

УДК 584.587

К ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЕ ЮЖНО-КУРИЛЬСКИХ
ПОСЕЛЕНИЙ ТРАВЯНОЙ КРЕВЕТКИ *PANDALUS LATIROSTRIS*
(CRUSTACEA, DECAPODA, PANDALIDAE)

А.И. Буяновский, А.Ю. Огурцов, В.Е. Полонский (ВНИРО)

ON POPULATION STRUCTURE OF GRASS SHRIMP
PANDALUS LATIROSTRIS (CRUSTACEA, DECAPODA, PANDALIDAE)
IN THE WATERS ADJACENT TO THE SOUTH KURILE ISLANDS

A.I. Buyanovsky, A.Y. Ogurtsov, V.E. Polonsky (VNIRO)

Biology, distribution and population structure of the grass shrimp *Pandalus latirostris* were studied by means of shrimp trap surveys in coastal areas of the South Kuril Islands in 2004 and 2006. Analysis of size composition gave ground to suggest that most of grass shrimps live about 4 years. Spawning occurs in the second half of summer, first near the Kunashir Island than near Habomai Is. Modal carapace length of shrimps at age 1+ varies from 21 to 23 mm in September increasing to 23–25 mm in December. Size composition of shrimps depends more on the seasonal factors than on spatial ones. At the first half of the fall the ratio between males (age 2+, 3+) and females (age 4+) is almost equal, with the exception of the Yuri Island (Habomai), where males (age 2+) are the most numerous. At the second half of the fall patches of females disperse and only males remain in the catches. Synchronous variability of size structure suggests equal distribution of catch effort throughout the regions. Stable catches (about 0.8 kg per trap) near the Kunashir Island suggest that catch effort may remain the same. Decrease of catches near the Habomai Is 3 times (from 1.3 kg/trap in 2004 to 0.4 kg/trap in 2006) suggests that catch effort should be limited by 1-2 boats necessary for monitoring of the stock. The monitoring could be optimized through delimiting the area into 8 small-scale areas, each with characteristic size-age composition.

Травяная креветка (чилиим) *Pandalus latirostris* Rathbun, 1902 (= *P. kessleri*, Czernavsky, 1878) – субтропический тихоокеанский приазиатский вид, обитающий от Корейского полуострова (южнее Инчхона) и острова Хонсю (Нагасаки) на юге до Южных Курил (о. Итуруп), залива Анива и Татарского пролива (залив Де-Кастри и г. Красногорск у материкового и сахалинского берегов соответственно) на севере [Кобякова, 1958, 1979; Арзамасцев и др., 2001; Иванов, 2001б]. Обладая всеми характеристиками промыслового вида – крупными размерами, высокой численностью, способностью к образованию скоплений [Левин, 1994], креветка добывается достаточно давно, как минимум с 1920-х гг. [Иванов, 2005], и в разных частях ареала изучена достаточно подробно [Kurata, 1981; Иванов, 2001б; Попова, Чербаджи, 2004]. Вид населяет прибрежную зону, основные скопления формируются в биоценозе морской травы на глубинах до 5 м, хотя в отдельных районах их регистрировали на глубинах до 30 м. Ведет подвижный образ жизни, но протяженных миграций не совершает. Питается морской травой, водорослями, небольшими моллюсками и ракообразными. Оплодотворение внутреннее, икра появляется на плеоподах самок на следующие сутки после спаривания [Ефим-

кип, Микулич, 1985]. Выпашивание икры в разных частях ареала длится от 6 [Kurata, 1981] до 9 мес. [Ефимкин, Микулич, 1985]. После выклева на стадии зоэа личинка пребывает в планктоне около месяца и после 4 линек [Kurata, 1981] переходит к дошному образу жизни.

Из 200–300 т креветки, добывавшихся в провинции Немуро в 1939–1941 гг., основной объем приходился на южные Курильские острова [по: Букин, Вялова, 2001]. В советское время, из-за отсутствия спроса, ежегодный вылов не превышал 20 т, а к середине 1990-х гг., в связи с открывшимися возможностями экспорта, он возрос до 450 т [Иванов, 2001а]. Такая высокая нагрузка на популяцию быстро дала отрицательный эффект, и с 1997 г. разрешенный вылов (ОДУ) креветки у о. Кунашир снизился до 60 т, а с 2003 г. — до 25–30 т. Сведений о промысле в районе Малой Курильской гряды в XX веке нам найти не удалось; с 2001 г. разрешенный вылов здесь не превышает 30 т.

Интенсификация промысла у о. Кунашир и Малых Курил способствовала развитию биологических исследований травяной креветки. Изучены особенности распределения, темпы роста и основные этапы жизненного цикла [Букин, Вялова, 2001; Даутов и др., 2004; Бегалов, Бегалова, 2004; Попова, Чербаджи, 2004]. И хотя некоторые результаты противоречат японским данным по северо-восточному Хоккайдо [Kubo, 1951; Mizushima, 1987, 1992] и требуют уточнения, все эти сведения позволяют поставить целью настоящей работы выяснение функциональной структуры южно-курильских поселений и разработку стратегии рационального промысла травяной креветки.

