0,94	0,89	0,80		0,91
CL/CS	–0,68	–0,68	–0,23		–0,76
CH/CS	–0,29	–0,56	–0,04		–0,39
M1L/CS	0,69	0,40	0,06		0,52
M1S/CS	0,59	0,59	0,03		0,22
M1H/CS	0,12	–0,16	0,24		0,03
M2L/CS	0,58	0,42	–0,11		0,41
M2S/CS	0,60	0,49	0,10		0,23
M2H/CS	0,16	–0,33	0,29		0,04
CLAWL/CS	–0,55	–0,17	–0,35		–0,58
CLAWS/CS	0,71	0,41	0,48		0,39
CLAWH/CS	0,73	–0,55	0,49		0,63

представлено распределение объектов в пространстве второй и третьей главных компонент, на долю которых приходится всего около 4 % общей изменчивости. Тем не менее на этом рисунке заметно отчетливое отделение по второй главной компоненте особей *Ch. angulatus* и *Ch. tanneri* от особей *Ch. opilio* и *Ch. bairdi*. По третьей главной компоненте возможно различие представителей *Ch. opilio* от *Ch. bairdi*. На рис. 3 также заметно различие представителей разных видов крабов, а также особей разного пола. Отметим, что на три первых главных компоненты, рассчитанных по индексам, приходится около 75 % общей изменчивости. Их связь с размерами особи относительно невелика – от 0,41 до 0,60 в абсолютном выражении. Таким образом, можно заключить, что результаты анализа главных компонент подтвердили существование морфометрических различий между видами и полами крабов – стригунов в используемых системах измерений.

Для более подробного изучения морфометрических взаимоотношений обратимся к анализу канонических переменных. Результаты его представлены на рис. 4 (абсолютные признаки) и рис. 5 (относительные

признаки). На обоих рисунках отчетливо проявляется выделение двух совокупностей точек. Одну из них составляют особи *Ch. opilio* и *Ch. bairdi*, другую — *Ch. tanneri* и *Ch. angulatus*. И в системе абсолютных, и в системе относительных характеристик эти совокупности разделяются по первой канонической переменной, которая несет наибольшую долю изменчивости (соответственно 58 и 56 % для абсолютных и относительных признаков). Вторая каноническая переменная разделяет *Ch. opilio* и *Ch. bairdi*, а третья — самцов и самок двух этих видов. Отметим также и то, что разделение *Ch. opilio* и *Ch. bairdi* не очень четкое, формируемые ими кластеры тесно прилегают друг к другу и частично перекрываются. Это же характерно и для самцов и самок крабов-стригунов (рис. 4, 5). Чтобы детальнее изучить вопрос о разделимости кластеров в двух системах промеров, мы вычислили дискриминантные функции в рамках анализа канонических переменных. Результаты классификации особей приведены в табл. 3. На диагонали этой таблицы приведены значения правильной классификации (в процентах). Принадлежность особей, определенная специалистом во время сбора материала, указана в первом столбце таблицы; во втором — седьмом столбцах приведена их классификация на основе дискриминантных функций.

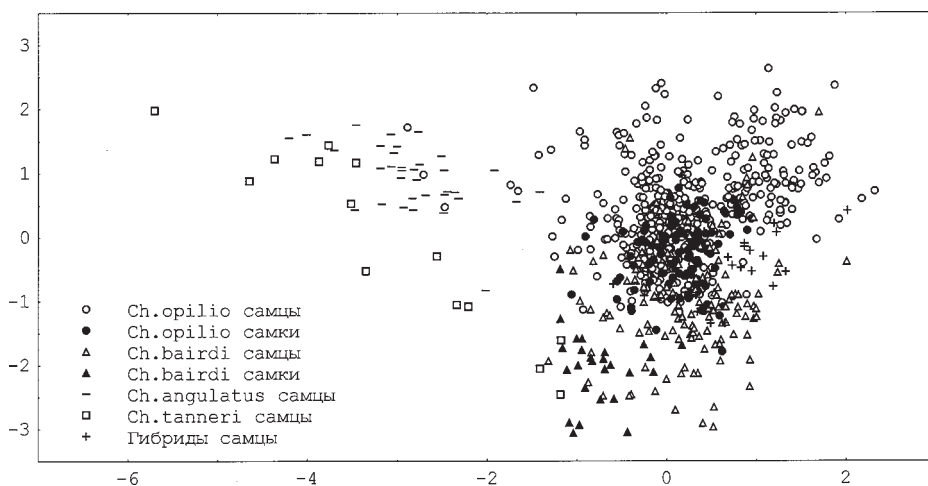


Рис. 2. Распределение объединенной выборки крабов в пространстве второй (ось абсцисс) и третьей (ось ординат) главных компонент. Абсолютные признаки

Fig. 2. Distribution of crab specimens in space of second (abscissa axis) and third (ordinate axis) principal components. Absolute attributes

Наименее точно полученные решающие правила классифицируют самцов *Ch. opilio* (66,2 %). Четверть всех особей была отнесена к самкам данного вида. Заметная часть крабов по морфологическим параметрам соответствовала гибридным экземплярам. Следует заметить, что наибольшие ошибки классификации наблюдаются в следующих парах: самцы и самки *Ch. opilio*, самцы и самки *Ch. bairdi* и, наконец, самцы *Ch. angulatus* и *Ch. tanneri*. Это характерно и для относительных, и для абсолютных промеров (табл. 3). Вместе с тем неверного отнесения особей из группы видов *Ch. opilio*, *Ch. bairdi* к группе *Ch. angulatus*, *Ch. tanneri* практически не отмечено. (За исключением одной особи, которая в экспедиционных условиях была определена как *Ch. opilio*, но по пропорциям тела, абсолютным и относительным, оказалась ближе к *Ch. tanneri*.) Следует также отметить, что при переходе от абсолютных параметров к относительным

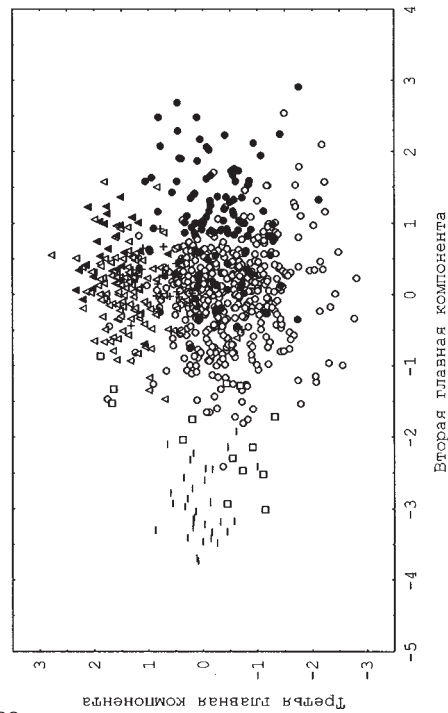
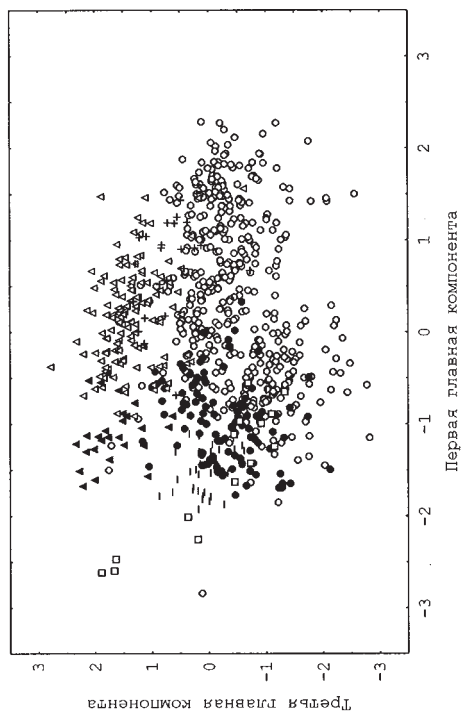
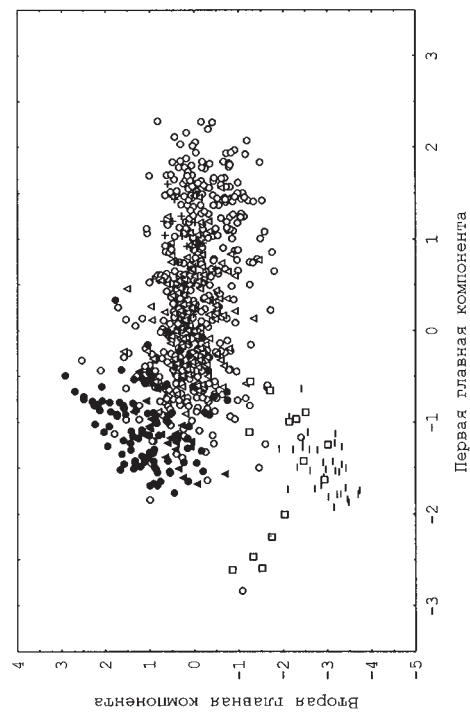


Рис. 3. Распределение объединенной выборки крабов в пространстве первых трех главных компонент. Относительные признаки. Обозначения как на рис. 2

Fig. 3. Distribution of crab specimens in space of principal components. Relative attributes. Legend as in fig. 2

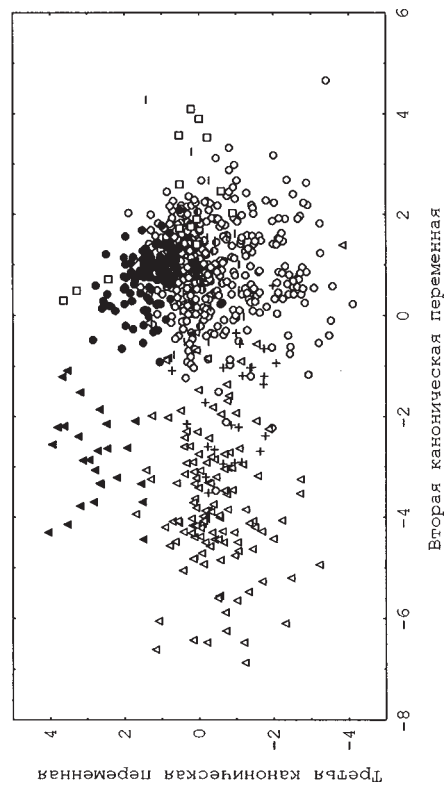
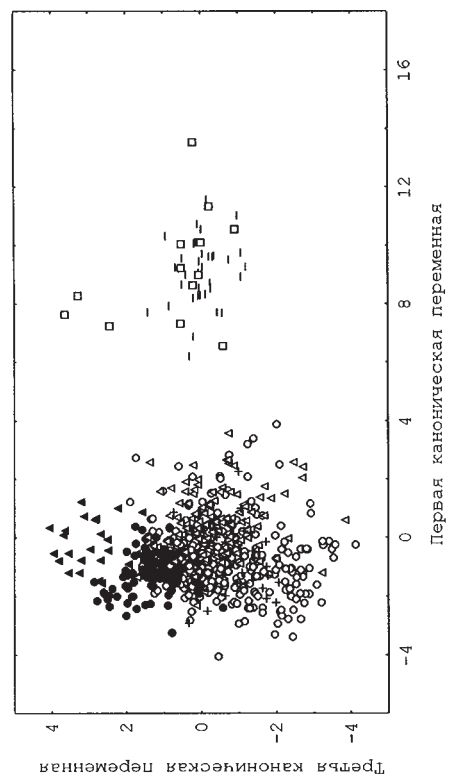
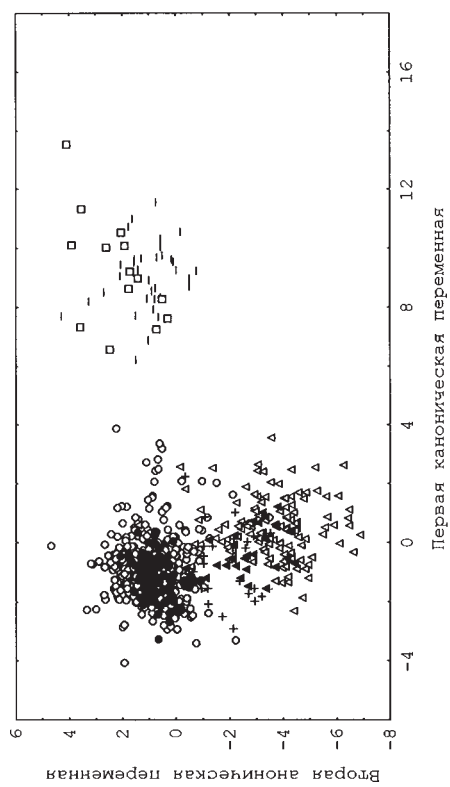


