2018 r. Tom 172

Промысловые виды и их биология

УДК 574.62:595.384.2

Пространственное распределение функциональных групп баренцевоморской популяции краба-стригуна опилио в районе его промысла в 2013–2017 гг.

Д.О. Сологуб, Д.О. Алексеев, С.В. Горянина

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва

E-mail: sologub@vniro.ru

Исследования распределения краба-стригуна опилио в Баренцевом море выполнены на основании данных, собранных в 2013, 2014, 2016 и 2017 гг. в исключительной экономической зоне (ИЭЗ) России и открытой части Баренцева моря (ОЧБМ) с помощью промысловых крабовых ловушек. Анализ распределения краба-стригуна опилио выполнен с учетом особенностей аллометрического роста и наличия терминальной линьки. Выявлены участки локализации следующих функциональных групп баренцевоморской популяции краба-стригуна опилио: узкопалых и широкопалых самцов, а также половозрелых и неполовозрелых самок. Исходя из особенностей распределения указанных функциональных групп, показано наличие в пределах ИЭЗ России в Баренцевом море всех основных структурных элементов популяции: нагульной зоны (с дифференциацией в её пределах питомной области, области нагула узкопалых самцов и области нагула широкопалых самцов), репродуктивной зоны, зоны нестерильного выселения и зоны стерильного выселения. Большая часть акватории ОЧБМ является периферийной зоной популяции краба-стригуна опилио, и только небольшой участок охватывает зону нагула терминальных самцов. Результаты выполненных исследований показывают, что основные элементы пространственно-функциональной структуры ареала сформировавшейся в Баренцевом море популяции краба-стригуна опилио располагаются в пределах континентального шельфа России в Баренцевом море. За его пределы выходит только западная периферия ареала, которая, по-видимому, относится к нестерильной и стерильной зонам выселения.

Ключевые слова: краб-стригун опилио, Баренцево море, пространственно-функциональная структура популяции, терминальная линька, промысел.

Введение

Краб-стригун опилио Chionoecetes opilio (Fabricius, 1788) — новый вид для экосистемы Баренцева моря, впервые обнаруженный в районе Гусиной банки в 1996 г. [Кузьмин и др., 1998]. Исходными районами обитания этого вида являются дальневосточные моря Российской Федерации, северо-восточная часть Тихого океана и Северо-Западная Атлантика [Слизкин, 2006]. В отличие от кам-

чатского краба Paralithodes camtschaticus (Tilesius, 1815), намеренно интродуцированного в Баренцево море с целью формирования нового промыслового запаса [Orlov, Ivanov, 1978], вселение краба-стригуна опилио в Баренцево море произошло, по-видимому, естественным путём или вследствие непреднамеренного вселения. Оказавшись в благоприятных условиях, краб-стригун опилио успешно акклиматизировался в Баренцевом море, о чём свидетельствует наблюдаемое ежегодное увеличение численности этого вида и расширение его ареала [Баканев, 2015; Dvoretsky, Dvoretsky, 2015].

В 2012 г. краб-стригун опилио был обнаружен в Карском море [Zimina, 2014]. Результаты последующих исследований свидетельствуют о формировании в Карском море собственного центра воспроизводства крабастригуна опилио [Залота, 2017].

Существенное увеличение численности краба-стригуна опилио позволило в 2013 г. начать промысел этого вида в открытой части Баренцева моря [Баканев и др., 2016]. С 2016 г. промысел краба-стригуна опилио осуществляется в исключительной экономической зоне Российской Федерации в Баренцевом море. Поскольку ресурсы краба-стригуна опилио в Баренцевом море локализованы как в ОЧБМ, так и в ИЭЗ Российской Федерации, несомненный интерес представляют исследования распределения функциональных групп популяции этого вида, направленные на выявление центров воспроизводства и районов распространения промысловых особей.

Структура ряда популяций краба-стригуна опилио в пределах его нативного ареала подробно исследована и представляется достаточно сложно организованной. Результаты многочисленных полевых исследований свидетельствуют о пространственной разобщенности скоплений с преобладанием неполовозрелых и половозрелых особей [Первеева, 2005; Карасев, 2014; Sainte-Marie et al., 1996; Dawe and Colbourne, 2002; Ernst et al., 2005]. Предполагается, что наблюдаемые различия в пространственном распределении размерно-возрастных групп самцов и самок обусловлены, с одной стороны, наличием планктонной личиночной стадии, обеспечивающей разобщенность мест массового выклева личинок и их оседания, с другой — онтогенетическими миграциями крабов с мелководных участков на более глубоководные. Для некоторых районов Северо-Западной Атлантики [Hooper, 1986; Mullowney et al., 2017], а также для восточной части Берингова моря [Nicol, Somerton, 2015] представлены убедительные свидетельства наличия сезонных миграций самцов краба-стригуна опилио, что ещё более усложняет пространственную структуру популяции этого вида.

В структуре дальневосточных популяций краба-стригуна опилио, как правило, выделяют следующие структурные элементы: репродуктивная зона (репродуктивное ядро), зона роста и нагула немигрирующей молоди или «питомная зона», периферийная зона и зона нагула терминальных самцов [Первеева, 2005; Карасев, 2014].

В 1980-х гг. было высказано предположение о том, что самцы краба-стригуна опилио в Северо-Западной Атлантике достигают функциональной зрелости после последней, «терминальной» линьки, сопровождающейся резким увеличением размеров клешни, которая используется для удержания самки во время копуляции [Conan, Comeau, 1986]. Впоследствии концепция «терминальной линьки» получила подтверждение в результате многочисленных полевых и лабораторных исследований [Conan et al., 1990; Elner and Beninger, 1995] и в настоящее время широко применяется как для изучения структуры популяций краба-стригуна опилио [Первеева, 2005; Карасев, 2014; Parada et al.. 2010], так и для прогнозирования величины его запаса в пределах нативного ареала [Слизкин, Кобликов, 2013, 2014].

В современном виде концепция «терминальной линьки» предполагает наличие трех функциональных групп самцов: неполовозрелых; половозрелых, но не претерпевших терминальную линьку; и половозрелых, прошедших терминальную линьку [Conan et al., 1990; Elner and Beninger, 1995; Sainte-Marie et al., 1996; Sainte-Marie et al., 2008]. Поскольку разделение неполовозрелых самцов от половозрелых возможно только гистологическими методами [Федосеев, Слизкин, 1988], как правило, выделяют только две группы самцов: прошедших и не прошедших терминальную линьку. Согласно терминологии, предложенной Ивановым и Соколовым [1997], эти группы, известны под названиями узкопалых (УПС) и широкопалых (ШПС) самцов. В отличие от ШПС, являющихся половозрелыми особями, группа УПС является смешанной, представленной неполовозрелыми и половозрелыми особями. Вопрос о возможности участия половозрелых УПС в размножении остаётся открытым [Elner and Beninger, 1995].

Характерное для крабов-стригунов резкое увеличение размеров клешней после терминальной линьки позволяет разделять УПС и ШПС с помощью целого ряда математических методов, основанных на данных по соотношению ширины карапакса (ШК) и высоты клешни (ВК) [Карасев, 2014; Буяновский, Горянина, 2018; Conan et al., 1990]. У самок терминальная линька является чёткой границей между половозрелыми и неполовозрелыми особями. В связи с этим, половозрелых и неполовозрелых самок различают, как правило, не по морфометрическим признакам, а по наличию или отсутствию икры на плеоподах [Alunno-Bruscia and Sainte-Marie, 1998; Ernst et al., 2005].

Имеющиеся в настоящее время сведения о пространственной структуре баренцевоморской популяции краба-стригуна опилио базируются на данных по распределению размерных групп самцов и самок, находящихся на различных стадиях линьки и развития наружной икры, при этом особенности аллометрического роста не учитываются [Баканев, Павлов, 2016].

В связи с изложенным, целью настоящей работы является описание пространственнофункциональной структуры баренцевоморской популяции краба-стригуна опилио на основе накопленных данных о распределении функциональных групп популяции краба-стригуна опилио в Баренцевом море с учётом особенностей аллометрического роста.

Материал и методика

Районы и сроки сбора материала. В работе использованы данные, собранные на судах «Александр Машаков», «Морской Бриз», «Николай Солодчук» и «Полярный исследователь», осуществлявших промышленный лов и научные исследования краба-стригуна опилио в 2013, 2014, 2016 и 2017 гг. Районы, охваченные исследованиями, показаны на рис. 1. Все работы выполнялись с использованием крабо-

Таблица 1. Объём материала по крабу стригуну опилио, собранного в Баренцевом море в ходе мониторинга промысла и научно-исследовательских работ в 2013, 2014, 2016 и 2017 гг. на судах «Александр Машаков», «Морской Бриз», «Николай Солодчук» и «Полярный Исследователь»

Год		2	013	2014	4	2016	2017
Судно		«Морской Бриз»	«Александр Машаков»	«Полярный исследователь»	«Николай Солодчук»	«Пол исследо	ярный ватель»
Период работ		июнь-июль	август	июнь-июль	август- сентябрь	апрель- июнь	март-май
Гип ловушек		ПЛ, ТЛ, КЛ	ΤЛ	ПЛ		КЛ	
Район промысла		ИЭЗ	ИЭЗ, ОЧБМ	ОЧБМ	ОЧБМ	ИЭЗ	ИЭЗ
Количество станций		293	414	17	31	119	81
Площадь района работ, км ²		57 400	46700	5100	4900	14200	15200
Диапазон глубин, м		146-345	104-331	164-306	183–328	196-319	182-289
Кол-во биоанали- зов, экз.	самцы	8213	9136	1661	5093	20352	21097
	самки	83	76	9	8	164	68
	всего	8296	9212	1670	5101	20516	21165
Количество измерений ВК, экз.		2755	617	0	0	12124	0

 Π римечания. $\Pi \Lambda$ — прямоугольные ловушки, $T\Lambda$ — трапециевидные ловушки, $K\Lambda$ — конические ловушки.