Краткая физико-географическая характеристика района [по: Атлас..., 1956; Лоция..., 1998]

Акватория исследованного района, между островами Кунашир, южными островами Малой Курильской гряды и примыкающему к ним северо-восточным побережьем острова Хоккайдо, мелководна (рис. 1): в проливе Измены максимальная глубина 27 м, в южной части Южно-Курильского пролива она не превышает 50 м.

Большая часть дна занята песчаными, ракушечными и гравийно-галечными грунтами. Твердые грунты, скальные и валунно-глыбовые, встречаются в районе мысов и подводных отмелей.

Температура воды на поверхности зимой в среднем колеблется от 1 до 3,5 °С. Летом она варьирует от 9 до 14 °С, а на 25 м понижается до 3–8 °С. В заливе Измены температура в сентябре достигает 17–18 °С [Попова, Чербаджи, 2004].

Динамическая схема района определяется течением Соя, формирующим здесь и у охотоморского побережья о. Хоккайдо самостоятельную водную массу от дна до поверхности. Следуя от пролива Лаперуза и огибая с двух сторон о. Кунашир, воды течения попадают в Южно-Курильский пролив и через проливы Малой Курильской гряды уходят в Тихий океан и далее на юг, уже с течением Оясио. При устойчивом юго-восточном ветре, наоборот, тихоокеанские воды через пролив Измены попадают в Охотское море. Скорость течения в исследуемом районе в среднем равно 1 узлу, а в проливах Малой Курильской гряды может достигать до 3 узлов.

У южного побережья о. Кунашир [цит. по: Попова, Чербаджи, 2004] основная струя фонового течения движется от мыса Палтусова к мысу Весло. На акватории залива Измены этот поток формирует два круговорота, один из которых, антициклонический, поворачивает от м. Весло налево, в центральную часть залива и далее, на север, к южному побережью острова. Западная часть залива находится под влиянием циклонического круговорота, восточная ветвь которого направлена на север, к мысу Палтусова (см. рис. 1).