Рис. 4. Распределение объединенной выборки крабов в пространстве трех первых канонических переменных. Абсолютные признаки. Обозначения как на рис. 2

Fig. 4. Distribution of crab specimens in space of canonical variables. Absolute attributes. Legend as in fig. 2

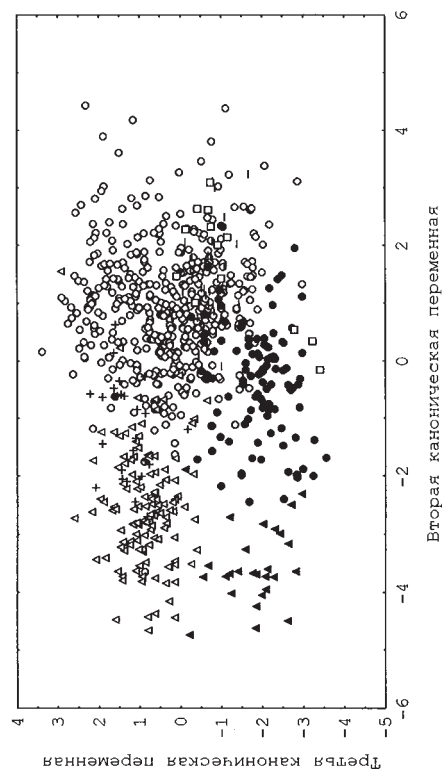
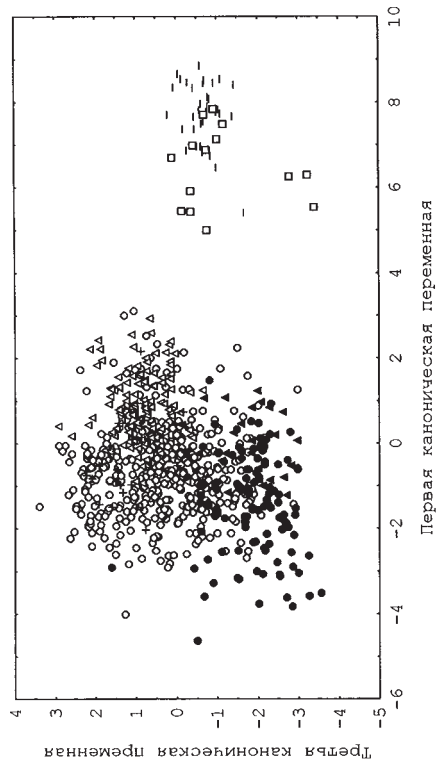
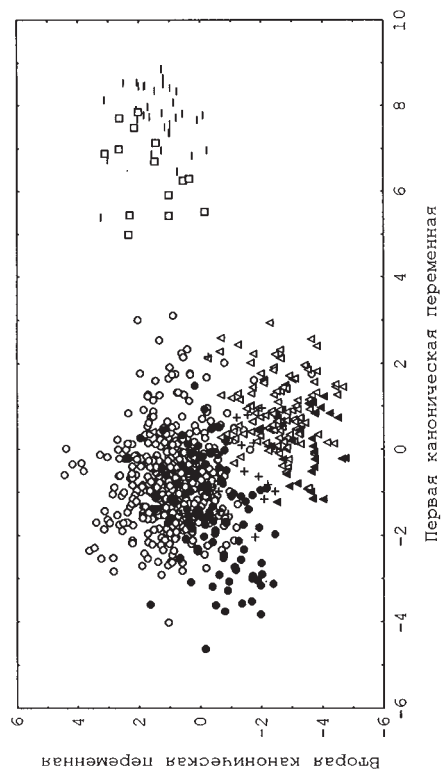


Рис. 5. Распределение объединенной выборки крабов в пространстве трех первых канонических переменных. Относительные признаки. Обозначения как на рис. 2

Fig. 5. Distribution of crab specimens in space of canonical variables. Relative attributes. Legend as in fig. 2

доля верной классификации в паре самцы – самки *Ch. opilio* возросла, а в паре *Ch. angulatus*, *Ch. tanneri* – снизилась.

Таблица 3

Результаты классификации исследованных особей по видам и полам на основе дискриминантных функций по абсолютным и относительным характеристикам

Table 3

Results of discriminant analysis for different species and size groups of snow crabs using absolute and relative attributes

Особь	<i>Ch. opilio</i>		<i>Ch. bairdi</i>		<i>Ch. angu-</i> <i>latus</i> , самцы	<i>Ch. tanneri</i> , самцы	Гибри- ды, самцы
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	самцы	самцы	самцы
Абсолютные признаки							
<i>Ch. opilio</i> , самцы	66,2	25,1	0,7	0,2	0,0	0,2	7,6
<i>Ch. opilio</i> , самки	6,4	90,8	0,0	2,8	0,0	0,0	0,0
<i>Ch. bairdi</i> , самцы	3,1	0,0	85,3	3,8	0,0	0,0	7,8
<i>Ch. bairdi</i> , самки	0,0	3,7	3,7	92,6	0,0	0,0	0,0
<i>Ch. angulatus</i> , самцы	0,0	0,0	0,0	0,0	91,2	8,8	0,0
<i>Ch. tanneri</i> , самцы	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	0,0
Гибриды, самцы	7,7	0,0	11,5	0,0	0,0	0,0	80,8
Относительные признаки							
<i>Ch. opilio</i> , самцы	73,8	9,4	1,2	0,2	0,0	0,2	15,2
<i>Ch. opilio</i> , самки	10,1	84,4	0,0	4,6	0,0	0,0	0,9
<i>Ch. bairdi</i> , самцы	1,6	0,0	89,1	1,6	0,0	0,0	7,7
<i>Ch. bairdi</i> , самки	0,0	0,0	3,7	96,3	0,0	0,0	0,0
<i>Ch. angulatus</i> , самцы	0,0	0,0	0,0	0,0	88,2	11,8	0,0
<i>Ch. tanneri</i> , самцы	0,0	0,0	0,0	0,0	21,4	78,6	0,0
Гибриды, самцы	7,7	0,0	11,5	0,0	0,0	0,0	80,8

Наглядно морфометрические отношения полов и видов крабов – стригунов представлены на рис. 6, где изображены центры выборок в трехмерном пространстве канонических переменных, а также пороговые графы, полученные по матрице расстояний Махаланобиса (табл. 4).

Отметим, что и анализ распределения центров групп в трехмерном пространстве, и анализ пороговых графов, полученных по относительным и абсолютным параметрам, приводят к практически одинаковым результатам. Легко выделяются две, хорошо обособленные группы: одну составляют *Ch. angulatus* и *Ch. tanneri*, а другую – *Ch. opilio* (самцы и самки), *Ch. bairdi* (самцы и самки) и их гибриды. Гибридные особи занимают промежуточное положение между самцами *Ch. opilio* и самцами *Ch. bairdi*. Кроме того, определенное сходство гибридные особи демонстрируют по абсолютным и относительным параметрам с самками *Ch. opilio*. Относительно невелики различия (в обеих системах промеров) – соответственно между самцами и самками *Ch. opilio* и самцами и самками *Ch. bairdi*.

Таким образом, можно заключить, что в роде *Chionoecetes* выделяются две группы видов, которые в морфометрическом плане обособлены друг от друга. В одну из групп входят *Ch. opilio* и *Ch. bairdi*, другую составляют *Ch. angulatus* и *Ch. tanneri*. Со второй группой видов более схожим в морфометрическом плане оказался *Ch. bairdi*, который в системе относительных промеров несколько ближе к *Ch. tanneri*, а в системе абсолютных – к *Ch. angulatus*.

Использованные выше математические методы изучения структуры множеств позволяют выявить взаимное расположение объектов в признаковом пространстве, уловить их членение на кластеры, наконец, представить обобщенные различия между выборками сразу по комплексу признаков в виде единственного числа. В то же время для выяснения

природы различий, а именно, по каким параметрам те или иные объекты различаются более, а по каким менее, приходится использовать дополнительные приемы. В данной работе для ранжирования характеристик тела крабов по их важности при различении видов и полов крабов – стригунов мы воспользовались следующей процедурой. Для сопоставляемой пары выборок I, J вычислялась метрика Махаланобиса по всем учитываемым признакам D^2_{IJ} . Ранжировка проводилась только для относительных параметров, следовательно, учитываемых характеристик было 11. Далее из данного набора исключался параметр K , и вновь вычисляли расстояние, но уже по 10 признакам – D^2_{IJK} . Следовательно, вклад K -того признака в разделение I и J совокупности объектов может быть представлен в виде разности $D^2_{IJ} - D^2_{IJK}$. Для облегчения сравнительного анализа

мы использовали относительные величины $D^2_{IJK} / \sum_{K=1}^n (D^2_{IJ} - D^2_{IJK})$. Отметим, что данный метод “взвешивания” признаков учитывает не только разницу в средних значениях, но также их дисперсии и корреляции между параметрами.