Рис. 1. Район исследований (точки учётных станций и постановок промысловых порядков) краба-стригуна опилио в Баренцевом море в 2013, 2014, 2016 и 2017 гг. на судах «Александр Машаков», «Морской Бриз», «Николай Солодчук» и «Полярный исследователь»

вых ловушек. Данные о типе использованных ловушек, основные характеристики и объём собранного материала приведены в табл. 1.

Методика выполнения биологического анализа. Биологический анализ краба-стригуна опилио выполнялся по стандартным методикам, принятым в рыбохозяйственных исследованиях [Родин и др., 1979; Низяев и др., 2006]. Выделяли 6 межлиночных стадий по состоянию панциря и характеру обрастаний, а также 7 стадий репродуктивного состояния самок по цвету наружной икры и состоянию гонад. Во время выполнения биологического анализа в 2013 и 2016 гг. измеряли высоту клешни (ВК) у самцов краба-стригуна опилио с точностью до 0,5 мм. Количество особей, для которых выполнен биологический анализ и измерение ВК, представлено в табл. 1.

Методика разделения узкопалых и широкопалых самцов. Разделение массивов данных по измерениям ШК и ВК, собранных в 2013 и 2016 гг. (табл. 1) осуществляли с помощью методики, подробно описанной Буяновским и Горяниной [2018]. Для этого рассчитывали индекс (*I*) зависимости логарифмов ШК и ВК по формуле:

$$I = (\ln CH - C) / \ln CW, \qquad (1),$$

где CH — высота клешни (cheilae height), CW — ширина карапакса (cheilae width), C — значение свободного члена уравнения регрессии.

Значение свободного члена уравнения регрессии С было рассчитано отдельно для 2013 и 2016 гг. и составило соответственно 2,76 и 2,89.

Полученные по формуле (1) значения *I* обработали с помощью программного обеспечения FAO-ICLARM Stock Assessment Tool (FISAT II) [Gayanilo et al., 2005] методом Бхаттачарайя, широко применяемого для расщепления размерных рядов ракообразных на когорты [Буяновский, Войдаков, 2011]. С помощью FISAT II были рассчитаны средние значения *I* и стандартные отклонения для распределений УПС (с меньшим средним значением) и ШПС (с большим средним значением) для каждого года.

На основании полученных средних значений и стандартных отклонений в программе «MS-Excel» были сгенерированы частоты нормального распределения УПС и ШПС для каждого значения I с шагом 0,01. Соотношение частот в зоне перекрытия сгенерированных нормальных распределений использовали для разделения исходного массива значений *I* на УПС и ШПС [Буяновский, Горянина, 2018]. Полученные данные обработали с помощью дискриминантного анализа в программе «STATISTICA» для исправления ошибочных определений УПС и ШПС. Доля исправленных определений составила 0,5% для данных 2013 г. и 0,2% для данных 2016 г. После этого для каждой станции рассчитали уловы УПС и ШПС. Результаты разделения УПС и ШПС краба-стригуна опилио в Баренцевом море в 2013 и 2016 гг. представлены на рис. 2.

Методика анализа распределения размерного состава и построения карт распределения краба-стригуна опилио. Измерения ВК крабов выполняли только в 2013 и 2016 г., а количество таких измерений составляло около 24% от общего количества проанализированных самцов (табл. 1). В связи с этим,

для оценки распределения функциональных групп краба-стригуна опилио в пределах всего района, исследованного в 2013, 2014, 2016 и 2017 гг., был выполнен анализ распределения размерного состава с помощью аналитического модуля «Изменчивость размерного состава» (ИРС 3.0), реализованного в программе ГИС «КартМастер» [Бизиков и др., 2013], который позволяет выделять из исходного массива группы станций со сходным размерным составом на основании парного критерия согласия Смирнова λ [Большев, Смирнов, 1965], рассчитанного для каждой пары станций. Различия в размерном составе считались недостоверными, если парный критерий согласия λ ≤ 1.36.

Построение карт распределения крабастригуна опилио выполняли с помощью программы ГИС «КартМастер» [Бизиков и др., 2006; Бизиков и др., 2013]. При этом уловы краба-стригуна опилио, полученные с помощью различных типов ловушек, были стандартизированы, исходя из соотношения площади эффективного облова каждого из типов ловушек, и приведены к улову одной конусной ловушки. Площадь облова конусных ловушек принимали равной 3300 м² [Михайлов и др. 2003; Моисеев, 2003]. Площадь облова прямоугольных и трапециевидных ловушек принимали равной 16 100 м² [Моисеев, 2003]. Кроме того, выполняли пересчёт уловов на сутки застоя, при этом принималось, что наполнение ловушки происходит в первые двое суток застоя. В случае, если застой ловушки составлял



Рис. 2. Зависимость между ШК (мм) и ВК (мм) узкопалых (УПС) и широкопалых (ШПС) самцов крабастригуна опилио в Баренцевом море в 2013 г. (А) и 2016 г. (Б)

более двух суток, величину улова на ловушку за сутки застоя определяли как половину улова на ловушку.

Результаты

Размерный состав уловов краба-стригуна опилио. В ходе исследований, выполненных в 2013, 2014, 2016 и 2017 гг., в ловушечных уловах встречались особи краба-стригуна опилио с ШК от 38 до 158 мм. Средняя ШК самцов за весь период исследований составила 109,1±13,7 мм. Средняя ШК промысловых самцов составила 115,1±9,5 мм, непромысловых — 90,5±5,5 мм. Среди самцов отчётливо выделялись две размерные группы с модальными классами 90–94 мм и 110–114 мм по ШК (рис. 3). Межгодовая динамика средней ШК самцов не показала существенных изменений в 2013, 2014, 2016 и 2017 гг. (табл. 2).

Размеры самок краба-стригуна опилио находились в пределах от 56 до 105 мм по ШК. Средняя ШК самок составила 79,4±8,4 мм. В отличие от самцов, в размерном составе самок преобладала одна группа с модальным классом 75—79 мм по ШК.

По результатам разделения самцов крабастригуна опилио по соотношению ВК и ШК определено количество УПС и ШПС. Доля УПС в 2013 и 2016 гг. составила соответственно 2,3% и 3,4% (табл. 1). В результате

Таблица 2. Характеристики размерного состава краба-стригуна опилио в 2013, 2014, 2016 и 2017 гг. В качестве погрешности приведено стандартное отклонение (±SD)

Год	2013	2014	2016	2017
	Самцы			
мин. — макс. ШК, мм	41–154	38-158	43-156	56-157
средняя ШК, мм	110,6±12,9	$110,2{\pm}12,5$	111,1±13,2	105,5±14,4
средняя ШК промысловых самцов, мм	$114,8\pm9,7$	114,3±9,2	115,8±9,4	$114,9{\pm}9,4$
средняя ШК непромысловых самцов, мм	90,9±6,5	90,6±5,8	90,6±5,9	90,3±4,8
кол-во УПС,%	2,3	_	3,4	_
средняя ШК УПС, мм	105,9±13,2	_	97,4±11,5	_
средняя ШК ШПС, мм	113,6±14,5	_	111,6±14,3	_
	Самки			
мин. — макс. ШК, мм	56-97	68-90	61–100	61–105
средняя ШК, мм	75,5±9,2	79,0±5,9	82,7±6,9	80,6±6,6



Рис. 3. Размерный состав самцов и самок краба-стригуна опилио в 2013, 2014, 2016 и 2017 гг. По оси абсцисс представлены диапазоны ширина карапакса, по оси ординат — частоты размерных классов, рассчитанные раздельно для самцов и самок



Рис. 4. Размерный состав узкопалых (УПС) и широкопалых (ШПС) самцов краба-стригуна опилио в Баренцевом море в 2013 г. (А) и 2016 г. (Б). По оси абсцисс представлены диапазоны ширины карапакса, по оси ординат — частоты размерных классов, рассчитанные раздельно для УПС и ШПС

были построены графики размерного состава УПС и ШПС (рис. 4).

В 2013 г. размеры УПС находились в пределах от 77 до 143 мм по ШК, размеры ШПС — от 62 до 154 мм. В 2016 г. УПС имели размеры от 43 до 149 мм, а ШПС от 64 до 156 мм. Размерный состав ШПС в 2013 г. и 2016 г. оказался сходным и показал наличие двух модальных групп самцов, прошедших терминальную линьку: 85— 95 мм и 110—114 мм. Размерный состав УПС в 2013 г. и 2016 г. заметно отличался (рис. 4). В 2013 г. среди УПС преобладали особи двух размерных групп: 90—94 мм и 105—109 мм. В 2016 г. наиболее массовыми оказались другие размерные группы: 85—89 мм и 100— 104 мм.