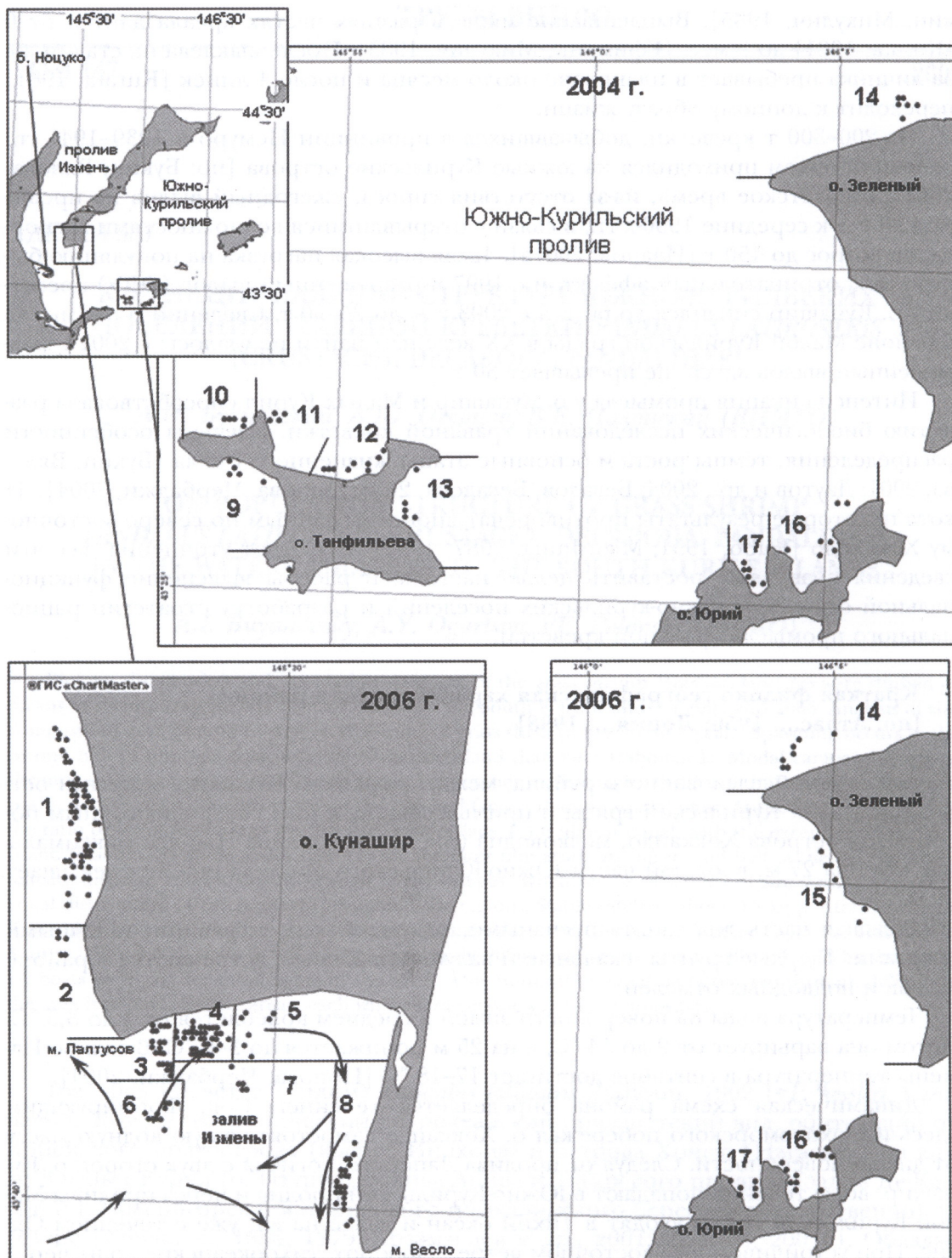


Рис. 1. Исследование травяной креветки у Южных Курил: карта-схема расположения станций, границы и номера участков, схема циркуляций в заливе Измены [по: Попова, Чербаджи, 2004]

Fig. 1. Grass shrimp research: map of sampling, borders and numbers of patches, circulation in the Izmena Bay [after Popova and Cherbajdi, 2004]

В целом, как место обитания травяной креветки залив Измены занимает лучшее положение, чем побережье Малых Курил, поскольку, во-первых, отделен от прямого действия океанической волны самой Малой Курильской грядой и Весловским по-вом. Не случайно здесь расположен порт Головинно, который в япон-

ский период был «столицей» Кунашира. Во-вторых, мелководность залива (средняя глубина 5–6 м, максимальная 10 м) благоприятна для распространения биоценоза морской травы – основного биотопа креветки. И, в-третьих, относительная замкнутость циркуляции, наряду с мелководностью залива, способствует удержанию здесь личинок креветки и лучшему прогреву воды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили сборы креветок у о. Кунашир в 2006 г. и о-вов Зеленый, Юрий, Танфильева в 2004 и 2006 г. (см. рис. 1, табл. 1).

Сбор материала осуществляли с небольшой лодки, где находилась бригада добытчиков в составе 3 человек. Для вылова использовали конические обтянутые делью с ячейей (расстояние от узла до узла) 15 мм ловушки японского производства (см. табл. 1) с 4 боковыми входами. Ловушки были собраны в группы, порядки, и крепились к общему канату, хребтине. Для закрепления порядка к его концам привязывали буи и якоря. Застой ловушек варьировал от 1 до 6 дней, составляя в среднем 2 дня.

Таблица 1. Сроки и районы исследований, параметры ловушек и объем материала

Table 1. Time and regions of sampling, traps parameters, number of samples and measured shrimps

Параметры ловушек	о. Кунашир	Малые Курилы	Малые Курилы
	Дата, месяц, год		
	03.09–04.12 2006	19.09–09.10 2004	02.09–20.11 2006
	Глубина, м		
	2–11	1–16	1–18
Высота ловушек	48	50	50
Диаметр нижнего кольца ловушки, см	72	95	95
Диаметр верхнего кольца ловушки, см	52	75	75
Среднее число ловушек в порядке, шт.	35	50	35
Расстояние между ловушками в порядке	7	7	8
Приманка	Горбуша	Головы горбуши, сайра	Сайра
Число проб	229	97	78
Число креветок	31 001	5 697	11 682

При сборе материала регистрировали координаты начала и конца порядка с помощью ручной системы GPS марки «Garmin Etrex». В этих же точках измеряли глубину с помощью ручного лота. Также регистрировали сроки выборки и постановки порядка; если порядок не переносили на другое место, то регистрировали сроки последней переборки.

Для сбора биологической информации использовали неотсортированный улов из 1–3 ловушек, последовательно расположенных вблизи одного из концов порядка. Креветок помещали в отдельную емкость, подсчитывали и обрабатывали по стандартной методике [Иванов, Столяренко, 1990]: у каждой особи измеряли длину карапакса (базовый промер) и его твердость, определяли пол. По возвращении на берег проводили взвешивание; иногда на берегу выполняли всю обработку. Для определения зависимости между длиной карапакса и промысловой длиной тела в 2004 г. было отобрано 475 креветок; длина их карапакса варьировала от 12 до 41 мм.

Длину карапакса измеряли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм как расстояние от заднего края заглазничной впадины до середины заднего края карапакса. Промысловую длину тела измеряли линейкой с точностью до 1 мм как расстояние от заднего края заглазничной впадины до конца тельсона. Твердость карапакса оценивали по 3-балльной шкале: 1 – панцирь мягкий, кривая на ощупь мягкая; 2 – панцирь неокрепший, при легком надавливании прогибается; 3 – панцирь твердый, прогибается только при сильном надавливании.