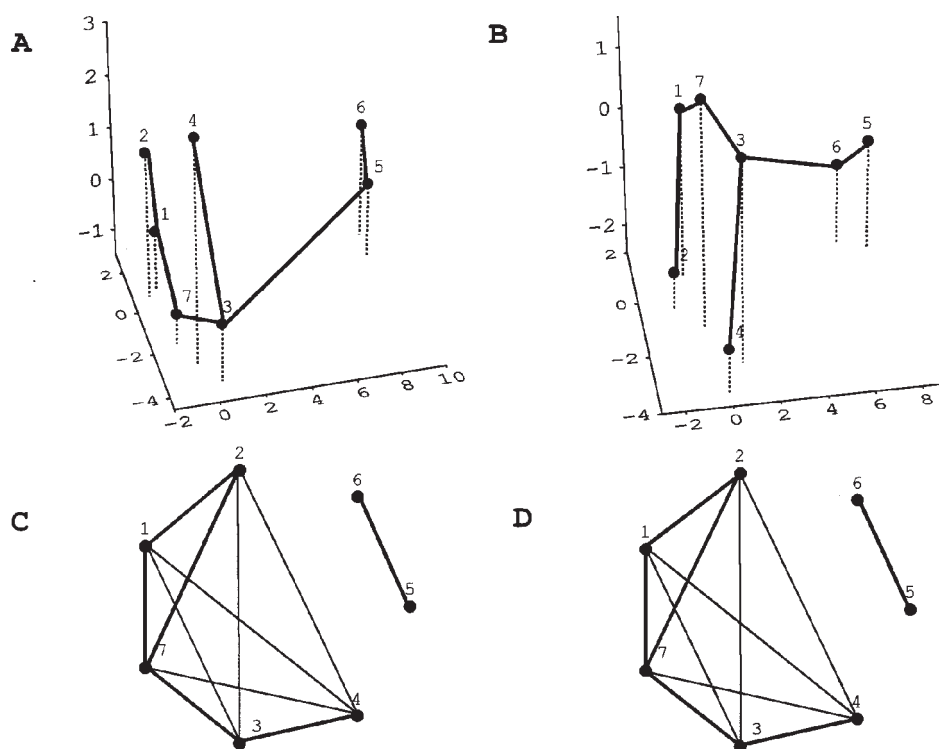


Рис. 6. Распределение центров выборок в пространстве канонических переменных (А, В) и графы уровня (С, D), полученные по матрице расстояний Махаланобиса. Абсолютные признаки – А, С. Относительные – В, D. 1 – *Ch. opilio*, самцы; 2 – *Ch. opilio*, самки; 3 – *Ch. bairdi*, самцы; 4 – *Ch. bairdi*, самки; 5 – *Ch. angulatus*, самцы; 6 – *Ch. tanneri*, самцы; 7 – гибриды, самцы

Fig. 6. Distribution of sample centroids in space of canonical variables and level graphs, based on Mahalanjbis' distance matrix. А, С – absolute attributes; В, D – relative attributes. 1 – *Ch. opilio*, males; 2 – *Ch. opilio*, females; 3 – *Ch. bairdi*, males; 4 – *Ch. bairdi*, females; 5 – *Ch. angulatus*, males; 6 – *Ch. tanneri*, males; 7 – hybrids, males

В табл. 5 представлены относительные вклады индексов при различении видов и полов крабов – стригунов. Самцы и самки *Ch. opilio* наи –

более сильно различаются по относительной длине меруса первой ходильной ноги (M1L/CS) и высоте карапакса (CH/CS). При этом оба этих показателя больше у самцов (табл. 6). В меньшей степени, чем по первым двум показателям, самцы и самки *Ch. opilio* различаются по относительной длине клешни (CLAWL/CS), которая несколько больше у самок. При различении полов *Ch. bairdi* ведущую роль играет относительная длина карапакса (CL/CS), которая больше у самок, а также M1L/CS, которая выше у самцов. Меньшие, но все же заметные различия характерны для признаков M1S/CS и CLAWL/CS. Выше нами показано, что в используемой системе промеров половой диморфизм крабов – стригунов проявляется довольно четко. Поэтому при определении вклада признаков в разделение видов мы сопоставляли особей одного пола. Как следует из данных табл. 5, в различия между самками *Ch. opilio* и *Ch. bairdi* наибольший вклад вносит относительная длина карапакса (CL/CS), которая заметно больше у краба – стригуна опилио. Вторым по значимости при различении этой пары следует признак CLAWS/CS. Его значения также выше у самок *Ch. opilio*.

Таблица 4

Матрица расстояний Махаланобиса

Table 4

Mahalanobis distance matrix							
	<i>Ch. opilio</i>		<i>Ch. bairdi</i>		<i>Ch. angulatus</i> , самцы	<i>Ch. tanneri</i> , самцы	Гибриды, самцы
	Самцы	Самки	Самцы	Самки			
<i>Ch. opilio</i> , самцы	—	3,464	23,026	25,237	98,489	108,451	8,509
<i>Ch. opilio</i> , самки	7,324	—	25,037	19,165	108,607	117,836	12,708
<i>Ch. bairdi</i> , самцы	15,006	17,763	—	13,725	96,781	117,258	7,425
<i>Ch. bairdi</i> , самки	26,698	15,499	11,421	—	112,953	125,321	17,361
<i>Ch. angulatus</i> , самцы	73,488	90,286	65,524	88,188	—	10,231	109,129
<i>Ch. tanneri</i> , самцы	55,811	68,987	54,065	73,254	3,906	—	121,556
Гибриды, самцы	5,792	12,072	4,401	18,348	76,849	60,630	—

Примечание. Верхний "треугольник" — абсолютные, нижний — относительные признаки.

При разделении самцов *Ch. opilio* и *Ch. bairdi* ведущую роль играет CL/CS, который больше у *Ch. opilio*. Гибридные особи от родительских видов также в основном отличаются по относительной длине панциря, занимая по этому показателю промежуточное положение (см. табл. 6). Кроме того, в паре *Ch. bairdi* — гибридные особи определенное значение имеет ширина клешни (CLAWS/CS). Наконец, и в паре *Ch. tanneri* — *Ch. angulatus* индекс CL/CS играет ведущую роль. Этот показатель больше у *Ch. tanneri*. При сопоставлении *Ch. angulatus* с *Ch. opilio* наибольшие различия выявляются по ширине и толщине клешни. При сравнении *Ch. opilio* и *Ch. tanneri* к этим двум параметрам прибавляется еще и относительная длина клешни. В паре *Ch. bairdi*, *Ch. angulatus* доминируют признаки CLAWS/CS и CLAWH/CS, а в паре *Ch. bairdi*, *Ch. tanneri* эти же характеристики и CLAWL/CS. Аналогичная картина наблюдается и при различении *Ch. tanneri*, *Ch. angulatus* и гибридных особей.

Таблица 5

Относительные вклады признаков при различении представителей рода *Chionoecetes*

Table 5

Value of differences in morphological characteristics of snow crabs

Сопоставляемые пары объектов	Признаки										
	CL/CS	CH/CS	M1L/CS	M1S/CS	M1H/CS	M2L/CS	M2S/CS	M2H/CS	CLAWL/CS	CLAWS/CS	CLAWH/CS
<i>Ch. opilio</i> , самки											
<i>Ch. bairdi</i> , самки	0,742	0,016	0,001	0,027	0,004	0,014	0,022	0,066	0,003	0,104	0,001
<i>Ch. bairdi</i> , самцы											
<i>Ch. bairdi</i> , самки	0,270	0,103	0,170	0,124	0,010	0,001	0,014	0,060	0,114	0,074	0,059
<i>Ch. opilio</i> , самцы											
<i>Ch. opilio</i> , самки	0,010	0,261	0,306	0,103	0,013	0,067	0,083	0,001	0,150	0,001	0,003
<i>Ch. opilio</i> , самцы											
<i>Ch. bairdi</i> , самцы	0,808	0,017	0,011	0,008	0,014	0,007	0,002	0,006	0,002	0,058	0,068
<i>Ch. opilio</i> , самцы											
<i>Ch. angulatus</i> , самцы	0,055	0,030	0,058	0,042	0,032	0,001	0,017	0,035	0,079	0,453	0,198
<i>Ch. opilio</i> , самцы											
<i>Ch. tanneri</i> , самцы	0,015	0,029	0,094	0,031	0,030	0,004	0,017	0,019	0,117	0,479	0,165
<i>Ch. opilio</i> , самцы											
Гибриды, самцы	0,715	0,021	0,007	0,010	0,032	0,137	0,012	0,043	0,001	0,005	0,016
<i>Ch. bairdi</i> , самцы											
<i>Ch. angulatus</i> , самцы	0,007	0,058	0,093	0,036	0,058	0,002	0,026	0,056	0,087	0,424	0,153
<i>Ch. bairdi</i> , самцы											
<i>Ch. tanneri</i> , самцы	0,051	0,053	0,133	0,022	0,053	0,001	0,023	0,031	0,120	0,405	0,106
<i>Ch. bairdi</i> , самцы											
Гибриды, самцы	0,481	0,006	0,062	0,060	0,001	0,043	0,029	0,005	0,001	0,215	0,096
<i>Ch. angulatus</i> , самцы											
<i>Ch. tanneri</i> , самцы	0,428	0,008	0,050	0,051	0,010	0,133	0,005	0,101	0,034	0,036	0,144
<i>Ch. angulatus</i> , самцы											
Гибриды, самцы	0,005	0,041	0,051	0,051	0,046	0,006	0,012	0,053	0,077	0,479	0,179
<i>Ch. tanneri</i> , самцы											
Гибриды, самцы	0,003	0,040	0,083	0,038	0,044	0,001	0,011	0,033	0,111	0,491	0,142

Таблица 6

Параметрические характеристики (относительные признаки, %) представителей рода *Chionoecetes*

Table 6

Data of statistical analysis for morphological characteristics of genus *Chionoecetes* crabs

Характеристика	CL/CS	CH/CS	M1L/CS	M1S/CS	M1H/CS	M2L/CS	M2S/CS	M2H/CS	CLAWL/CS	CLAWS/CS	CLAWH/CS	Признаки	
Среднее 95 %-ный интервал средней Минимум Максимум	96,85	38,28	90,49	19,26	10,43	92,34	18,58	10,10	33,96	29,49	16,73	<i>Ch. opilio</i> , самцы	
	96,53	38,06	89,63	19,14	10,35	91,57	18,47	10,03	33,53	28,91	16,33		
	97,17	38,50	91,35	19,38	10,51	93,12	18,70	10,18	34,39	30,07	17,13		
	84,44	29,17	64,82	13,64	7,27	69,57	13,64	6,94	16,67	17,02	9,93		
	111,11	47,22	115,10	23,08	13,89	115,92	22,11	13,04	46,97	42,64	27,91		
Стандартное отклонение	3,39	2,36	9,11	1,30	0,82	8,19	1,21	0,79	4,54	6,17	4,27		
Стандартная ошибка средней	0,16	0,11	0,44	0,06	0,04	0,39	0,06	0,04	0,22	0,30	0,20		
Среднее 95 %-ный интервал средней Минимум Максимум	98,92	37,72	71,26	18,71	10,39	74,93	18,07	9,95	34,52	20,48	11,32	<i>Ch. opilio</i> , самки	
	98,39	37,17	69,85	18,46	10,22	73,38	17,85	9,78	33,86	19,91	11,04		
	99,44	38,27	72,66	18,95	10,55	76,47	18,30	10,12	35,18	21,04	11,61		
	92,33	27,27	58,07	15,39	8,57	60,71	15,39	7,90	22,22	15,22	8,33		
	108,70	47,83	90,39	21,43	13,04	95,59	21,43	13,04	44,44	33,33	15,39		
Стандартное отклонение	2,79	2,90	7,41	1,30	0,86	8,14	1,19	0,92	3,48	2,97	1,52		
Стандартная ошибка средней	0,27	0,28	0,71	0,12	0,08	0,78	0,11	0,09	0,33	0,28	0,15		
Среднее 95 %-ный интервал средней Минимум Максимум	87,91	34,79	84,88	18,98	10,83	85,74	18,46	10,36	28,23	26,67	17,22	<i>Ch. bairdi</i> , самцы	
	87,56	34,41	83,93	18,82	10,71	84,66	18,29	10,24	27,73	26,06	16,66		
	88,27	35,16	85,83	19,15	10,95	86,82	18,63	10,47	28,74	27,29	17,77		
	82,95	28,57	72,12	16,95	9,47	71,07	16,53	7,90	22,14	19,14	10,49		
	95,90	43,38	101,92	22,22	12,95	103,85	23,02	11,98	36,11	40,65	26,02		
Стандартное отклонение	2,04	2,17	5,46	0,94	0,68	6,20	0,96	0,64	2,89	3,53	3,18		
Стандартная ошибка средней	0,18	0,19	0,48	0,08	0,06	0,55	0,08	0,06	0,25	0,31	0,28		