Пространственное распределение УПС и ШПС краба-стригуна опилио. В 2013 г. ШПС краба-стригуна опилио встречались преимущественно к северу от 73°00' с. ш. (рис. 5А). Максимальная плотность скоплений ШПС достигала 3113 экз/км². На большей части исследованной акватории плотность распределения ШПС не превышала 1500 экз/км². При этом отчётливо выделялись три участка с плотностью ШПС более 1500 экз/км². Из них участок с наиболее плотными скоплениями ШПС располагался севернее 76°00' с. ш. между 44°00' в. д. и 46°00' в. д., в пределах ИЭЗ России вблизи границы ОЧБМ. К юго-востоку от первого участка на обширной акватории в районе 75°00' с. ш.

были обнаружены скопления ШПС с плотностью от 1500 до 2500 экз/км². Третий участок с плотностью ШПС более 1500 экз/км² был обнаружен между 73°00' с. ш. и 74°00' с. ш. в восточной части исследованной акватории. Все три участка с высокой плотностью ШПС располагались, преимущественно, на глубинах от 200 до 300 м.

По сравнению с ШПС плотность распределения УПС в 2013 г. оказалась существенно ниже, достигая 173 экэ/км². Скопления УПС располагались на двух участках: в центральной части исследованного района между 74°00' с. ш. и 75°30' с. ш. в пределах ИЭЗ России, а также в северной части района к северу от 76°00' с. ш. в пределах ИЭЗ России и ОЧБМ (рис. 5В). УПС краба-стригуна опилио на северном участке встречались на глубинах от 200 до 300 м, тогда как южнее 75°30' с. ш. УПС встречались на глубинах от 110 до 250 м.

В 2016 г. в пределах исследованной акватории ШПС краба-стригуна опилио встречались практически повсеместно (рис. 5Б), при этом плотность распределения оказалась существенно выше по сравнению с 2013 г. Наибольших концентраций (до 20,1 тыс. экз/ км²) ШПС достигали в районе 76°00' с. ш., 49°00' в. д. на глубинах около 200 м. Кроме того, высокие плотности распределения ШПС обнаружены в юго-восточной части района работ на глубинах от 200 до 300 м.

Распределение УПС в 2016 г. показало наличие отдельных, сравнительно небольших



Рис. 5. Пространственное распределение ШПС (А, Б) и УПС (В, Г) краба-стригуна опилио в Баренцевом море в 2013 г. (А, В) и 2016 г. (Б, Г). На рис. А и В пунктирным прямоугольником показан район исследований 2016 г., представленный на рис. Б и Г

скоплений на глубинах более 200 м (рис. 5Г). Наибольшие концентрации УПС (до 2786,9 экз/км²) были обнаружены в районе 75°45' с. ш., 49°30' в. д. на глубине 230—240 м, к югу от участка с наиболее плотными скоплениями ШПС. На большей части исследованной акватории плотность распределения УПС не превышала 100 экз/км².

Поскольку плотность скоплений УПС и ШПС краба-стригуна опилио существенно различалась, осложняя сравнение особенностей их распределения, выполнен анализ распределения относительного количества УПС в уловах (в % от общего количества самцов) в 2013 и 2016 гг. (рис. 6). На большей части исследованной акватории доля УПС не превышала 2%. Увеличение доли УПС выше 2% наблюдалось преимущественно севернее 74°00' с. ш., а также на небольшом участке в районе 71°00' с. ш. В уловах отдельных станций в северной части района исследований относительное количество УПС превышало 30% от общего количества самцов, достигая 47%. Уловы с высокой долей УПС (>30%) были получены на участке от 75°30' с. ш. до 76°00' с. ш. в пределах ИЭЗ России. Средняя доля УПС в ИЭЗ России составила 2,7%. В исследованной части акватории ОЧБМ доля УПС не превышала 15%, в среднем составляя около 1,1%.

Распределение самок краба-стригуна опилио. Самки краба-стригуна опилио встречались преимущественно в центральной части исследованного района в пределах ИЭЗ России между 74°00' с. ш. на юге и 75°30' с. ш.



Рис. 6. Пространственное распределение доли УПС краба-стригуна опилио в Баренцевом море в ловушечных уловах в 2013 и 2016 гг. (в % от общего числа самцов)



Рис. 7. Пространственное распределение самок краба-стригуна опилио в Баренцевом море в 2013, 2014, 2016 и 2017 гг.

на севере (рис. 8). В ОЧБМ они практически не встречались. Максимальная плотность скоплений самок составляла 5500 экз/км².

Все обнаруженные самки краба-стригуна опилио оказались половозрелыми и несли под абдоменом икру оранжевого цвета или пустые яйцевые оболочки, свидетельствующие о недавнем выпуске личинок. В ходе исследований не было обнаружено самок с мягким или недавно окрепшим панцирем. Все самки обладали твёрдым, умеренно или сильно изношенным панцирем, покрытым обрастаниями.

Распределение самок показывает наличие трёх изолированных скоплений, расположенных в широтном направлении (рис. 7). Эти скопления различались по размерному составу и соотношению стадий линьки самок. Наиболее восточное скопление располагалось на глубинах около 200 м и было представлено наиболее мелкими самками с ШК от 58 до 88 мм (в среднем — 71,9 мм) с умеренно изношенным панцирем. В центральном скоплении, находившимся в широком диапазоне глубин (от 200 до 280 м), обнаружены самки с ШК от 63 до 97 мм (в среднем — 113,3 мм) и сильно изношенным панцирем. Наконец, западное скопление оказалось наиболее глубоководным, располагаясь на глубинах около 300 м, оно включало наиболее крупных самок с ШК от 79 до 95 мм (в среднем — 113,3 мм) и сильно изношенным панцирем.

Анализ распределения размерного состава. В результате анализа размерного состава самцов краба-стригуна опилио, выполненного с помощью ИРС 3.0, среди общего количества станций в 2013, 2014, 2016 и 2017 гг. выделено 4 группы станций со сходным размерным составом (рис. 8 А). Между этими группами выявлены достоверные различия размерного состава ($\lambda > 1,36$). Группы 1 и 3 оказались неоднородными, представленными несколькими вариациями размерного состава на разных станциях (рис. 8 Б, В), которые, тем не менее, характеризовались сходной кривой размерно-



Рис. 8. Группы размерного состава самцов краба-стригуна опилио в Баренцевом море, выделенные с помощью ИРС 3.0.

Пунктирными линиями показаны вариации размерного состава в пределах соответствующей группы. Вертикальная линия показывает промысловый размер краба-стригуна опилио в Баренцевом море (100 мм по ШК)



Рис. 9. Распределение групп размерного состава самцов краба-стригуна опилио в Баренцевом море в 2013– 2017 гг.

Штриховой линией показана область распределения самок краба-стригуна опилио с плотностью распределения более 200 экз/км²

го распределения, что позволило объединить их в одну группу. Напротив, группы 2 и 4 не показали существенной изменчивости размерного состава между станциями.

В размерном составе группы 1 преобладали непромысловые особи с ШК менее 100 мм, доля которых составляла около 57,6% (рис. 8 Б). Средняя ШК самцов этой группы составила 100,6±1,9 мм. Размерный состав, соответствующий группе 1, был выявлен на 56 станциях.

Размерный состав группы 2 характеризовался отчётливым бимодальным распределением (рис. 8 Г) с преобладанием размерных классов 85—94 мм и 110—114 мм. При этом доля непромысловых особей с ШК <100 мм составляла 32,2%. Средняя ШК краба на 18 станциях, вошедших в группу 2, составила 107,5±0,9 мм.

В третью группу размерного состава вошло 275 станций, основу уловов которых составляли крабы промыслового размера с ШК ≥100 мм (83,8%). На станциях, вошедших в группу 3, было выявлено несколько вариантов размерного состава с преобладающими размерными классами 105—109 мм, 110— 114 мм и 115—119 мм (рис. 8В). Средняя ШК краба-стригуна опилио на станциях группы 3 составила 110,7±2,6 мм.

Размерный состав на 26 станциях, вошедших в группу 4, был представлен наиболее крупными особями промыслового размера с преобладанием размерной группы 115—119 мм (рис. 8 Г). Непромысловые особи практически не встречались в размерном составе станций, относящихся к четвёртой группе, составляя около 3,5% от общего количества крабов в уловах. Средняя ШК самцов краба-стригуна опилио в уловах станций четвёртой группы оказалась наибольшей среди выделенных групп и составила 120,3±1,9 мм.

Таким образом, группы размерного состава, выделенные с помощью ИРС 3.0, характеризуются различным соотношением промысловых и непромысловых особей, а также различной средней ШК. Нумерация групп с 1 по 4 отражает снижение доли непромысловых особей и увеличение средней ШК. По-видимому, размерный состав группы 2 является переходным между размерными составами групп 1 и 3. Размерный состав группы 4, достоверно отличаясь от размерного состава других групп, тем не менее, показывает наибольшее сходство с группой 3.