При определении пола использовали 3 признака и руководствовались ключом:

1. Гонады («внутренняя икра») под карапаксом при его приподнятии или удалении:

1.1 видны2.1–2.2

1.2 не видны2.3–2.4

2. Стернальные шипы абдомена:

2.1 (1.1) отчетливо прощупываются, слегка покалывая палец.....3.1–3.2.

2.2 (1.1) прощупываются нечетко или не прощупываются.....самка (ранее спаривавшаяся)

2.3 (1.2) отчетливо прощупываются, слегка покалывая палец.....3.3–3.4.

2.4 (1.2) прощупываются нечетко или не прощупываются.....самка (ранее спаривавшаяся)

3. Первый придаток эндоподита плеопода 1 (*appendix interna*):

3.1 (2.1) имеется.....интерсекс

3.2 (2.1) отсутствует.....самка (ранее не спаривавшаяся)

3.3 (2.3) имеется.....самец

3.4 (2.3) отсутствует..... самка (ранее не спаривавшаяся)

Используемый подход слегка отличается от классического [Kashiwagi, 1974b; Иванов, Соколов, 1997], и его правомерность обсуждается ниже. Очевидно, что, независимо от вышеприведенной схемы, самками также считали всех особей с икрой (или остатками икры) на плеоподах.

Все гистограммы размерного состава строили с шагом 1 мм. При определении возраста использовали: модальный анализ, наблюдения за смещением мод при сборе проб на одном участке и литературные данные. Под понятием «модальный размер» подразумевали нижнюю границу модального размерного класса (длина карапакса, мм). Итогом модального анализа было выделение мономодальных классов – группы последовательно расположенных размерных классов, частоты которых характеризуются мономодальным, чаще близким к нормальному, распределением.

При выделении групп проб со сходным размерным составом использовали оригинальную методику [Буяновский, 2004, 2005а; Буяновский, Поляков, 2007], близкую к методу рекуррентных групп [Fager, 1957; Крылов, 1969, 1971]. По сравнению с начальными исследованиями [Буяновский, 2004] она была преобразована в специальную программу для ПК («ИРС-2.1», © ВНИРО, Буяновский, Поляков, 2007), позволившую существенно ускорить расчеты. Итогом расчетов является выделение 3-х категорий проб: (1) пробы, входящие в одну группу; (2) пробы, которые могут быть отнесены к 2 и более группам; (3) пробы, которые не могут быть отнесены ни к одной из групп. Размерный состав каждой пробы, входящей в одну группу, сходен (здесь и далее: размерный состав сходен, если расчетное значение критерия согласия $\lambda \leq 1,36$) с усредненным размерным составом данной группы – типом размерной структуры [Буяновский, 2004] – и не сходен с усредненным размерным составом других групп. Соответственно, для проб категории (2) он сходен с усредненным размерным составом 2-х и более групп, а для проб категории (3) – несходен с усредненным размерным составом ни одной из выделенных групп. При сравнении размерного состава проб использовали шаг 1 мм; использовали только пробы с выборкой не менее 20 экз.

Для других математических расчетов и построения графиков использовали программы MS® Office Excel 2003 и STATISTICA 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сезонные изменения

В 2006 г. у Малых Курил (рис. 2, А) самки без икры доминировали только в первой декаде сентября; затем их доля снизилась, и до третьей декады октября она не превышала 3%. С конца октября она вновь выросла, но, поскольку доля особей ЛВ (с остатками икры на плеоподах) оставалась крайне низкой, то следует признать, что отсутствие икры было обусловлено яловостью самок, а не выклевом личинок. В 2004 г. результаты были сходными: в третьей декаде сентября доля самок с икрой составляла 98%, а в первой декаде октября 99%.