Продолжение табл. 6
Table 6 continued

Характеристика	Признаки										
	CL/CS	CH/CS	M1L/CS	M1S/CS	M1H/CS	M2L/CS	M2S/CS	M2H/CS	CLAWL/CS	CLAWS/CS	CLAWH/CS
Среднее 95 %-ный интервал средней Минимум Максимум	89,36	32,07	70,89	19,49	9,93	74,67	18,41	9,89	31,10	16,79	9,08
	88,58	31,49	69,46	19,11	9,49	73,32	18,04	9,62	29,90	16,08	8,67
	90,14	32,65	72,31	19,87	10,37	76,01	18,77	10,15	32,31	17,50	9,50
	85,71	28,41	64,77	17,82	7,06	67,96	15,91	8,24	25,00	13,98	7,21
	93,02	35,05	79,55	21,25	11,36	86,36	19,78	11,46	37,50	23,00	12,00
Стандартное отклонение	1,98	1,47	3,60	0,96	1,12	3,41	0,92	0,67	3,05	1,80	1,04
Стандартная ошибка средней	0,38	0,28	0,69	0,18	0,21	0,66	0,18	0,13	0,59	0,35	0,20
Среднее 95 %-ный интервал средней Минимум Максимум	88,59	36,88	96,74	15,56	7,57	97,31	15,11	7,48	32,28	14,64	17,06
	87,71	36,39	95,59	15,30	7,34	96,15	14,88	7,24	31,33	14,24	16,63
	89,47	37,36	97,89	15,82	7,80	98,45	15,34	7,72	33,24	15,03	17,50
	85,22	33,04	90,24	13,33	6,09	91,06	13,60	6,09	23,36	10,28	13,08
	98,18	39,62	103,64	17,27	8,55	104,17	16,36	8,55	37,12	16,52	19,13
Стандартное отклонение	2,53	1,40	3,28	0,75	0,65	3,30	0,65	0,69	2,73	1,14	1,25
Стандартная ошибка средней	0,43	0,24	0,56	0,13	0,11	0,57	0,11	0,12	0,47	0,20	0,21
Среднее 95 %-ный интервал средней Минимум Максимум	92,43	37,90	91,82	15,92	8,26	91,00	15,38	8,26	30,90	13,28	15,49
	91,57	36,79	85,52	15,53	7,75	85,59	14,86	7,89	25,93	10,76	12,87
	93,28	39,02	98,12	16,32	8,77	96,41	15,91	8,63	35,87	15,80	18,12
	90,00	34,41	70,19	14,68	6,80	71,15	13,89	7,50	17,31	6,73	8,60
	95,24	40,43	102,58	16,67	10,19	101,42	16,67	9,49	39,68	19,29	20,64
Стандартное отклонение	1,48	1,93	10,91	0,68	0,88	9,36	0,91	0,64	8,60	4,36	4,55
Стандартная ошибка средней	0,40	0,52	2,92	0,18	0,23	2,50	0,24	0,17	2,30	1,17	1,22

Окончание табл. 6
Table 6 finished

Характеристика	CL/CS	CH/CS	M1L/CS	M1S/CS	M1H/CS	M2L/CS	Признаки					
							M2S/CS	M2H/CS	CLAWL/CS	CLAWS/CS	CLAWH/CS	
							Гибридные особи, самцы					
Среднее	91,69	36,48	90,01	19,71	10,99	88,91	18,82	10,61	29,26	31,75	19,02	
95 %-ный интервал	90,82	35,95	88,03	19,26	10,76	86,75	18,34	10,37	28,25	30,34	18,27	
средней	92,57	37,00	91,99	20,17	11,21	91,07	19,31	10,86	30,26	31,16	19,77	
Минимум	87,85	33,58	80,33	16,82	10,00	81,15	15,89	9,62	25,96	24,30	14,02	
Максимум	98,33	39,54	101,92	21,88	12,30	103,85	21,15	12,30	36,67	39,54	22,48	
Стандартное отклонение	2,17	1,29	4,90	1,13	0,56	5,35	1,20	0,60	2,49	3,48	1,86	
Стандартная ошибка средней	0,43	0,25	0,96	0,22	0,11	1,05	0,23	0,12	0,49	0,68	0,36	

Таким образом, можно заключить, что рассмотренные раньше группы видов *Ch. opilio*, *Ch. bairdi* и *Ch. tanneri*, *Ch. angulatus* отличаются друг от друга по характеристикам клешни. В первую очередь это ее ширина (CLAWS/CS) и в меньшей степени высота (CLAWH/CS) и длина (CLAWL/CS). Причем у *Ch. angulatus* и *Ch. tanneri* относительная ширина клешни меньше, чем у *Ch. opilio* и *Ch. bairdi*. В то же время внутри групп видов дивергенция в основном идет по относительной длине панциря (CL/CS). Более широкий карапакс (в относительном измерении) характерен для *Ch. bairdi* и *Ch. angulatus*. Все остальные признаки, за исключением длины карапакса, параметров клешни и длины меруса первой ходильной ноги, играют в различиях внутри рода *Chionoecetes* незначительную роль.

Материал, положенный в основу данной работы, охватывает значительную акваторию Тихого океана — от Японского до Чукотского морей включительно. Интересно рассмотреть изменения морфометрии особей отдельных видов по различным акваториям. Поскольку в системах рассматриваемых нами промеров половой диморфизм проявляется довольно отчетливо, будем сопоставлять выборки из разных регионов отдельно по самцам и самкам. В силу особенностей исходных данных (см. табл. 1) подобные сравнения имеют смысл для самцов и самок *Ch. opilio*, а также для самцов *Ch. bairdi*.

Проецирование сразу всех выборок в пространство главных компонент и канонических переменных не позволило выявить отдельных, четко обособленных кластеров. Изучаемые объекты формируют единый многомерный эллипс, что, по-видимому, закономерно для особей одного вида. Тем не менее выборки из отдельных регионов занимают обычно свое определенное место внутри общего эллипса рассеивания. Поэтому попытаемся сначала укрупнить выборки, объединив наиболее близкие в морфометрическом смысле, а затем повторим представленный выше анализ. Для выявления структуры

сходства среди выборок одного вида и пола, но из разных регионов обратимся к матрицам расстояний Махаланобиса и пороговым графам, полученным по этим матрицам.

На рис. 7 представлены графы уровня для самцов *Ch. opilio*, полученные на основе абсолютных и относительных параметров. Отметим, что при сопоставлении выборок по абсолютным промерам значительное искажающее влияние может оказать различие в средних размерах особей в выборках из разных регионов. Попытаемся освободиться от влияния размерной изменчивости, для этого нами использован следующий подход. Известно, что при разложении системы характеристик по ортогональным векторам (например, с помощью анализа главных компонент) взаиморасположение точек, а следовательно и расстояние между ними, остается неизменным (Рао, 1968; Айвазян и др., 1983, 1989; Справочник..., 1990). Нами были получены главные компоненты по системе абсолютных и относительных параметров. Их первые векторы сильно коррелируют с размерами особей (соответственно 0,99 и 0,85 для абсолютных и относительных признаков). Поэтому для снижения влияния размерной изменчивости мы удалили первые главные компоненты и рассчитали расстояния Махаланобиса по редуцированной системе ортогональных векторов.

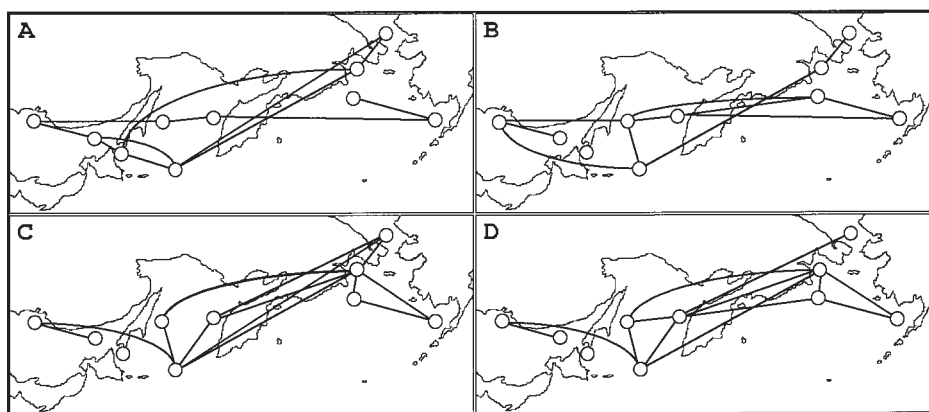


Рис. 7. Графы уровня, полученные по матрицам расстояний Махаланобиса между выборками самцов *Ch. opilio* из разных регионов. **A, C** — абсолютные признаки; **B, D** — относительные признаки. **A, B** — полная исходная система промеров. **C, D** — разложение по главным векторам и удаление первой компоненты для снижения размерной изменчивости

Fig. 7. Levels' graphs obtained by matrices of distances of Mahalanobis between males of *Ch. opilio* in different regions. **A, C** — absolute attributes, **B, D** — relative attributes. **A, B** — full analysis, **C, D** — using principal component analysis without first component

Результаты расчетов в виде пороговых графов представлены на рис. 7. Отметим, что из четырех пороговых графов, представленных на этом рисунке, наиболее необычен тот, который получен по исходным абсолютным промерам. Мы полагаем, что это следствие влияния размерной изменчивости. Анализ остальных трех графов позволил выявить ряд общих черт в их структурах. Можно выделить некоторое ядро, куда включаются выборки из следующих регионов: западная Камчатка, восточный Сахалин, Курильские острова, Чукотское море и Анадырский залив.

Ch. opilio Японского моря (две выборки) образуют относительно обособленную группу, которая в морфометрическом отношении ближе всего к крабам Курильских островов. Определенное морфометрическое

ринского района, которые сближаются с крабами этого вида из Анадырского залива. Весьма обособленное положение занимают животные зал. Анива.