Размерный состав самцов на большей части исследованной акватории в ИЭЗ России и ОЧБМ соответствовал третьей группе (рис. 9), встречавшейся в широком диапазоне глубин от 110 до 340 м.

Размерный состав, соответствующий группе 4, отмечался на обширном участке, расположенном на границе ИЭЗ России и ОЧБМ, на глубинах от 200 до 340 м. Кроме того, группа 4 отмечена на двух ограниченных участках в центральной части исследованного района к востоку от 46°00' в. д. на глубинах 240— 280 м.

Первая группа размерного состава встречалась к северу от 75°00' с. ш., а также в южной части района работ — южнее 71°30' с. ш. (рис. 9). В северной части района группа 1 встречалась преимущественно в ИЭЗ России между 46°00' в. д. и 52°00' в. д. на глубинах от 170 до 280 м. В ОЧБМ эта группа размерного состава была обнаружена в уловах только одной станции в районе 75°10' с. ш.; 41°30' в. д. на глубине около 200 м. Южнее 71°30' с. ш. такой размерный состав обнаружен на обширном участке к юго-востоку от арх. Новая Земля, вдоль границы территориального моря.

В северной части района исследований в уловах отдельных станций между 46°00' в. д. и 52°00' в. д. на глубинах от 220 до 280 м был обнаружен размерный состав, соответствующий группе 2 (рис. 9). Такой размерный состав встречался на периферии участков, на которых отмечена первая группа размерного состава. Это подтверждает предположение о том, что эта группа является переходной между группами 1 и 3.

Обсуждение

Распределение самцов краба-стригуна опилио в 2013 и 2016 гг., когда были выполнены измерения ВК, показало, что на большей части исследованной акватории в уловах преобладали ШПС (рис. 5). Плотность их распределения оказалась существенно выше по сравнению с плотностью распределения УПС. Такие различия в плотности распределения могут быть связаны с тем, что крабовые ловушки обладают низкой уловистостью по отношению к УПС. При этом предполагается, что в силу поведенческих особенностей ШПС препятствуют проникновению УПС в ловушки [Слизкин, Кобликов, 2014; Conan, Comeau, 1986; Sainte-Marie., Turcotte, 2003]. Несмотря на это, в районе исследований нами обнаружены скопления с достаточно высокой долей УПС (до 47%). Скопления УПС отмечены на сравнительно небольших участках на периферии скоплений ШПС.

Наблюдаемый характер распределения УПС и ШПС свидетельствует о том, что пространственная разобщённость скоплений самцов, прошедших и не прошедших терминальную линьку, отмеченная ранее в пределах нативного ареала краба-стригуна опилио [Первеева, 2005; Карасев, 2014; Sainte-Marie et al., 1996; Dawe and Colbourne, 2002], характерна и для баренцевоморской популяции этого вида.

Результаты анализа распределения размерного состава, выполненного на основании всех имеющихся данных по ШК краба-стригуна опилио, собранных в 2013, 2014, 2016 и 2017 гг., показали наличие в исследованном районе Баренцева моря отдельных участков с достаточно однородным размерным составом, соответствующим одной из четырёх групп (рис. 8, 9). К сожалению, точно определить долю УПС и ШПС в размерном составе выделенных групп не представляется возможным. В тоже время, размерный состав группы 1 (рис. 8 Б) показал значительное сходство с размерным составом УПС (рис. 4), а размерный состав группы 4 (рис. 8 В, Г) оказался сходным с размерным составом ШПС (рис. 4). В связи с этим, можно предположить, что группы размерного состава отражают соотношение УПС и ШПС в уловах. При этом группа 1, очевидно, соответствует размерному составу уловов с преобладанием УПС (рис. 4, рис. 8Б), а группа 4 — размерному составу с преобладанием ШПС (рис. 4, рис. 8Г). Это предположение подтверждается тем, что распределение размерного состава, соответствующего группе 1 (рис. 9), хорошо согласуется с распределением уловов с высокой долей УПС в 2013 и 2016 гг. (рис. 6). Группы 2 и 3 (рис. 8В, Г), по-видимому, соответствуют смешанным скоплениям с различным соотношением УПС и ШПС. Так на участке между 74°00' с. ш. и 75°00' с. ш., на глубине менее 100 м, где в 2013 г. было обнаружено обширное скопление УПС (рис. 5В), размерный состав соответствовал группе 3 (рис. 9).

Анализ пространственного распределения групп размерного состава (рис. 9) отчётливо показывает увеличение размера самцов крабастригуна опилио в направлении с востока на запад, а также с увеличением глубины. Результаты многочисленных исследований в пределах нативного ареала краба-стригуна опилио свидетельствуют о том, что направление увеличения размеров крабов, как правило, соответствует направлению онтогенетических миграций [Первеева, 2005; Карасев, 2014; Sainte-Marie et al., 1996; Dawe and Colbourne, 2002; Ernst et al., 2005]. По аналогии с популяциями краба-стригуна опилио в пределах нативного ареала этого вида можно ожидать, что в Баренцевом море крабы совершают онтогенетические миграции в направлении с востока, где обнаружены скопления УПС, а размерный состав уловов соответствовал группе 1, на запад, к ОЧБМ, где встречались крупные ШПС, составляющие группу 4 размерного состава.

Направление онтогенетических миграций краба-стригуна опилио может указывать на пространственную локализацию мест оседания личинок и участков формирования скоплений неполовозрелых особей (молоди), которые не были обнаружены в уловах промысловых крабовых ловушек в 2013, 2014, 2016 и 2017 гг. Такие участки, по-видимому, располагаются к востоку и северо-востоку от района исследований на глубинах менее 100 м. Именно от северо-восточного побережья арх. Новая Земля созревающие крабы могут начинать онтогенетические миграции, направленные в сторону ОЧБМ.

Утверждение о пространственной разобщённости скоплений половозрелых и неполовозрелых особей справедливо, по-видимому, и для самок краба-стригуна опилио в Баренцевом море. Однако в ходе исследований нам не удалось обнаружить неполовозрелых самок. Все самки несли под абдоменом икру

Trudy VNIRO. Vol. 172. P. 49-69

или пустые яйцевые оболочки, оставшиеся после выпуска личинок. Среди половозрелых самок некоторые авторы выделяют особей, размножающихся впервые, и особей размножающихся повторно [Conan, Comeau, 1986; Elner, Beninger, 1995; Alunno-Bruscia, Sainte-Marie, 1998; Sainte-Marie, Sainte-Marie, 1998; Ernst et al., 2005]. При этом считается, что первое спаривание, происходящее, как правило, в начале весны, сопровождается терминальной линькой, за которой следует выпуск икры на плеоподы. Повторное участие самок в размножении осуществляется без линьки, при этом может происходить спаривание с самцом или использование ранее накопленных сперматофоров [Elner, Beninger, 1995; Sainte-Marie, Sainte-Marie, 1998; Sainte-Marie et al., 2008]. Продолжительность инкубации икры на плеоподах может составлять от 1 до 2 лет [Moriyasu, Lanteigne, 1998; Comeau et al., 1999; Sainte-Marie et al., 2008; Филина, 2016]. В ходе исследований, выполненных в весенне-летний период в Баренцевом море, нами не было обнаружено самок с мягким или недавно окрепшим панцирем. В связи с этим можно предположить, что все пойманные самки с икрой оранжевого цвета участвовали в размножении более одного раза. В тоже время, некоторые самки с выпущенными личинками могли оказаться впервые размножающимися, заканчивающими свой первый репродуктивный цикл по прошествии терминальной линьки и первого спаривания.

По нашим данным выделялись три скопления самок краба-стригуна опилио, располагающиеся на разных глубинах и различающиеся по соотношению стадий линочного и репродуктивного цикла (рис. 7). Они могут соответствовать разным поколениям самок или самкам, прошедшим терминальную линьку в разные годы. Так, восточное скопление было представлено самками, сравнительно недавно прошедшими терминальную линьку, о чём свидетельствует преобладание особей со слабо или умеренно изношенным панцирем. В центральном и западном скоплениях преобладание особей с сильно изношенным панцирем показывает, что самки в этих скоплениях прошли терминальную линьку раньше самок восточного скопления. Следует также отметить, что восточное скопление самок располагалось на участке с высокой плотностью УПС (рис. 5В, рис. 9). Расположение центрального скопления самок совпадало с ядром скопления ШПС (рис. 5А, рис. 9).

Таким образом, были выявлены участки локализации некоторых функциональных групп краба-стригуна опилио в Баренцевом море: половозрелых самцов, прошедших терминальную линьку (ШПС), самцов не прошедших терминальную линьку (УПС), а также половозрелых самок. Скопления самок соответствуют основному району воспроизводства. По мере прохождения нескольких циклов вымета, оплодотворения и вынашивания икры самки постепенно, и довольно медленно, смещаются в западном направлении. Соответственно, можно предположить, что к западу от выявленных районов скоплений самок в будущем может быть выявлена зона стерильного выселения стареющих самок, утративших способность к воспроизводству, подобно тому, как происходит выселение стареющих особей в популяциях других крабов [Родин, 1985; Буяновский, 2005; Черниенко, 2010].