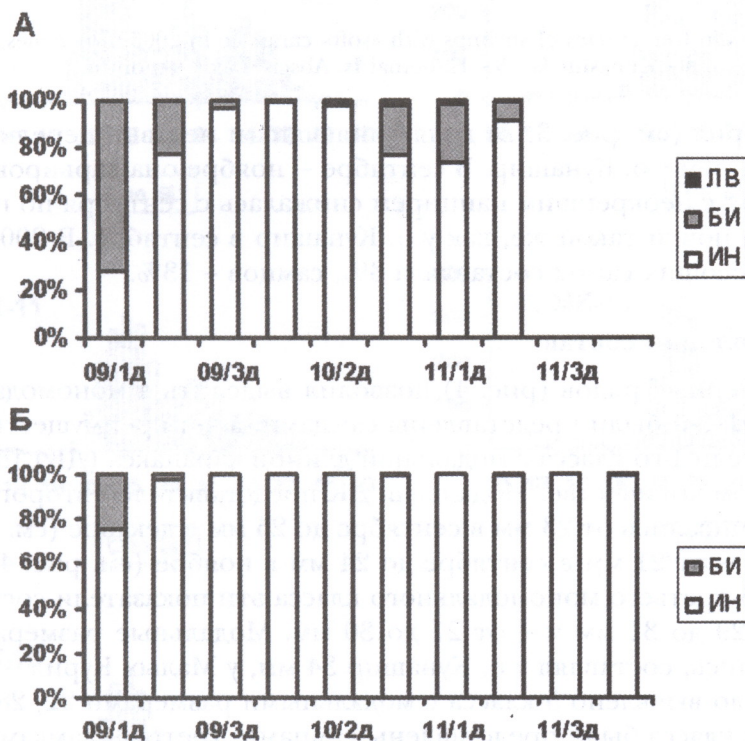


Рис. 2. Динамика соотношений между стадиями состояния икры самок травяной креветки в 2006 г.: А – Малые Курилы; Б – о. Кунашир. Стадии: ЛВ – личинки выпущены; БИ – без икры; ИН – икра наружная. По оси абсцисс – месяц/декада

Figure 2. Changes in ratio between different stages of outer eggs in females of the grass shrimp *P. latirostis* in 2006: А – Nabomai Is; Б – Kunashir Is. Developmental stages: ЛВ – larvae released; БИ – without eggs; ИН – eggs attached to pleopods. Abscises axis – month/decade

У о. Кунашир (см. рис. 2, Б) доля самок без наружной икры была относительно высокой только в первой декаде сентября: почти такой же, как у Малых Курил во второй декаде сентября (см. рис. 2, А). Затем она снизилась и начиная с третьей декады сентября не превышала 3%.

В 2004 г. у Малых Курил доля интерсексов составляла 0,23%. В 2006 г. ни у о. Кунашир, ни у Малых Курил интерсексов обнаружено не было.

Доля линяющих и недавно перелинявших (стадии панцирь мягкий или панцирь неокрепший) самцов у о. Кунашир (рис. 3, А) была относительно высокой в сентябре – октябре. В ноябре она снизилась, и в декабре у всех креветок был

твёрдый панцирь (стадия 3). Среди самок недавно перелинявшие особи в заметном количестве были отмечены только в сентябре.

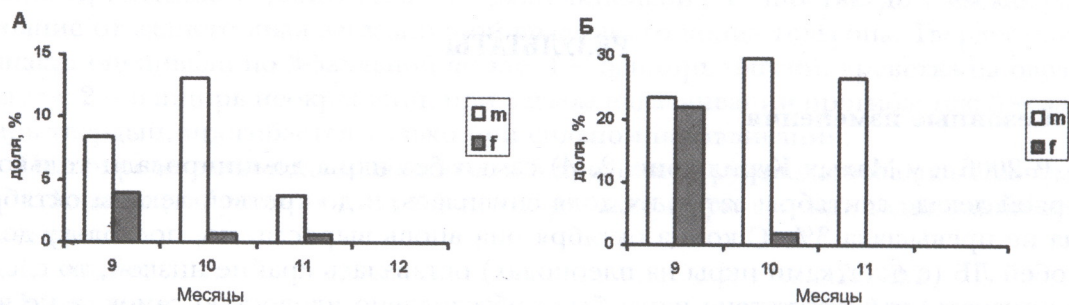


Рис. 3. Динамика доли креветок с мягким и неокрепшим панцирем в 2006 г. m – самцы, f – самки. А – о. Кунашир, Б – Малые Курилы

Figure 3. Changes in frequencies of shrimps with «soft» carapace in 2006. m – males, f – females. А – Kunashir Is.; Б – Nabomai Is. Abscises axis – months

У Малых Курил (см. рис. 3, Б) доля линяющих и недавно перелинявших самцов была выше, чем у о. Кунашир. В сентябре – ноябре она варьировала от 21 до 29%. Доля самок с неокрепшим панцирем снижалась с сентября по ноябрь. В октябре она была почти такой же, как у о. Кунашир в сентябре. В 2004 г. у Малых Курил доля линяющих самок составляла 3%, самцов – 13%.

Размерно-половой состав

Анализ размерных рядов (рис. 4) позволил выделить 4 мономодальных класса, из которых 1–3-й были представлены самцами, а 4-й преимущественно самками. Представители 1-го класса с модальной длиной карапакса (ДК) 15–16 мм улавливались в малом количестве. Модальная ДК представителей второго класса у о. Кунашир увеличивались от 23 мм в сентябре до 25 мм в декабре (см. рис. 4, А–Г); у Малых Курил – от 21 мм в сентябре до 24 мм в ноябре (см. рис. 4, Д–Ж). Для представителей третьего мономодального класса эти показатели составили соответственно от 29 до 31 мм и – от 27 до 30 мм. Модальные размеры самок (4-й класс) не менялись, составляя у о. Кунашир 34 мм, у Малых Курил – 32–33 мм.

В 2004 г. было выявлено 3 класса с модальными размерами 22, 28 и 35 мм: из них два первых класса были представлены самцами, третий – самками. Кроме того, штучно регистрировали особей ДК 14–16 мм.