Несколько иная, хотя во многом сходная с представленными выше, структура сходства выборок самцов *Ch. opilio* получается при проецировании их в пространство канонических переменных и наложении минимального остовного дерева (рис. 8). В данном случае также легко выделяются крабы Японского моря, наваринского района и Бристольского залива, отделяются животные зал. Анива. Но япономорские крабы оказываются более сходными с восточносахалинскими, а животные Бristольского залива и наваринского района примыкают к выборке из района западной Камчатки. Таким образом, учитывая общие результаты, полученные различными методами, мы сформировали пять групп выборок: 1) крабы восточного Сахалина, Курильских островов, западной Камчатки и Анадырского залива; 2) особи из Японского моря; 3) животные района мыса Наварин и Бристольского залива; 4) выборка из Чукотского моря; 5) животные зал. Анива. Отметим, что крабы Чукотского моря были выделены в отдельную выборку не только на основании предварительных исследований, но также учитывая определенную географическую изолированность данной акватории. Сформированные таким образом выборки сопоставлялись методом канонических переменных (рис. 9). Как следует из данных этого рисунка, по крайней мере четыре совокупности объектов неплохо дискриминируются друг от друга и, следовательно, обладают определенным морфологическим своеобразием. Центральное положение в облаке точек занимают особи объединенной выборки № 1 (восточный Сахалин, Курильские острова, западная Камчатка, Анадырский залив). А это значит, что и по пропорциям тела они имеют некоторое среднее положение. Совокупные выборки № 2, 3, 4 занимают области по краям общего облака точек, а крабы зал. Анива не образуют в данной проекции плотного кластера (рис. 9).

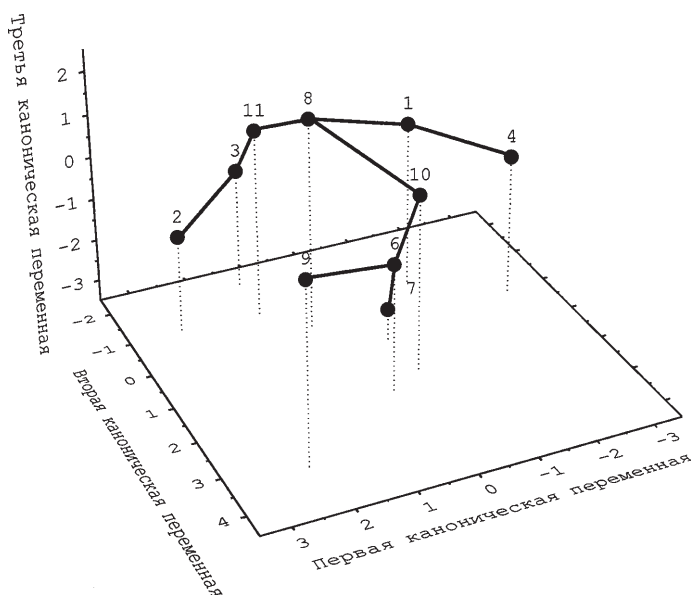


Рис. 8. Распределение центров выборок самцов *Ch. opilio* в пространстве канонических переменных: 1 — зал. Петра Великого; 2 — Бристольский залив; 3 — наваринский район; 4 — Японское море; 6 — Анадырский залив; 7 — зал. Анива; 8 — восточный Сахалин; 9 — Чукотское море; 10 — Курильские острова; 11 — западная Камчатка

Fig. 8. Distribution of samples centroids of *Ch. opilio* males in space of canonical variables: 1 —

Peter the Great Bay sample; 2 — Bristol Bay sample; 3 — Navarin Cape sample; 4 — Sea of Japan; 6 — Anadyr Gulf sample; 7 — Aniva Bay sample; 8 — East Sakhalin sample; 9 — Chukchi Sea sample; 10 — Kuril Islands sample; 11 — west Kamchatka sample

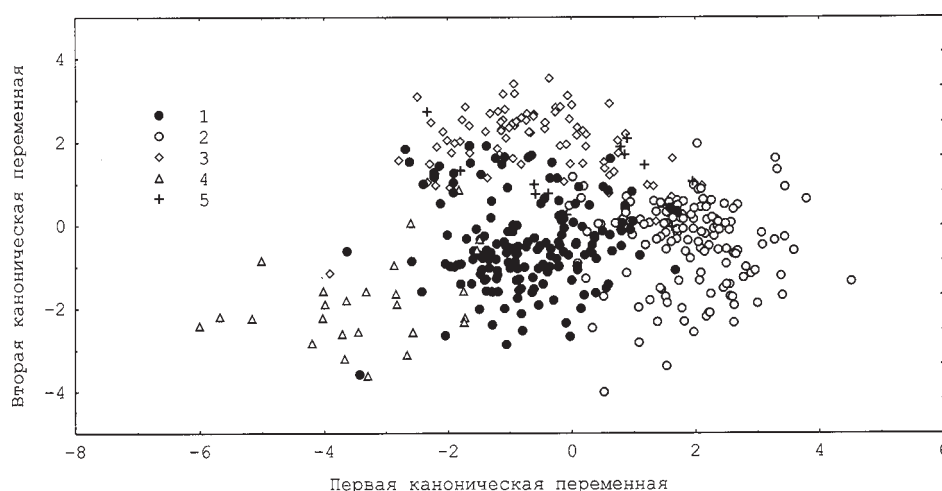


Рис. 9. Распределение объединенных выборок самцов *Ch. opilio* в пространстве канонических переменных: 1 — выборка № 1 (западная Камчатка, восточный Сахалин, Курильские острова, Анадырский залив); 2 — выборка № 2 (Японское море, зал. Петра Великого); 3 — выборка № 3 (Бристольский залив, наваринский район); 4 — выборка № 4 (Чукотское море); 5 — выборка № 5 (зал. Анива)

Fig. 9. Disrtibution of jointsamples of males of *Ch. opilio* in space of canonical variables: 1 — Sample № 1 (west Kamchatka, East Sakhalin, Kuril Isl., Anadyr Gulf); 2 — Sample № 2 (Sea of Japan, Peter the Great Bay); 3 — Sample № 3 (Bristol Bay, Navarin Cape region); 4 — Sample № 4 (Chukchi Sea); 5 — Sample № 5 (Aniva Bay)

Обратимся теперь к результатам ранжирования признаков (табл. 7). Крабы Чукотского моря от прочих отличаются пропорциями карапакса (CL/CS, CH/CS) и клешни (CLAWS/CS, CLAWN/CS). Животные Японского моря имеют следующие наиболее важные отличия: пропорции клешни (CLAWS/CS, CLAWN/CS), относительная длина карапакса (CL/CS) и относительная длина меруса второй ноги (M2L/CS). Крабы наваринской и бристольской акваторий среди наиболее важных отличительных признаков имеют пропорции клешни (в разных парах выборок в разных комбинациях — (CLAWL/CS, CLAWS/CS, CLAWN/CS)). Наконец, крабы зал. Анива также отличаются от особей из других регионов в основном по пропорциям клешни. Следовательно, выборки самцов *Ch. opilio* на изученной акватории Тихого океана дифференцируются в основном по пропорциям клешни, относительной длине карапакса и в меньшей мере по относительной длине меруса второй ходильной ноги.

Отметим, что структура сходства, полученная для выборок самок *Ch. opilio*, не противоречит таковой структуре для самцов, представленной ранее. На рис. 10 даны пороговые графы, полученные описанными выше методами. Рис. 11 показывает изображение распределения центров выборок самок в пространстве канонических переменных. Можно заключить, что проявляется ядро выборок (Курильские острова, Анадырский залив), к которому примыкают крабы Японского моря, Бристольского залива и арктического побережья Чукотки. Как и прежде, весьма обособлены в морфометрическом плане особи *Ch. opilio* из зал. Анива (рис. 11, 12).

Наиболее важными признаками (табл. 8) при различении групп выборок самок *Ch. opilio* являются параметры клешни (в основном ее относительная ширина и высота), а также относительная высота панциря (CH/CS). Кроме того, особи Японского моря отличаются от самок из

Таблица 7

Относительные вклады признаков при различении групп выборок самцов *Ch. opilio*

Table 7

Сопоставляемые пары объектов	Value of differences in morphological characteristics of males of snow crabs										Признаки		
	CL/CS	CH/CS	M1L/CS	M1S/CS	M1H/CS	M2L/CS	M2S/CS	M2H/CS	CLAWL/CS	CLAWS/CS	CLAWH/CS	CLAWH/CS	CLAWH/CS
Группа № 1	0,344	0,029	0,001	0,003	0,003	0,003	0,149	0,016	0,002	0,030	0,022	0,401	0,401
Группа № 2													
Группа № 1	0,008	0,001	0,004	0,001	0,023	0,023	0,023	0,001	0,001	0,160	0,539	0,239	0,239
Группа № 3													
Группа № 1	0,266	0,212	0,002	0,001	0,008	0,008	0,004	0,144	0,023	0,004	0,044	0,294	0,294
Группа № 4													
Группа № 1	0,018	0,003	0,010	0,018	0,001	0,008	0,008	0,002	0,016	0,024	0,463	0,437	0,437
Группа № 5													
Группа № 2	0,183	0,025	0,006	0,002	0,006	0,204	0,008	0,008	0,001	0,030	0,513	0,021	0,021
Группа № 3													
Группа № 2	0,342	0,123	0,001	0,001	0,001	0,050	0,080	0,080	0,012	0,002	0,003	0,386	0,386
Группа № 4													
Группа № 2	0,095	0,005	0,015	0,029	0,001	0,140	0,002	0,002	0,024	0,077	0,584	0,027	0,027
Группа № 5													
Группа № 3	0,150	0,088	0,004	0,001	0,001	0,002	0,069	0,012	0,012	0,028	0,272	0,374	0,374
Группа № 4													
Группа № 3	0,013	0,013	0,008	0,046	0,019	0,001	0,003	0,052	0,540	0,056	0,250	0,250	0,250
Группа № 5													
Группа № 4	0,126	0,079	0,007	0,008	0,001	0,001	0,054	0,001	0,015	0,256	0,452	0,452	0,452
Группа № 5													

Примечание. Группа № 1 — западная Камчатка, восточный Сахалин, Курильские острова, Анадырский залив; группа № 2 — Японское море, зал. Петра Великого; группа № 3 — Бристольский залив, наваринский район; группа № 4 — Чукотское море; группа № 5 — зал. Анива.

других регионов по длине панциря (CL/CS), а крабы зал. Анива — по относительной длине меруса первой ходильной ноги (M1L/CS).