Генеральные направления течений в районах воспроизводства, где происходит выклев основной массы личинок, по-видимому, обеспечивают перенос личинок преимущественно в северном и северо-восточном направлениях, в прибрежные районы арх. Новая Земля, где они и оседают. К сожалению, ранняя молодь краба-стригуна опилио очень плохо облавливается промысловыми крабовыми ловушками. По этой причине мы не могли определить по своим данным районы повышенных концентраций ранней молоди. Однако предполагаемое направление онтогенетических миграций крабов с востока на запад, определённое исходя из результатов анализа размерного состава, позволяет считать, что именно приновоземельские мелководья являются основными районами обитания и нагула подрастающей молоди. Данные экосистемных российско-норвежских съёмок подтверждают это предположение и свидетельствуют о наличии молоди в прибрежных районах арх. Новая Земля [Баканев, Павлов, 2016]. Обособленность участков нагула молоди от районов нагула старших возрастных групп крабов позволила Первеевой [2005] предложить для этих участков название «питомная зона».

Расположенные к западу от «питомной зоны» скопления УПС составляют ближайшее пополнение ШПС и, следовательно, промыслового запаса. В пределах этих районов прослеживается тенденция к увеличению размеров крабов с их дальнейшей миграцией в западном направлении (рис. 9). По нашему мнению, зона распространения УПС может рассматриваться в качестве ещё одного функционального элемента в пределах нагульной зоны популяции краба-стригуна опилио.

Обширная область с преобладанием ШПС, занимающая наиболее западные участи обследованного района, соответствует району нагула терминальных самцов — той части нагульной зоны, которая населена взрослыми половозрелыми особями. После терминальной линьки и последующего нагула, наиболее крупные ШПС, по-видимому, совершают возвратные миграции в районы воспроизводства, где принимают участие в размножении с половозрелыми самками. С функциональной точки зрения эта область может рассматриваться как «зона нестерильного выселения» или «зона возвратных миграций» [Алексеев, 2012].

Следует отметить, что в пределах зоны нагула терминальных самцов было обнаружено отдельное локальное скопление крабов с размерным составом, соответствующим группе 1, и, по-видимому, являвшихся узкопалыми. Подобное явление было описано для северо-охотоморской популяции краба-стригуна опилио [Карасев, 2014] и, предположительно, связано с оседанием небольшого количества личинок за пределами зоны нагула терминальных самцов. Выживание ранней молоди на периферии зоны нагула терминальных самцов возможно только на участках с низкой численностью последних вследствие ярко выраженного каннибализма в популяции краба-стригуна опилио [Lovrich, Sainte-Marie, 1997].

Район к югу от 73°00' с. ш., характеризующийся крайне низкой плотностью распределения краба-стригуна опилио (рис. 5), является, по-видимому, хотя и довольно обширным, но, тем не менее, не входящим в репродуктивную зону (основу ареала) районом. С функциональной точки зрения эта область характеризуется как «периферийная» [Первеева, 2005]. Кроме того, с точки зрения пространственного положения периферийной зоной популяции можно назвать и часть акватории ОЧБМ, расположенную к западу от участка с преобладанием наиболее крупных ШПС (рис. 9). Отсутствие самок в периферийной зоне позволяет предложить для нее на наш взгляд более точное название «зона стерильного выселения терминальных самцов».

Открытым остается вопрос о популяционной принадлежности участков с преобладанием молодых ШПС в юго-восточной части моря, поблизости от пролива Карские Ворота. Небольшой объем данных не позволяет с достаточной степенью уверенности отнести этих УПС к баренцевоморской популяции или к популяции, которая в настоящее время формируется в Карском море.

Пространственное распределение функциональных групп в популяциях краба-стригуна опилио, существующих достаточно продолжительное время, относительно стабильно и не подвержено существенным межгодовым изменениям [Карасев, 2014; Dawe, Colbourne, 2002; Parada et al., 2010]. Однако было показано, что в результате изменений условий среды отдельные районы воспроизводства могут постепенно утрачивать свое значение в функциональной структуре популяции [Parada et al., 2010]. Поскольку в настоящее время продолжается расселение краба-стригуна опилио на акватории Баренцева и Карского морей [Баканев, 2015], можно ожидать появления новых центров воспроизводства и как следствие — изменения в пространственном распределении функциональных групп популяции данного вида.

Заключение

Выполненные исследования являются первой серьёзной попыткой применения концепции «терминальной линьки» и использования особенностей аллометрического роста для понимания функциональной структуры популяции краба-стригуна опилио в Баренцевом море. Применение такого подхода позволило выявить особенности пространственного распределения функциональных групп баренцевоморской популяции краба-стригуна опилио

Trudy VNIRO. Vol. 172. P. 49-69

в районе, где в последние годы наблюдается интенсивное развитие промысла этого вида. Было показано наличие в пределах ИЭЗ России всех основных структурных элементов популяции: нагульной зоны (с диференциацией в её пределах питомной области, области нагула УПС и области нагула ШПС), репродуктивной зоны, периферийной зоны или зоны нестерильного и стерильного выселения. Большая часть акватории ОЧБМ является периферийной зоной популяции краба-стригуна опилио, и только небольшой участок охватывает зону нагула терминальных самцов. Таким образом, результаты выполненных исследований показывают, что основные элементы пространственно-функциональной структуры ареала сформировавшейся в Баренцевом море популяции краба-стригуна опилио располагаются в пределах континентального шельфа России в Баренцевом море. За его пределы выходит только западная периферия ареала, которая, по-видимому, относится к нестерильной и стерильной зонам выселения. Очевидно, что процесс формирования устойчивой структуры популяции краба-стригуна опилио в Баренцевом и Карском морях ещё не завершён. В настоящее время продолжается расселение краба и формирование новых центров воспроизводства.

Дальнейшее всестороннее исследование структуры баренцевоморской популяции краба-стригуна опилио и механизмов взаимодействия её функциональных элементов необходимо для разработки научно-обоснованных мер регулирования промысла, направленных на обеспечение устойчивой эксплуатации запаса.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам ВНИРО А.Г. Новосадову и И.А. Загорскому, собравшим обширный материал в ходе научного наблюдения на промысле краба-стригуна опилио в Баренцевом море в 2013 и 2014 гг. Кроме того, авторы благодарны д. б. н., сотруднику лаборатории прибрежных экосистем ВНИРО А.И. Буяновскому за неоценимую помощь в освоении методики разделения узкопалых и широкопалых самцов краба-стригуна опилио.

Литература

- Алексеев Д.О. 2012. О возможных подходах к эксплуатации запасов командорского кальмара Berryteuthis magister с учетом функциональной структуры ареалов его популяций // Мат. Всерос. науч. конф. посвященной 80-летнему юбилею ФГУП «КамчатНИРО» (Петропавловск-Камчатский, 26–27 сентября 2012 г.). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 249–257.
- Баканев С.В. 2015. Расселение и оценка возможного ареала краба-стригуна (Chionoecetes opilio) в Баренцевом море // Принципы экологии. Т. 4. № 3. С. 27–39.
- Баканев С.В., Павлов В.А. 2016. Структура баренцевоморской популяции краба-стригуна опилио // Краб-стригун опилио Chionoecetes opilio в Баренцевом и Карском морях. Мурманск: ПИНРО. С. 84–100.
- Баканев С.В., Павлов В.А., Муллин Ю.Н., Соколов К.М. 2016. Начало промысла краба-стригуна опилио в Барненцевом море // Краб-стригун опилио Chionoecetes opilio в Баренцевом и Карском морях. Мурманск: ПИНРО. С. 167–174.
- 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 // Актуальные вопросы рационального использования водных биологических ресурсов. Мат. I науч. шк. мол. учёных и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященной 100-летию со дня рождения проф. П.А. Моисеева. (15–19 апреля 2013 г.; Звенигород). М.: Изд-во ВНИРО. С. 108–133.
- Бизиков В.А., Гончаров С.М., Поляков А.В. 2006. Новая географическая информационная система «Картмастер» для обработки данных биоресурсных съемок // VII Всеросс. конфер. пром. беспозв. М.: Изд-во ВНИРО. С. 18–24.
- Большев Л.Н., Смирнов Н.В. 1983. Таблицы математической статистики. М.: Наука, Гл. ред. физ-мат. литературы. 416 с.
- Буяновский А.И. 2005. Функциональная структура популяций морских донных беспозвоночных. Автореф. дисс. ... док. биол. наук. М.: ВНИРО. 43 с.
- Буяновский А.И., Войдаков Е.В. 2011. Возрастной состав поселений травяной креветки Pandalus latirostris (Decapoda, Pandalidae) у островов Малой Курильской гряды // Вопросы рыболовства. Т. 12. № 2 (46). С. 274–292.
- Буяновский А.И., Горянина С.В. 2018. Возрастной состав самцов краба-стригуна опилио в ловушечных уловах в Баренцевом море // Вопросы рыболовства. Т. 19. № 3. С. 327–342.