Зависимость между длиной карапакса (ДК) и промысловой длиной тела (ДТ) весьма удовлетворительно (достоверность аппроксимации $R^2 = 0,97$) описывалась линейным уравнением:

$$ДТ (мм) = 3,1 \times ДК(мм) + 7,4$$

Модальные размеры креветок у Малых Курил в 2004 и 2006 гг. были сходными. В одни и те же месяцы 2006 г. значения модальных размеров у о. Кунашир были более высокими, чем у Малых Курил.

Изменчивость размерного состава

После анализа размерного состава 404 проб с помощью программы «ИРС»-2 было выявлено 6 групп (рис. 5), объединивших 274 пробы (табл. 2); 41 проба не была отнесена ни к одной группе, и размерный состав 89 проб мог быть отнесен к 2 и более группам. Здесь и далее нумерация групп дается в соответствии с числами, выданными программой при выводе результата.

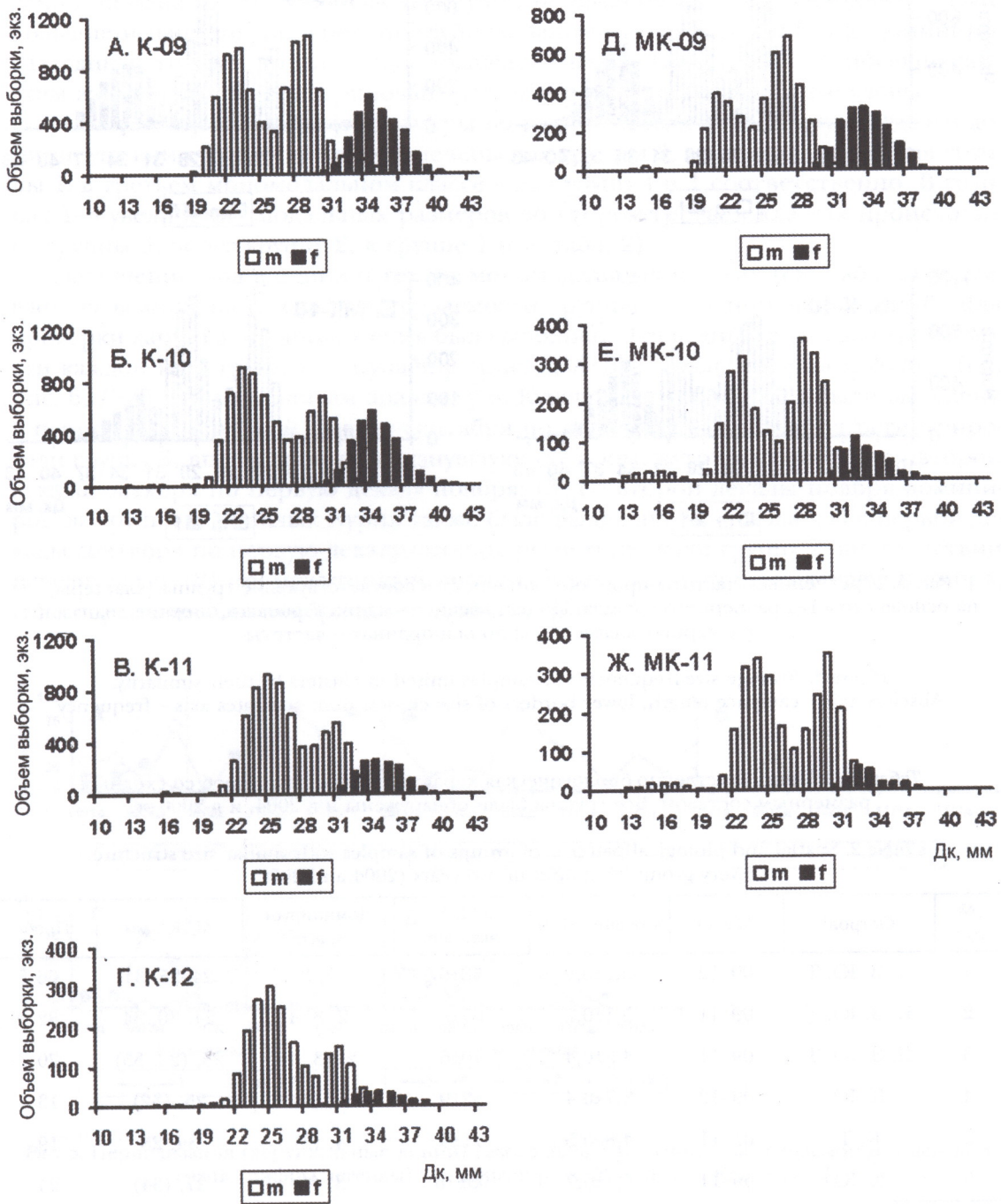


Рис. 4. Размерно-половой состав поселений травяной креветки у о. Кунашир (К: А-Г) и Малых Курил (МК: Д-Е) в сентябре (А, Д), октябре (Б, Е), ноябре (В, Ж) и декабре (Г) 2006 г. м – самцы, f – самки