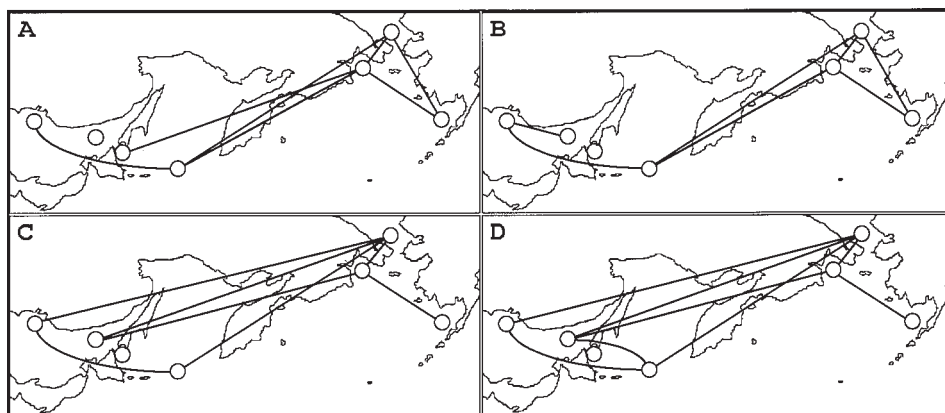


Рис. 10. Графы уровня, полученные по матрицам расстояний Махалано — биса между выборками самок *Ch. opilio* из разных регионов: **A, C** — абсолютные признаки; **B, D** — относительные признаки; **A, B** — полная исходная система промеров. **C, D** — разложение по главным векторам и удаление первой компоненты для снижения размерной изменчивости

Fig. 10. Levels' graphs obtained by matrices of distances of Mahalanobis between females of *Ch. opilio* in different regions. **A, C** — absolute attributes; **B, D** — relatives attributes. **A, B** — full analysis; **C, D** — using principal component analysis without first component

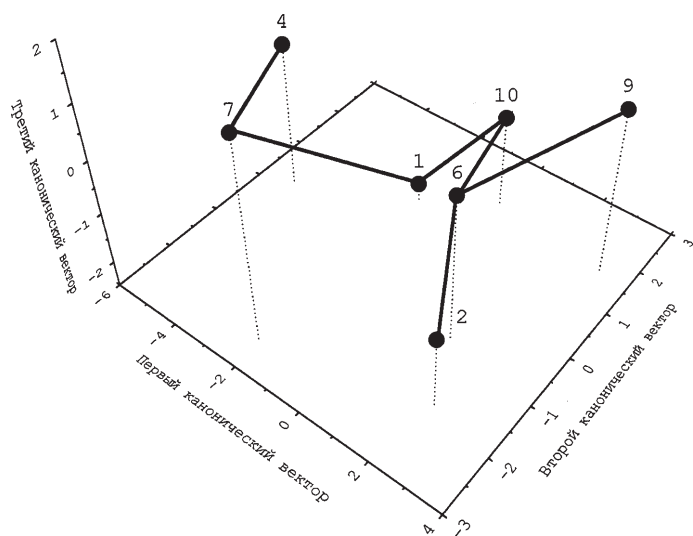


Рис. 11. Распределение центров выборок самок *Ch. opilio* в пространстве канонических переменных: 1 — зал. Петра Великого; 2 — Бристольский залив; 4 — Японское море; 6 — Анадырский залив; 7 — зал. Анива; 9 — Чукотское море; 10 — Курильские острова

Fig. 11. Distribution of samples centroids for *Ch. opilio* females in space of canonical variables: 1 —

Peter the Great Bay sample; 2 — Bristol Bay sample; 4 — Sea of Japan; 6 — Anadyr Gulf sample; 7 — Aniva Bay sample; 9 — Chukchi Sea sample; 10 — Kuril Islands sample

Такая же схема анализа была применена нами и для изучения выборок самцов *Ch. bairdi* из разных регионов. Полученные пороговые графы по относительным и абсолютным признакам, а также по сокращенной системе (с исключенной первой) главных компонент представлены на рис. 13. Отметим, что в силу того, что нами исследованы всего четыре выборки данного вида, структура сходства получилась достаточно тривиальной. Западная Камчатка (две выборки) объединяется с наваринским районом, к которому присоединяется выборка из Бристольского за-

лива. Детальное изучение взаимоотношений внутри вида *Ch. bairdi*, по-видимому, стоит отложить до получения более обширных исходных данных.

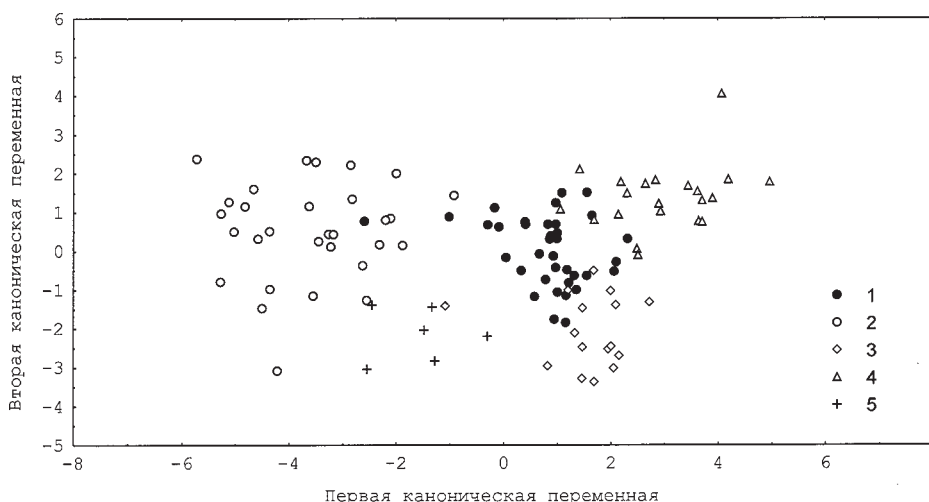


Рис. 12. Распределение объединенных выборок самок *Ch. opilio* в пространстве канонических переменных: 1 — выборка № 1 (Курильские острова, Анадырский залив); 2 — выборка № 2 (Японское море, зал. Петра Великого); 3 — выборка № 3 (Бристольский залив); 4 — выборка № 4 (Чукотское море); 5 — выборка № 5 (зал. Анива)

Fig. 12. Distribution of joint samples of females of *Ch. opilio* in space of canonical variables: 1 — Sample № 1 (Kuril Isl., Anadyr Gulf); 2 — Sample № 2 (Sea of Japan); 3 — Sample № 3 (Bristol Bay); 4 — Sample № 4 (Chukchi Sea); 5 — Sample № 5 (Aniva Bay)

Несомненно, самый широкий ареал в Северной Пацифике характерен для краба — стригуна опилио. Он довольно обычен для Чукотского моря. Широко распространен в Охотском, Беринговом морях и зал. Аляска. В Японском море краб — стригун *Ch. opilio* обитает преимущественно в северной части, но проникает до Корейского пролива (Ogata, 1973). *Ch. opilio* терпим к широкому диапазону условий среды, в том числе и к наиболее суровым. Он способен воспроизводиться в условиях, близких к арктическим (Слизкин, 1974, 1982). Этот вид образует массовые скопления и размножается в зоне распространения холодного промежуточного слоя (ХПС), где температура воды в различные сезоны изменяется от минус 1,8 до плюс 7,0 °C (Слизкин, 1982). Только в самых южных частях ареала, где летом вода прогревается на значительную глубину, краб — стригун опилио встречается при температуре до 10 °C. Представители *Ch. opilio* отмечены в широком диапазоне глубин, от 7 до 1000 м (Руководство..., 1979). Тем не менее это по преимуществу шельфовый вид, поскольку именно на шельфе дальневосточных морей он образует массовые скопления (Слизкин, 1982).

В восточной части Северной Пацифики *Ch. opilio* сопутствует другой вид, краб — стригун *Ch. bairdi*. Этот бореальный вид доминирует в более прогреваемых участках шельфа дальневосточных морей. Нами установлено, что *Ch. bairdi* распространен у азиатского побережья Северной Пацифики более широко (Слизкин, 1982), чем представлялось ранее (Бирштейн, Виноградов, 1953; Кобякова, 1958). В западной части своего ареала *Ch. bairdi* многочислен в Олюторском заливе, у восточной и юго-западной Камчатки и у северных Курильских островов, т.е. в тех районах, где ХПС

Таблица 8

Относительные вклады признаков при различении групп выборок самок *Ch. opilio*

Table 8

Value of differences in relative morphological characteristics for females of snow crabs

Сопоставляемые пары объектов	Признаки												
	CL/CS	CH/CS	M1L/CS	M1S/CS	M1H/CS	M2L/CS	M2S/CS	M2H/CS	CLAWL/CS	CLAWS/CS	CLAWH/CS		
Группа № 1	0,190	0,061	0,025	0,054	0,094	0,249	0,015	0,011	0,079	0,062	0,159		
Группа № 2													
Группа № 1	0,014	0,190	0,010	0,014	0,001	0,104	0,254	0,037	0,104	0,0170	0,101		
Группа № 3													
Группа № 1	0,044	0,156	0,006	0,001	0,013	0,002	0,032	0,002	0,010	0,019	0,715		
Группа № 4													
Группа № 1	0,001	0,253	0,136	0,004	0,043	0,114	0,001	0,020	0,061	0,323	0,045		
Группа № 5													
Группа № 2	0,153	0,005	0,031	0,011	0,061	0,309	0,041	0,001	0,156	0,003	0,230		
Группа № 3													
Группа № 2	0,132	0,131	0,017	0,018	0,012	0,095	0,001	0,008	0,047	0,048	0,491		
Группа № 4													
Группа № 2	0,074	0,143	0,259	0,052	0,001	0,001	0,004	0,052	0,211	0,201	0,002		
Группа № 5													
Группа № 3	0,010	0,415	0,001	0,008	0,015	0,032	0,036	0,031	0,017	0,163	0,273		
Группа № 4													
Группа № 3	0,007	0,094	0,114	0,017	0,057	0,275	0,060	0,063	0,009	0,152	0,151		
Группа № 5													
Группа № 4	0,013	0,299	0,055	0,002	0,010	0,072	0,005	0,007	0,018	0,229	0,291		
Группа № 5													

Примечание. Группа № 1 — Курильские острова, Анадырский залив; группа № 2 — Японское море, зал. Петра Великого; группа № 3 — Бристольский залив; группа № 4 — Чукотское море; группа № 5 — зал. Анива.

выражен не так ярко и весной быстро трансформируется (Арсеньев, 1967). В Беринговом море *Ch. bairdi* проникает на север только до мыса Нава — рин (62°00' с.ш.). В относительно холодном Охотском море этот вид в основном отсутствует, за исключением района южных и северных Ку — рильских островов и юго-западной Камчатки (Слизкин, 1974, 1982; Слиз — кин, Мясоедов, 1979). *Ch. bairdi* — вид типично шельфовый, хотя встре — чается до 500 м (Руководство..., 1979; Слизкин, 1982).