- Залота А.К. 2017. Чужеродные виды десятиногих ракообразных (Crustacea Decapoda) в морях России и сопредельных водах. Дисс. ... канд. биол. наук. М.: ИО РАН. 255 с.
- Иванов Б.Г., Соколов В.И. 1997. Краб-стригун Chionoecetes opilio (Crustacea Decapoda, Brachyura Majidae) в Охотском и Беринговом морях // Arthropoda Selecta. 1997. Т. 6, вып. 3–4. С. 63–86.
- Карасёв А.Н. 2014. Краб-стригун опилио северной части Охотского моря (особенности биологии, запасы, промысел). Магадан: Новая полиграфия. 194 с.
- Кузьмин С.А., Ахтарин С.М., Менис Д.Т. 1998. Первые нахождения краба-стригуна Chionoecetes opilio (Decapoda, Majidae) в Баренцевом море // Зоол. журн. Т. 77. № 4. С. 489–491.
- Михайлов В.И., Бандурин К.В., Горничных А.В., Карасев А.Н. 2003. Промысловые беспозвоночные шельфа и материкового склона северной части Охотского моря. Магадан: Изд-во Магадан-НИРО. 284 с.
- Моисеев С.И. 2003. Изучение производительности крабовых ловушек различного типа в прибрежной зоне Баренцева моря // Труды ВНИРО. Т. 142. С. 178–191.
- Низяев С.А., Букин С.Д., Клитин А.К., Первеева Е.Р., Абрамова Е.В., Крутченко А.А. 2006. Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 114 с.
- Первеева Е.Р. 2005. Распределение и биология стригуна опилио Chionoecetes opilio (Fabricius, 1788) в водах, прилегающих к острову Сахалин. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во ВНИРО. 22 с.
- Родин В.Е., Слизкин А.Г., Мясоедов В.И., Барсуков В.Н., Мирошников В.В., Згуровский К.А., Канарская О.А., Федосеев В.Я. 1979. Руководство по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 59 с.
- Родин В.Е. 1985. Пространственная и функциональная структура популяций камчатского краба // Известия ТИНРО. Т. 110. С. 86–97.
- Слизкин А.Г., Кобликов В.Н. 2013. Динамика биологических параметров, распределение и некоторые вопросы прогнозирования состояния запасов краба-стригуна опилио Chionoecetes opilio в южной части подзоны Приморье // Известия ТИНРО. Т. 175. С. 26–41.
- Слизкин А.Г., Кобликов В.Н. 2014. Морфометрический критерий половой и функциональной зрелости, прогнозирование запасов и пополнения крабастригуна опилио Chionoccetes opilio в южной части

подзоны Приморье // Известия ТИНРО. Т. 178. С. 124–134.

- Стрелкова Н.А. 2016. Об акклиматизации крабастригуна опилио в водах Баренцева и Карского морей // Краб-стригун опилио Chionoccetes opilio в Баренцевом и Карском морях. Мурманск: ПИНРО. С. 17–34.
- Федосеев В.Я., Слизкин А.Г. 1988. Воспроизводство и формирование популяционной структуры у краба-стригуна Chionoecetes opilio в дальневосточных морях // Морские промысловые беспозвоночные. М.: ВНИРО. С. 24–35.
- Филина Е.А. 2016. Репродуктивная система крабастригуна опилио в Баренцевом море // Краб-стригун опилио Chionoecetes opilio в Баренцевом и Карском морях. Мурманск: ПИНРО. С. 100–110.
- Черниенко И.С. 2010. Элементы пространственно-функциональной структуры аяно-шантарской популяции камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) // Известия ТИНРО. Т. 163. С. 172–184.
- Alunno-Bruscia M., Sainte-Marie B. 1998. Abdomen allometry, ovary development, and growth of female snow crab, Chionoecetes opilio (Brachyura, Majidae), in the northwestern Gulf of St. Lawrence // Can. J. Fish. Aquat. Sci., Vol. 55. pp. 459–477.
- Comeau M., Starr M., Conan G.Y., Robichaud G., Therriault J.C. 1999. Fecundity and duration of egg incubation for multiparous female snow crab (Chionoecetes opilio) in the fjord of Bonne Bay, Newfoundland. Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 56: 1088-1095.
- Conan G.Y., Comeau M., 1986. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., Vol. 43, pp. 1710–1719.
- Conan G.Y., Elner R.W., Moriyasu M. 1990. Review of literature on life histories in the genus Chionoecetes in light of recent findings on growth and maturity of *C. opilio* in eastern Canada. In Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs. Lowell Wakefield Fisheries Symposium Series, Alaska Sea Grant Rep. 90–04, University of Alaska, Fairbanks, Alaska. pp. 163–180.
- Dawe E.G., Colbourne E.B., 2002. Distribution and demography of snow crab (*Chionoecetes opilio*) males on the Newfoundland and Labrador shelf, in: Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics. Alaska Sea Grant College Program. AK-SG-02-01, ρp. 577-594.
- Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. 2015. Commercial fish and shellfish in the Barents Sea: Have introduced crab species affected the population trajectories of commercial fish? // Reviews in Fish Biology and Fisheries. Vol. 25. pp. 297–322. DOI 10.1007/s11160–015–9382–1.

- Elner R.W., Beninger P.G. 1995. Multiple reproductive strategies in snow crab, Chionoecetes opilio: Physiological pathways and behavioral plasticity // J. of Experimental Marine Biology and Ecology. Vol. 193. pp. 93–112.
- Ernst B., Orensanz J.M., Armstrong D.A. 2005. Spatial dynamics of female snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the eastern Bering Sea // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 62. pp. 250–268.
- Hooper R.G. 1986. A spring breeding migration of the snow crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabr.), into shallow water in Newfoundland // Crustaceana. Vol. 50 (3). pp. 257–264.
- Gayanilo F.C. Jr, Sparre P., Pauly D. 2005. FAO-ICLARM stock assessment tools II. User's guide. FAO Computerized Information Series (Fisheries). No. 8, Revised version. Rome, FAO. 168 p. (http://www. fao.org/docrep/009/y5997e/y5997e00.htm)
- Lovrich G.A., Sainte-Marie B. 1997. Cannibalism in the snow crab, Chionoecetes opilio (O. Fabricius) (Brachyura: Majidae), and its potential importance to recruitment // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 211. P. 225 245.
- Moriyasu M., Lanteigne C. 1998. Embryo development and reproductive cycle in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (Crustacea: Majidae), in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada. Can J Zool 76: 2040–2048.
- Mullowney D., Morris C., Dawe E., Zagorsky I., Goryanina S. 2017. Dynamics of snow crab (Chionoecetes opilio) movement and migration along the Newfoundland and Labrador and Eastern Barents Sea continental shelves. Reviews in Fish Biology and Fisheries DOI 10.1007/s11160-017-9513-y
- Orlov, Yu.I., Ivanov, B.G. 1978. On the introduction of the Kamchatka King Crab Paralithodes camtschatica (Decapoda: Anomura: Lithodidae) into the Barents Sea. Marine Biology. Vol. 48. ρρ. 373–375.
- Parada C., Armstrong D.A., Ernst B., Hinckley S., Orensanz J.M. 2010. Spatial dynamics of snow crab (Chionoecetes opilio) in the eastern Bering Sea — Putting together the pieces of the puzzle // Bulletin of Marine Science. Vol. 86 (2). pp. 413-437.
- Sainte-Marie G., Sainte-Marie B. 1998. Morphology of the spermatheca, oviduct, intermediate chamber and vagina of the adult snow crab (Chionoecetes opilio) // Can. J. Zool. 76: 1589–1604.
- Sainte-Marie B., Turcotte C. 2003. Assessment of snow crab (Chionoecetes opilio) catchability by Japanese trap // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 2508E: vii + 21 ρ.
- Sainte-Marie B., Gosselin T., Sévigny J.M., Urbani N. 2008. The snow crab mating system: opportunity for natural and unnatural selection in a changing environment. Bull. Mar. Sci. Vol. 83: 131–161.

- Sainte-Marie B., Sévigny J., Smith B.D., and Lovrich G.A. 1996. Recruitment variability in snow crab (Chionoecetes opilio): pattern, possible causes, and implications for fishery management, in: High Latitude Crabs: Biology, Management, and Economics. Alaska Sea Grant College Program. AK-SG-96–02, pp. 451–478.
- Zimina O.L. 2014. Finding the Snow Crab Chionoecetes opilio (O. Fabricius, 1788) (Decapoda: Majidae) in the Kara Sea // Rus. J. of Marine Biology. Vol. 40. No. 6. pp. 490–492.

Поступила в редакцию 13.07.2018 г. Принята после рецензии 23.07.2018 г.

Trudy VNIRO

2018. Vol. 172

Commercial species and their biology

Spatial distribution of the *Chionoecetes opilio* functional groups in the Barents Sea population during 2013–2017 fishing seasons

D.O. Sologub, D.O. Alexeyev, S.V. Goryanina

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI «VNIRO»), Moscow

Spatial distribution of the Barents Sea snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the Russian Exclusive Economic Zone (EEZ) and the high seas (the Loophole) was analyzed basing on the data collected using commercial fishing traps during the fishing seasons 2013, 2014, 2016 and 2017. Functional groups of the snow crab population were distinguished in compliance with allometric growth patterns and the terminal moult phenomenon of *Chionoecetes* species. Available data have enabled us to reveal spatial distribution of morphometrically mature males (MM) and morphometrically immature males (MI) as well as mature and immature females. Distribution patterns of mentioned functional groups visualize allocation of following population units: reproductive area, foraging area of MM and MI males, non-sterile eviction area and sterile eviction area. All these population units as well as the foraging area of early instars and the larvae settling area are allocated within the Russian EEZ. The Loophole covers mainly the peripheral area of the Barents Sea snow crab population. Only a small northeastern part of the Loophole covers the foraging area of MM males. Results of implement study show that the core of the Barents Sea snow crab population is allocated within the Russian continental shelf in the Barents Sea. Only the western periphery of the snow crab population, which apparently belongs to non-sterile and sterile evictions areas, extends beyond the Russian continental shelf.