Figure 4. Size and sex composition of *P. latirostris* in waters of Kunashir Is. (K: A-G) and Habomai Is. (MK: Д-Е) in September (А, Д), October (Б, Е), November (В, Ж) and December (Г) 2006. m – males, f – females. Abscises axis – carapace length, lower borders of size classes, mm; ordinates axis – number of shrimps analyzed

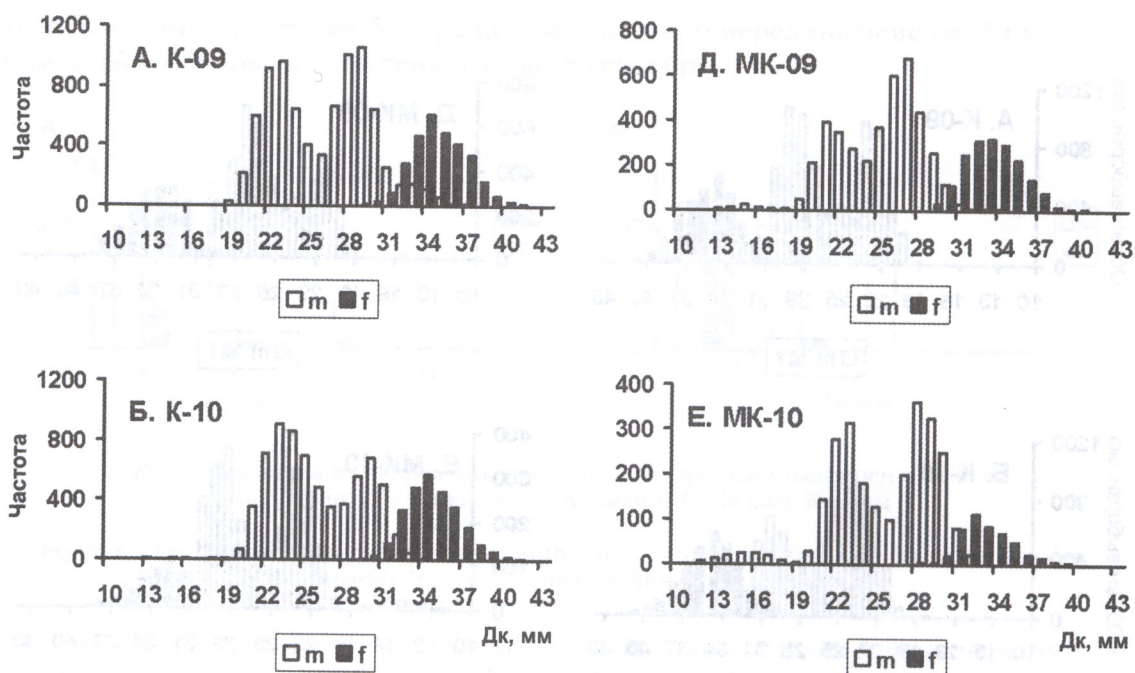


Рис. 5. Усредненные частоты проб, объединенных в соответствующие группы (кластеры) на основе сходства размерного состава. По оси абсцисс – длина карапакса, нижние диапазоны размерных классов, мм; по оси ординат – частоты

Figure 5. Average size-frequencies of samples united in clusters by their similarity. Abscises axis – carapace length, lower borders of size classes, mm; ordinates axis – frequency

Таблица 2. Пространственно-биологическая характеристика групп проб со сходным размерным составом. Все группы были обнаружены и в 2004, и в 2006 гг.

Table 2. Spatial and biological patterns of groups of samples with similar size structure. Every group was found in two years (2004 and 2006)

№ п/п	Остров ¹	Месяц	Средние Н, м	± SE N, экз/лов.	Доминирует класс ²	МДК ³ , мм	Проб
1	К, З, Ю, Т	09–12	5,2±0,2	58±6	2, 3	24–25, 31	66
2	К, З, Ю, Т	09–11	5,1±0,2	67±5	2, 3, 4	24, 30, 34	82
3	К, З, Ю, Т	09–11	4,5±0,4	70±6	2, (3, 4)	23, (28, 35)	70
4	К, Ю	09–12	3,7±0,4	52±9	3, (4)	25, (32)	13
5	К, Т	09–11	4,8±0,5	71±9	4, (3)	34, 28	19
6	К, Ю	09–11	6,1±0,7	90±16	3, (4)	27, (34)	24

¹К – Кунашир, З – Зеленый, Ю – Юрий, Т – Танфильева.

²Доминирующий мономодальный класс, нумерация такая же, как в разделе «Размерно-половой состав»: последний класс – 4-й; в скобках указан субдоминирующий класс.

³Модальная длина карапакса, приводится в соответствии с доминирующим классом (предыдущий столбец).