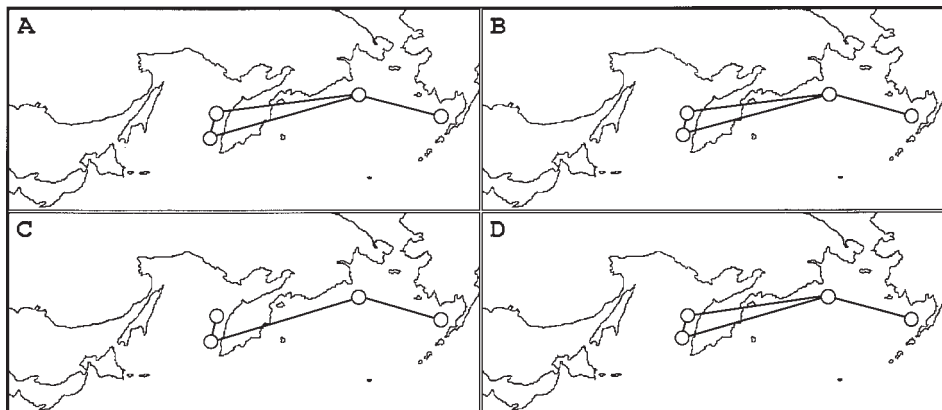


Рис. 13. Графы уровня, полученные по матрицам расстояний Махалано — биса между выборками самцов *Ch. bairdi* из разных регионов: **A, C** — абсолют — ные признаки; **B, D** — относительные признаки. **A, B** — полная исходная сис — тема промеров. **C, D** — разложение по главным векторам и удаление первой компоненты для снижения размерной изменчивости

Fig. 13. Levels' graphs obtained by matrices of distances of Mahalanobis be — tween males of *Ch. bairdi* in different regions: **A, C** — absolute attributes; **B, D** — relatives attributes. **A, B** — full analysis; **C, D** — using principal component analysis without first component

Chionoecetes angulatus распространен как в Охотском, так и в Бе — ринговом море. Вид этот типично батимальный (Слизкин, 1982). Другой, исключительно глубоководный, вид — *Ch. tanneri* — в северной части Тихого океана распространен от Британской Колумбии на востоке до Курильских островов на западе (Pereira, 1966; Слизкин, 1982). В Беринго — вом море наибольшая его численность отмечена в районе хребта Шир — шова. В Охотское море он не проникает. *Ch. japonicus*, по-видимому, распространен только в батииали Японского моря.

Таким образом, у побережья восточной Камчатки и в Беринговом море обитают два вида шельфовых (*Ch. opilio*, *Ch. bairdi*) и два вида батимальных (*Ch. angulatus*, *Ch. tanneri*) крабов — стригунов. В Охотском море распространены один глубоководный (*Ch. angulatus*) и два шель — фовых (*Ch. opilio*, *Ch. bairdi*) вида. Однако на большей части шельфа обитает единственный *Ch. opilio*. В Японском море, возможно в силу его особого геоморфологического и гидрологического положения, сформир — ровались два вида крабов — стригунов, из которых шельфовый описан как *Ch. opilio elongatus*, а батимальный как *Ch. japonicus*.

Размеры особей, составляющих ту или иную таксономическую (и не только таксономическую) группу, нередко являются важной ее характе — ристикой. Поэтому представляет особый интерес рассмотреть размер — ный состав крабов — стригунов разных видов из различных акваторий даль — невоосточных морей. Начнем с батимальных видов. Берингоморский *Ch. angulatus* — типичная форма вида, описанная Рэтбен (Rathbun, 1924), имеет малые размеры по сравнению с другими видами глубоководных кра —

бов — стригунов дальневосточных морей (рис. 14). В Охотском море этот вид имеет сравнительно большие размеры, достигая 165—170 мм. *Ch. tanneri* из Берингова моря в среднем крупнее *Ch. angulatus* при таких же предельных размерах — 160—170 мм. Аналогичные предельные размеры имеет батимальный стригун *Ch. japonicus* Японского моря (рис. 14).

Обычный для Берингова моря бореальный вид *Ch. bairdi* в Охотском море имеет предельные размеры около 170 мм (рис. 14) и обитает преимущественно при положительных температурах воды у дна (рис. 15).

Широкий диапазон максимальных размеров характерен для *Ch. opilio*. Этот вид в Чукотском море характеризуется мелкими размерами (в основном до 100 мм по ширине карапакса) (см. рис. 14). Особи данного вида в Беринговом море, у восточной Камчатки (Кроноцкий залив) и в восточного Сахалина, имеют практически одинаковые предельные размеры — не более 140 мм по ширине карапакса (рис. 14). В Охотском море (североохотоморский шельф, западная Камчатка) предельные размеры *Ch. opilio* немного превышают 140 мм (рис. 14). Эта особенность охотоморского краба — стригуна *Ch. opilio* отмечалась ранее (Иванов, Соколов, 1997). В Японском море *Ch. opilio* обитает на относительно больших глубинах по сравнению с другими дальневосточными морями (Слизкин, 1982). Здесь он также приурочен к холодному слою вод, гомологичному ХПС северных морей (Радзиховская, 1961; Яричин, 1980), однако имеет большие размеры, — по-видимому, предельные для видов рода *Chionoecetes* — 170 мм, и группа крабов более 140 мм имеет существенное промысловое значение (рис. 14).

Анализ представленных выше графов позволил выявить ряд общих черт у самцов *Ch. opilio* из регионов западной Камчатки, восточного Сахалина и Анадырского залива. Надо отметить, что *Ch. opilio* из района Курильских островов морфологически довольно индивидуален. У южных Курильских островов доминирует *Ch. bairdi* (шельф о. Итуруп). В этой связи представляется логичным, что *Ch. opilio* Японского моря, образуя относительно обособленную группу, в морфометрическом отношении ближе всего к крабам Курильских островов.

Шельфовый краб — стригун опилио описан в Японском море как подвид — *Ch. opilio elongatus*. Не исключено, что это является следствием особых географических условий данного бассейна, в том числе более высокой, чем в Охотском и Беринговом морях, температуры воды, отсутствия теплого промежуточного слоя и сравнительно мелководных проливов, отделяющих его от Тихого океана.

Заключение

На основе морфометрического анализа внутри рода *Chionoecetes* нами выделены две четко различающиеся группы крабов. Одну из них составляют шельфовые виды *Ch. opilio*, *Ch. bairdi* и промежуточная так называемая гибридная форма. В другую вошли исключительно глубоководные крабы *Ch. tanneri* и *Ch. angulatus*. Сейчас затруднительно точно определить причины такого деления, но представляются вероятными по крайней мере два сценария. Либо виды, составляющие одну группу, имеют различное происхождение, и наблюдаемое сходство обусловлено конвергенцией под влиянием сходных условий среды. Либо описанная выше структура сходства отражает родство видов. Возможны и промежуточные варианты. Для решения данного вопроса необходимы дополнительные исследования. В первую очередь нужно расширить список изученных видов и акваторий. Следует увеличить список морфологи —

Размерный состав самцов крабов рода *Chionoecetes* из районов обитания массовых пулуляций шельфа и материкового склона Дальнего — сточных морей России: N — величина выборки; вертикальная черта — стрелка — отметка предельных размеров типичного *Ch. opilio* 140 мм

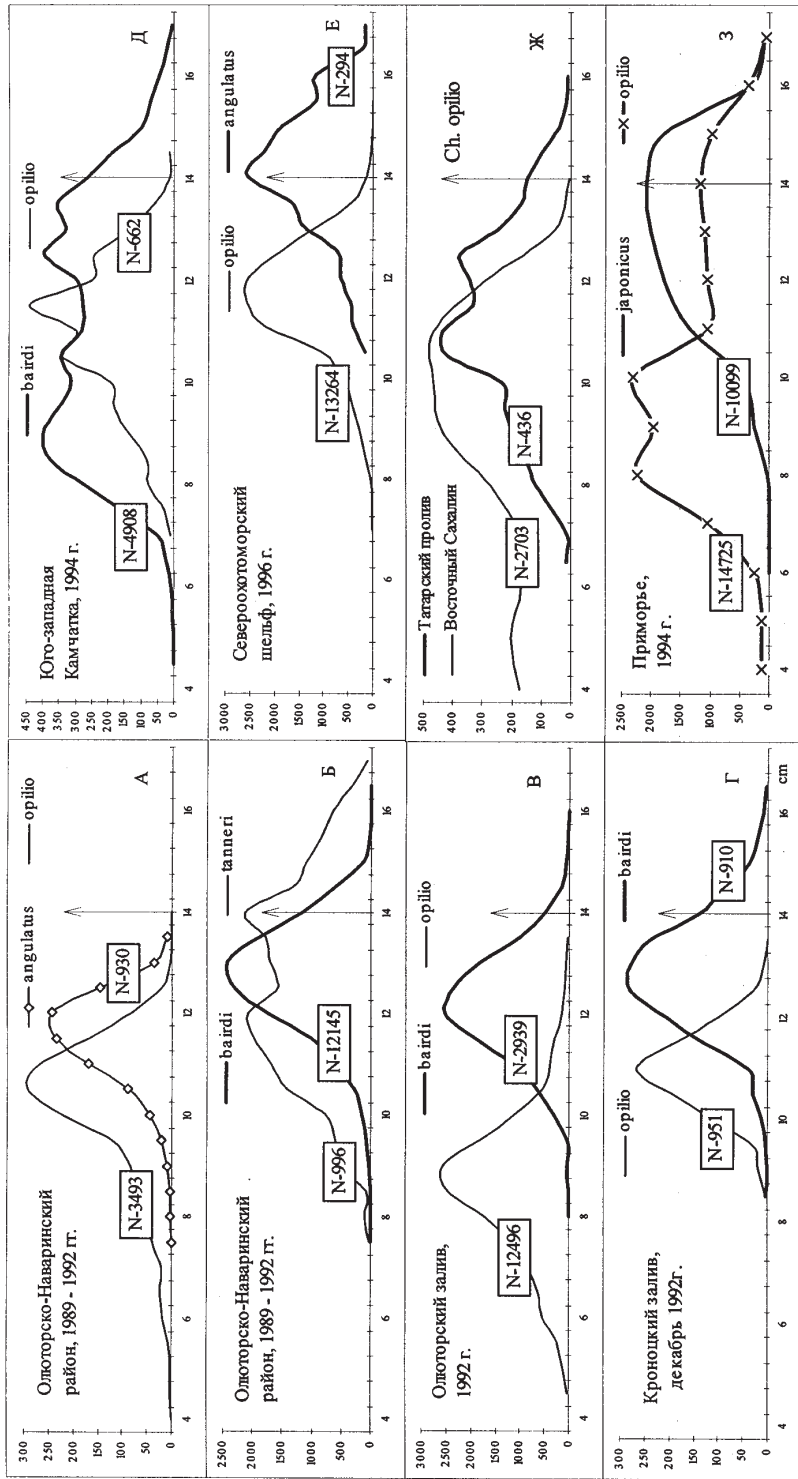


Fig. 14. Size distributions of males of genus *Chionoectes* from different regions of shelf and slope of Far-East Seas of Russia: N — value of samples; arrow — maximum size for typical *Ch. opilio*.

ческих характеристик, используемых для описания крабов. Наконец, чрезвычайно важно сравнительное генетическое изучение видов данного рода.