Keywords: snow crab, Barents Sea, spatial population structure, terminal moult, fishery.

REFERENCES

Alexeyev D.O. 2012. O vozmozhnyh podhodah k ehkspluatatsii zapasov komandorskogo kal'mara Berryteuthis magister s uchetom funktsional'noj struktury arealov ego populyatsij [Possible exploitation strategies on schoolmaster squid Berryteuthis magister based on functional area structure of its populations] // Mat. Vseros. nauch. konf. posvyashchennoj 80-letnemu yubileyu FGUP "KamchatNIRO" (Petropavlovsk-Kamchatskij, 26–27 sentyabrya 2012 g.). — Petropavlovsk-Kamchatskij: KamchatNIRO. P. 249–257.

Bakanev S.V. 2015. Rasselenie i otsenka vozmozhnogo areala kraba-striguna (Chionoecetes opilio) v Barentsevom more [Dispersion and assessment of possible distribution of snow crab opilio (Chionoecetes opilio) in the Barents Sea] // Printsipy ehkologii. Vol. 4. № 3. P. 27–39.

- Bakanev S. V., Pavlov V.A. 2016. Struktura barentsevomorskoj populyatsii kraba-striguna opilio [Structure of the Barents Sea snow crab population] // Krab-strigun opilio Chionoecetes opilio v Barentsevom i Karskom moryah. Murmansk: PINRO. P. 84–100.
- Bakanev S.V., Pavlov V.A., Mullin Yu.N., Sokolov K.M. 2016. Nachalo promysla kraba-striguna opilio v Barnentsevom more [The beginning of the snow crab fishery in the Barents Sea] // Krab-strigun opilio Chionoecetes opilio v Barentsevom i Karskom moryah. Murmansk: PINRO. P. 167–174.
- Bizikov V.A., Buyanovskij A.I., Goncharov S.M., Polyakov A.V., Popov S.B., Sidorov L.K. 2013.
 Bazy dannyh i geoinformatsionnye sistemy v upravlenii vodnymi biologicheskimi resursami [Application of databases and geographic information systems for the fishery management] // Aktual'nye voprosy ratsional'nogo ispol'zovaniya vodnyh biologicheskih resursov. Mat. I nauch. shk. mol. uchenyh i spetsialistov po rybnomu hozyajstvu i ehkologii, posvyashchennoj 100-letiyu so dnya rozhdeniya prof. P.A. Moiseeva. (15–19 aprelya 2013 g.; Zvenigorod). M.: Izd-vo VNIRO. P. 108–133.
- Bizikov V.A., Goncharov S.M., Polyakov A.V. 2006. Novaya geograficheskaya informatsionnaya sistema «Kartmaster» dlya obrabotki dannyh bioresursnyh s"emok [GIS "Chartmaster" — new geographic information system for processing the data of hydrological surveys] // VII Vseross. Konfer. prom. bespozv. M.: Izd-vo VNIRO. P. 18–24.
- Bol'shev L.N., Smirnov N.V. 1983. Tablitsy matematicheskoj statistiki [Mathematical Statistical Tables]. M.: Nauka, Gl. red. fiz-mat. literatury. 416 ρ.
- Buyanovskij A.I. 2005. Funktsional'naya struktura populyatsij morskih donnyh bespozvonochnyh [Functional population structure of marine bottom invertebrates]. Avtoref. diss. ... dok. boil. nauk. M.: VNIRO. 43 ρ.
- Buyanovskij A.I., Vojdakov E.V. 2011. Vozrastnoj sostav poselenij travyanoj krevetki Pandalus latirostris (Decapoda, Pandalidae) u ostrovov Maloj Kuril'skoj gryady [Age-structure of the Habomai Islands populations of grass shrimp Pandalus latirostris (Decapoda, Pandalidae)] // Voprosy rybolovstva. Vol. 12. № 2 (46). P. 274–292.
- Buyanovskij A.I., Goryanina S.V. 2018. Vozrastnoj sostav samtsov kraba-striguna opilio v lovushechnyh ulovah v Barentsevom more [Age-structure of the snow crab males in trap catches in the Barents Sea] // Voprosy rybolovstva. Vol. 19, № 3. P. 327–342.
- Zalota A.K. 2017. Chuzherodnye vidy desyatinogih rakoobraznyh (Crustacea Decapoda) v moryah Rossii i sopredel'nyh vodah [Alien species of marine decapods

Trudy VNIRO. Vol. 172. P. 49-69

(Crustacea Decapoda) in the Russian seas and adjacent waters]. Diss. kand. ... biol. nauk. M.: IO RAN. 255 ρ.

- Ivanov B. G., Sokolov V.I. 1997. Krab-strigun Chionoecetes opilio (Crustacea Decapoda, Brachyura Majidae) v Ohotskom i Beringovom moryah [Snow crab Chionoecetes opilio (Crustacea Decapoda, Brachyura Majidae) in the Okhotsk Sea and the Bering Sea] // Arthropoda Selecta. 1997. Vol. 6, vyp. 3–4. P. 63–86.
- Karasev A.N. 2014. Krab-strigun opilio severnoj chasti Ohotskogo morya (osobennosti biologii, zapasy, promysel) [Snow crab in the northern part of the Okhotsk Sea (biology, stocks, fishery)]. Magadan: Novaya poligrafiya. 194 ρ.
- Kuz'min S.A., Ahtarin S.M., Menis D.T. 1998. Pervye nahozhdeniya kraba-striguna Chionoecetes opilio (Decapoda, Majidae) v Barentsevom more [The first finding of the snow crab Chionoecetes opilio (Fabricius) (Decapoda: Majidae) in the Barents Sea] // Zool. zhurn. Vol. 77. № 4. P. 489–491.
- Mihajlov V.I., Bandurin K.V., Gornichnyh A.V., Karasev A.N. 2003. Promyslovye bespozvonochnye shel'fa i materikovogo sklona severnoj chasti Ohotskogo moray [Commercial invertebrates of shelf and continental slope of the northern part of the Okhotsk Sea]. Magadan: Izd-vo MagadanNIRO. 284 ρ.
- Moiseev S.I. 2003. Izuchenie proizvoditeľnosti krabovyh lovushek razlichnogo tipa v pribrezhnoj zone Barentseva morya [A study of effectiveness of different crab pots in coastal zone of the Barents Sea] // Trudy VNIRO. Vol. 142. P. 178–191.
- Nizyaev S.A., Bukin S.D., Klitin A.K., Perveeva E.R., Abramova E.V., Krutchenko A.A. 2006. Posobie po izucheniyu promyslovyh rakoobraznyh dal'nevostochnyh morej Rossii [Manual on the study of the commercial crustaceans of the Far East Seas of Russia]. Yuzhno-Sahalinsk: SahNIRO. 114 ρ.
- Perveeva E.R. 2005. Raspredelenie i biologiya striguna opilio Chionoecetes opilio (Fabricius, 1788) v vodah, prilegayushchih k ostrovu Sahalin [Distribution and biology of the snow crab Chionoecetes opilio (Fabricius, 1788) in the Sakhalin Island waters]. Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk. M.: VNIRO. 22 ρ.
- Rodin V. E., Sleezkin A. G., Myasoedov V. I., Barsukov V.N., Miroshnikov V.V., Zgurovskij K.A., Kanarskaya O.A., Fedoseev V. Ya. 1979. Rukovodstvo po izucheniyu desyatinogih rakoobraznyh Decapoda dal'nevostochnyh morej [Manual on the study of the decapod crustaceans Decapoda of the Far East Seas] // Vladivostok: Izd-vo TINRO. 59 ρ.
- Rodin V.E. 1985. Prostranstvennaya i funktsional'naya struktura populyatsij kamchatskogo kraba [Spatial

and temporal structure of red king crab populations] // Izvestiya TINRO. Vol. 110. P. 86–97.