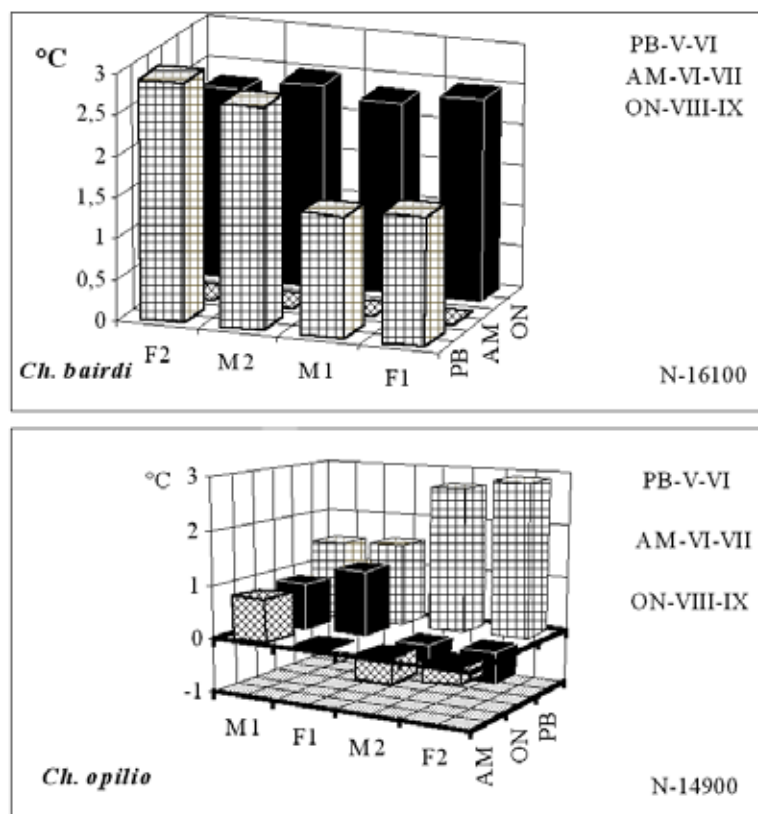


Рис. 15. Оптимумы температуры (°C) крабов-стригунов *Ch. bairdi* и *Ch. opilio* по данным учетных траловых съемок, выполненных в прибылово-бристольском (PB), анадырско-матвеевском (AM) и олюторско-наваринском (ON) районах Берингова моря с мая (V) по сентябрь (IX) 1969–1972 гг.: M1 – самцы более 100 мм; M2 – менее 100 мм; F1 – половозрелые, F2 – неполовозрелые самки

Fig. 15. Preferable bottom temperatures for *Ch. bairdi* and *Ch. opilio* in different regions: PB – Pribiloff-Bristol Bay region, AM – Anadyr-Matthew Isl. Region; ON – Olyutorsky-Navarin region samples in May (V) – September (IX) period, 1969–1972: F1 – adult females, F2 – premature females; M1 – males with carapace size < 100 mm; M2 – males with carapace size > 100 mm

Из-за отсутствия кондиционных исходных данных нами не проводился морфометрический анализ глубоководного краба-стригуна *Ch. japonicus*, однако можно предположить, что по пропорциям тела он окажется ближе ко второй группе крабов. Тем не менее данное предположение должно быть проверено в ходе специальных исследований.

Своеобразие представителей рода *Chionoecetes* батиали Охотского (*Ch. angulatus*), Японского (*Ch. japonicus*) и Берингова (*Ch. tanneri*) морей заключается в одинаковых предельных размерах тела. Вполне вероятно, что здесь ведущую роль играет сходство условий обитания этих объектов.

Для краба-стригуна *Ch. opilio*, имеющего наиболее обширное распространение в Тихом океане, нами выделены региональные группы. Окончательное установление ранга выделенных различий пока не пред-

ставляется возможным. Для решения этого вопроса необходимо привлечь дополнительный материал и другие методы (в том числе генетических маркеров). В большинстве случаев они, вероятнее всего, будут соответствовать уровню межпопуляционных различий. Однако уже сейчас можно утверждать, что выделение подвида *Ch. opilio elongatus*, помимо, не лишено оснований. Специфические черты *Ch. opilio* из зал. Анива (южный Сахалин), несмотря на географическую близость к Охотскому морю и восточному Сахалину, возможно, свидетельствуют об отностительной изоляции этой группы. Сходные результаты были получены нами для гребешков рода *Chlamys* (Мясников и др., 1992).

Литература

- Айвазян С.А., Бухштабер В.Н., Енюков Е.С., Мешалкин Л.Д.** Прикладная статистика: Классификация и снижение размерности. — М.: Финансы и статистика, 1989. — 607 с.
- Айвазян С.А., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д.** Прикладная статистика: Основы моделирования и первичная обработка данных. — М.: Финансы и статистика, 1983. — 471 с.
- Арсеньев В.С.** Течения и водные массы Берингова моря. — М.: Наука, 1967. — 132 с.
- Бирштейн А.А., Виноградов Л.Г.** Новые данные о фауне десятиногих ракообразных (*Decapoda*) Берингова моря // Зоол. журн. — 1953. — Т. 32, вып. 2. — С. 217—226.
- Боровиков В.П., Боровиков И.П.** STATISTICA — статистический анализ и обработка данных в среде WINDOWS. — М.: Информационно-издательский дом "Филин", 1997. — 608 с.
- Бражников В.К.** Материалы по фауне русских восточных морей, собранные шхуной "Сторож" в 1899—1902 гг.: Зап. АН. — 1907. — Сер. 8, т. 20. — 185 с.
- Виноградов Л.Г.** Десятиногие ракообразные Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1947. — Т. 25. — С. 67—125.
- Виноградов Л.Г.** Определитель креветок, раков и крабов Дальнего Востока // Изв. ТИНРО. — 1950. — Т. 33. — С. 180—356.
- Елисеева И.И., Рукавишников В.О.** Логика прикладного статистического анализа. — М.: Финансы и статистика, 1982. — 192 с.
- Иванов Б.Г., Соколов В.И.** Краб-стригун *Chionoecetes opilio* (*Crustacea, Decapoda Brachyura Majidae*) в Охотском и Беринговом морях // Arthropoda Selecta. — 1997. — Vol. 6 (3/4). — P. 63—86.
- Кобякова З.И.** Десятиногие раки (*Decapoda*) Охотского и Берингова морей // Уч. зап. ЛГУ. — 1937. — № 15. — С. 93—154.
- Кобякова З.И.** Десятиногие раки (*Decapoda*) района южных Курильских островов // Исслед. дальневост. морей. — М.: Изд-во АН СССР. — 1958. — Вып. 5. — С. 249—260.
- Кобякова З.И.** Особенности распределения десятиногих раков (*Decapoda, Crustacea*) на шельфе Курильских островов. // Биология шельфа Курильских островов. — М.: Наука, 1979. — С. 95—111.
- Миркин Б.Г.** Анализ качественных признаков и структур. — М.: Статистика, 1980. — 319 с.
- Мясников В.Г., Згуровский К.А., Темных О.С.** Морфологическая дифференциация промысловых гребешков рода *Chlamys* (P.) в северо-западной Пацифике // Зоол. журнал. — 1992. — Т. 71, № 9. — С. 22—32.
- Радзиховская М.А.** Водные массы Японского моря // Основные черты географии и гидрологии Японского моря. — М.: Изд-во АН СССР, 1961. — С. 108—122.
- Рао С.Р.** Линейные статистические методы и их применения. — М.: Наука, 1968. — 548 с.
- Робертс Ф.С.** Дискретные математические модели с приложениями к социальным, биологическим и экологическим задачам. — М.: Наука, 1986. — 496 с.
- Руководство по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей.** — Владивосток: ТИНРО, 1979. — 59 с.

Слизкин А.Г. Особенности распределения крабов (*Lithodidae et Majidae*, *Crustacea*, *Decapoda*) в Беринговом море // Тр. ВНИРО. — 1974. — Т. 99. — С. 29–37.

Слизкин А.Г. Распределение крабов — стригунов рода *Chionoecetes* и условия их обитания в северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1982. — Т. 106. — С. 26–33.

Слизкин А.Г., Мясоедов В.И. Некоторые вопросы биологии западнокамчатской популяции краба — стригуна *Chionoecetes opilio* (Fabricius) // Исслед. по биол. рыб и промысл. океаногр. — Владивосток: ТИНРО, 1979. — Вып. 10. — С. 44–51.

Справочник по прикладной статистике. В 2 т. Т. 2 / Под ред. Э.Ллойда, У.Ледермана. — М.: Финансы и статистика, 1990. — 526 с.

Фукатаки Х. О крабах — стригунах. — Изд. Нихон Кайку Суйсансики Кэн — кудзё Рэнраку Ньюсу, 1968 (пер. с яп.).

Фукунага К. Введение в статистическую теорию распознавания образов. — М.: Наука, 1979. — 368 с.

Яричин В.Г. Состояние изученности циркуляции вод Японского моря // Тр. ДВНИГМИ. — 1980. — Вып. 80. — С. 46–61.

Derjugin K.M. and Kobjakowa S. Zur Decapodenfauna des Japanischen Meers // Zoologischer Anzeiger. — 1935. — Bd 112, H. 5/6, 1. — S. 141–147.

Fukataki H. Occurrence and distribution of planktonic larvae of edible crabs belonging to the genus *Chionoecetes* (*Majidae*, *Brachyura*) in the Japan Sea // Bull. Japan Sea Reg. Fish. Res. Lab. — 1969. — Vol. 21. — P. 35–54.

Kamita T. Studies on the Decapod Crustaceans of Chosen. — 1941. — Pt 1. Crabs Keijo (Seul).

Karinen J.F. A Note on the Identifying Characteristics of the Eastern Bering Sea, *Chionoecetes bairdi* Rathbun, *Ch. opilio* (O. Fabricius) and a proposed "Hybrid" of These Species // NOAA/NMFS. — 1972. — P. 9.

Ogata T. Studies on the population biology of the edible crab, *Chionoecetes opilio* O. Fabricius in the Japan Sea Region // Kaii kagaku, Mar. Eci. Men. — 1973. — Vol. 5, № 3. — P. 27–33.

Pereira W.T. The bathymetric and seasonal distribution and reproduction of adult tanner crabs *Chionoecetes tanneri* Rathbun (*Brachyura*, *Majidae*), of the northern Oregon coast // Rep. Deep-sea Res. — 1966. — Vol. 13, № 6. — P. 1185–1205.

Rathbun M.J. Decapod crustaceans of the northwest coast of North America // Harriman Alaska Expedition. — 1904. — Vol. 10. — P. 1–210.

Rathbun M.J. New species and subspecies of spider crabs // Proc. U.S. Nat. Mus. — 1924. — Vol. 64. — P. 1–5.

Rathbun M.J. The spider crabs of America // Smithsonian Institution, United States National Museum, Bull. — 1925. — Vol. 129.

Rathbun M.J. Preliminary descriptions of new species of Japanese crabs // Proc. Biol. Soc. Washington. — 1932. — Vol. 45. — P. 29–38.

Sakai T. Studies on the crabs on Japan. — 1939. — Pt 3–4.

Stimpson W. Prodromus descriptionis animalium evertobrorum in expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem missa, C Ringgold et Jahanne Rodgers ducibus, observatorum et descriptorum // Proc. Acad. Nat. Scien. Philadelphia. — 1857. — № 11–12. — P. 1857–1860.

Wilkinson L. SYGRAPH: The system for Graphics. — Evanston, IL: SYSTAT, Inc., 1990a.

Wilkinson L. SYSTAT: The system for Statistics. — Evanston, IL: SYSTAT, Inc., 1990b.

Поступила в редакцию 20.04.2000 г.