- Sleezkin A.G., Koblikov V.N. 2013. Dinamika biologicheskih parametrov, raspredelenie i nekotorye voprosy prognozirovaniya sostoyaniya zapasov krabastriguna opilio Chionoecetes opilio v yuzhnoj chasti podzony Primor'e [Dynamics of biological parameters, distribution, and some problems of forecasting the state of resources for snow crab Chionoecetes opilio in the southern part of the subzone Primorye] // Izvestiya TINRO. Vol. 175. P. 26–41.
- Sleezkin A.G., Koblikov V.N. 2014. Morfometricheskij kriterij polovoj i funktsional'noj zrelosti, prognozirovanie zapasov i popolneniya kraba-striguna opilio Chionoecetes opilio v yuzhnoj chasti podzony Primor'e [Morphometric criterion of sexual and functional maturity; forecasting of stocks and recruitment for snow crab Chionoecetes opilio in the southern part of the Primorye subarea] // Izvestiya TINRO. Vol. 178. P. 124–134.
- Strelkova N.A. 2016. Ob akklimatizatsii kraba-striguna opilio v vodah Barentseva i Karskogo morej [On the acclimatization of the snow crab in the Barents Sea and the Kara Sea] // Krab-strigun opilio Chionoecetes opilio v Barentsevom i Karskom moryah. Murmansk: PINRO. P. 17–34.
- Fedoseev V.YA., Sleezkin A.G. 1988. Vosproizvodstvo i formirovanie populyatsionnoj struktury u krabastriguna Chionoecetes opilio v dal'nevostochnyh moryah [Reproduction and formation of the snow crab Chionoecetes opilio population structure in the Far Eastern Seas] // Morskie promyslovye bespozvonochnye. M.: VNIRO. P. 24–35.
- Filina E.A. 2016. Reproduktivnaya sistema kraba-striguna opilio v Barentsevom more [Reproductive system of the snow crab in the Barents Sea] // Krab-strigun opilio *Chionoecetes opilio* v Barentsevom i Karskom moryah. Murmansk: PINRO. P. 100–110.
- Chernienko I.S. 2010. Ehlementy prostranstvennofunktsional'noj struktury ayano-shantarskoj populyatsii kamchatskogo kraba (*Paralithodes camtschaticus*) [Elements of spatio-temporal structure of the Ayan-Shantar population of king crab *Paralithodes camtschaticus*] // Izvestiya TINRO. Vol. 163. P. 172–184.
- Alunno-Bruscia M., Sainte-Marie B. 1998. Abdomen allometry, ovary development, and growth of female snow crab, Chionoecetes opilio (Brachyura, Majidae), in the northwestern Gulf of St. Lawrence // Can. J. Fish. Aquat. Sci., Vol. 55. ρp. 459–477.
- Comeau M., Starr M., Conan G.Y., Robichaud G., Therriault J.C. 1999. Fecundity and duration of egg incubation for multiparous female snow crab (Chionoecetes opilio) in the fjord of Bonne Bay,

Newfoundland. Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 56: 1088–1095.

- Conan G.Y., Comeau M., 1986. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., Vol. 43, ρp. 1710–1719.
- Conan G.Y., Elner R.W., Moriyasu M. 1990. Review of literature on life histories in the genus Chionoecetes in light of recent findings on growth and maturity of C. opilio in eastern Canada. In Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs. Lowell Wakefield Fisheries Symposium Series, Alaska Sea Grant Rep. 90–04, University of Alaska, Fairbanks, Alaska. pp. 163–180.
- Dawe E.G., Colbourne E.B., 2002. Distribution and demography of snow crab (Chionoecetes opilio) males on the Newfoundland and Labrador shelf, in: Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics. Alaska Sea Grant College Program. AK-SG-02-01, pp. 577-594.
- Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. 2015. Commercial fish and shellfish in the Barents Sea: Have introduced crab species affected the population trajectories of commercial fish? // Reviews in Fish Biology and Fisheries. Vol. 25. pp. 297–322. DOI 10.1007/s11160–015–9382–1.
- Elner R.W., Beninger P.G. 1995. Multiple reproductive strategies in snow crab, Chionoecetes opilio: Physiological pathways and behavioral plasticity // J. of Experimental Marine Biology and Ecology. Vol. 193. pp. 93–112.
- Ernst B., Orensanz J.M., Armstrong D.A. 2005. Spatial dynamics of female snow crab (Chionoecetes opilio) in the eastern Bering Sea // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 62. pp. 250–268.
- Hooper R.G. 1986. A spring breeding migration of the snow crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabr.), into shallow water in Newfoundland // Crustaceana. Vol. 50 (3). pp. 257–264.
- Gayanilo F.C. Jr, Sparre P., Pauly D. 2005. FAO-ICLARM stock assessment tools II. User's guide. FAO Computerized Information Series (Fisheries). No. 8, Revised version. Rome, FAO. 168 p. (http://www.fao. org/docrep/009/y5997e/y5997e00.htm)
- Lovrich G.A., Sainte-Marie B. 1997. Cannibalism in the snow crab, Chionoecetes opilio (O. Fabricius) (Brachyura: Majidae), and its potential importance to recruitment // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 211. P. 225 245.
- Moriyasu M., Lanteigne C. 1998. Embryo development and reproductive cycle in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (Crustacea: Majidae), in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada. Can J Zool 76: 2040–2048.
- Mullowney D., Morris C., Dawe E., Zagorsky I., Goryanina S. 2017. Dynamics of snow crab (Chionoecetes opilio) movement and migration along

the Newfoundland and Labrador and Eastern Barents Sea continental shelves. Reviews in Fish Biology and Fisheries DOI 10.1007/s11160-017-9513-y

- Orlov, Yu.I., Ivanov, B.G. 1978. On the introduction of the Kamchatka King Crab Paralithodes camtschatica (Decapoda: Anomura: Lithodidae) into the Barents Sea. Marine Biology. Vol. 48. pp. 373–375.
- Parada C., Armstrong D.A., Ernst B., Hinckley S., Orensanz J.M. 2010. Spatial dynamics of snow crab (Chionoecetes opilio) in the eastern Bering Sea — Putting together the pieces of the puzzle // Bulletin of Marine Science. Vol. 86(2). ρp. 413–437.
- Sainte-Marie G., Sainte-Marie B. 1998. Morphology of the spermatheca, oviduct, intermediate chamber and vagina of the adult snow crab (Chionoecetes opilio) // Can. J. Zool. 76: 1589–1604.
- Sainte-Marie B., Turcotte C. 2003. Assessment of snow crab (Chionoecetes opilio) catchability by Japanese trap

// Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 2508E: vii + 21 p.

- Sainte-Marie B., Gosselin T., Sévigny J.M., Urbani N. 2008. The snow crab mating system: opportunity for natural and unnatural selection in a changing environment. Bull. Mar. Sci. Vol. 83: 131–161.
- Sainte-Marie B., Sévigny J., Smith B.D., and Lovrich G.A. 1996. Recruitment variability in snow crab (Chionoecetes opilio): pattern, possible causes, and implications for fishery management, in: High Latitude Crabs: Biology, Management, and Economics. Alaska Sea Grant College Program. AK-SG-96-02, pp. 451-478.
- Zimina O.L. 2014. Finding the Snow Crab Chionoecetes opilio (O. Fabricius, 1788) (Decapoda: Majidae) in the Kara Sea // Rus. J. of Marine Biology. Vol. 40. No. 6. pp. 490–492.

TABLE CAPTIONS

Table 1. Amount of data collected onboard "Alexandr Mashakov", "Morsloy Bris", "Nikplay Solodchuk" and "Polarniy Issledovatel" in the Barents Sea during the fishing seasons 2013, 2014, 2016 и 2017. PL — rectangular traps; TL — trapezium traps; KL — conical traps.

Table 1. Size frequency parameters (±SD) of snow crab in the Barents Sea during the fishing seasons 2013, 2014,2016 и 2017.

FIGURE CAPTIONS

Fig. 1. The area of fishing operations (scientific survey stations and commercial trap lines) of "Alexandr Mashakov", "Morsloy Bris", "Nikplay Solodchuk" and "Polarniy Issledovatel" in the Barents Sea during the fishing seasons 2013, 2014, 2016 и 2017.

Fig. 2. Relationship between of CW (mm) and CH (mm) of morphometrically mature males and morphometrically immature males of snow crab in the Barents Sea during the fishing seasons 2013 and 2016.

Fig. 3. Size frequency distribution of males and females of snow crab in the Barents Sea during the fishing seasons 2013, 2014, 2016 и 2017. Abscissa axis displays CW range, ordinate axis displays frequencies of size classes calculated separately for males and females.

Fig. 4. Size frequency distribution of morphometrically mature males and morphometrically immature males of snow crab in the Barents Sea during the fishing seasons 2013 (A) and 2016 (B). Abscissa axis displays CW range, ordinate axis displays frequencies of size classes calculated separately for MM and MI.

Fig. 5. Spatial distribution of morphometrically mature males snow crab (A, B) and morphometrically immature males (C, D) in the Barents Sea during the fishing seasons 2013 (A, C) and 2016 (B, D). Dotted rectangle on the figures A and C displays the area surveyed during 2016 fishery season (B, D).

Fig. 6. Spatial distribution of percentage of morphometrically immature males snow crab in the Barents Sea during the fishing seasons 2013 and 2016.

Fig. 7. Spatial distribution of females snow crab in the Barents Sea during the fishing seasons 2013, 2014, 2016 и 2017.

Fig. 8. Size frequency groups of males snow crab in the Barents Sea during the fishing seasons 2013, 2014, 2016 M 2017 revealed using IRS-3.0 analysis. Dotted line shows size frequency variations within the groups. Vertical line shows legal size (100 mm CW) of snow crab in the Barents Sea.

Fig. 9. Spatial distribution of size frequency groups of males snow crab in the Barents Sea during the fishing seasons 2013, 2014, 2016 и 2017. Hatched area shows females snow crab densities over 200 ind./km².