Чаще других регистрировали пробы, относящиеся к группам: 2 (см. рис. 5, Б), где частоты второго-четвертого мономодальных классов были почти равными; 1 (см. рис. 5, А), где преобладали второй и третий классы (самцы – см. рис. 4); 3, где преобладал второй класс (группа 3: см. рис. 5, В). Каждая из групп была обнаружена и в 2004, и в 2006 гг. Все шесть групп были обнаружены у о. Кунашир. У Малых Курил группа, где доминировал четвертый мономодальный класс (группа 5: см. рис. 5, Д), была отмечена только у о. Танфильева, а группы, где домини-

ровал третий класс (группы 4, 6: см. рис. 5, Г, Е) – только у о. Юрий. Соответственно ни одна из «редких» (№ 4–6) групп не была отмечена у о. Зеленый. Наибольшие и наименьшие средние глубины занимали группы 4 и 6, где доминировал один и тот же, третий, мономодальный класс. Среди проб, относящихся к этим же группам, зарегистрированы минимальные и максимальные уловы.

Минимальные модальные размеры во втором классе (среди групп, где он доминирует или субдоминирует) отмечены для группы 3, максимальные – для группы 1; в третьем мономодальном классе – для групп 4 и 1 соответственно. В группах 1–3 увеличение модальных размеров во втором-третьем классах происходит от группы 3, через группу 2, к группе 1 (см. табл. 2).

Увеличение мод в одних и тех же мономодальных классах (см. табл. 2) указывает на возможность связи встречаемости группы с сезоном наблюдений. Для проверки данного предположения был выполнен подекадный анализ встречаемости каждой из 6 групп у о. Кунашир (рис. 6, А–В) и Малых Курил в 2006 г. (см. рис. 6, Г–Д). По результатам анализа у о. Кунашир (см. рис. 6, А) было выделено 3 периода: (1) с первой декады сентября по первую декаду октября регистрировали группу 3, впоследствии исчезнувшую; (2) промежуточный период со второй декады октября по первую декаду ноября; (3) со второй декады ноября доминировала группа 1. У Малых Курил также было выделено 3 периода: (1) с первой декады сентября по первую декаду октября регистрировали группу 2, впоследствии исчезнувшую; (2) промежуточный период со второй по третью декады октября; (3) с первой декады ноября доминировала группа 1.

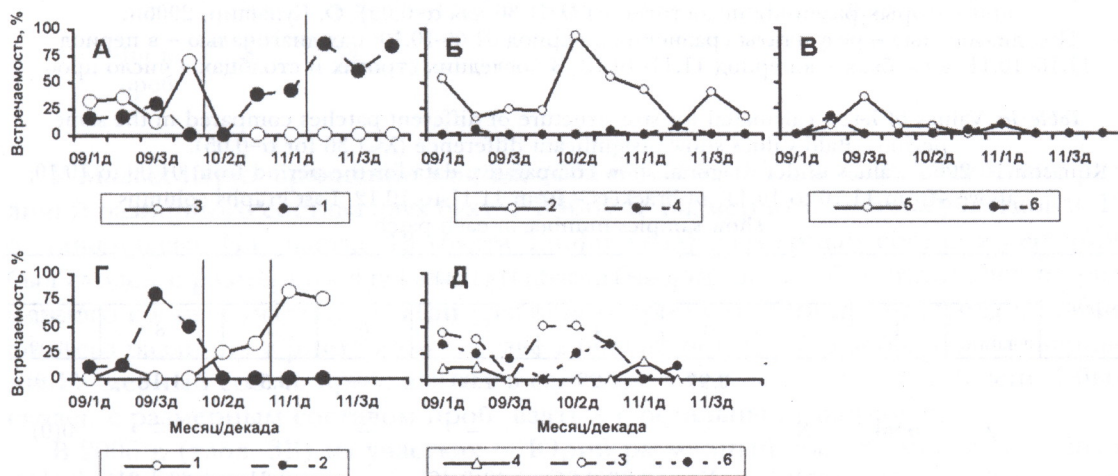


Рис. 6. Периодизация (вертикальные линии) сезона 2006 г. по данным встречаемости отдельных групп (цифры легенды) у о. Кунашир (А–В) и Малых Курил (Г–Д)

Figure 6. Division of 2006 season into periods (vertical lines) basing on the frequencies of occurrence of different groups (groups numbers – legend values) near Kunashir Is. (А–В) and Habomai Is. (В–Г) in 2006. Vertical lines stands for the seasons borders.

Abscises axis – month/decade; ordinates axis – frequency, %

В 2004 г. период наблюдений охватил всего 2 декады, но, поскольку различия по встречаемости большинства групп были весьма заметны (в сентябре для группы 2-й она составила 39%, 3-й – 31%, 5-й – 19%, 6-й – 3%; в октябре соответственно 17, 53, 3 и 23%), то каждую из декад в дальнейшем рассматривали отдельно.

После периодизации было выполнено более мелкое (нежели Кунашир и Малые Курилы) подразделение акватории на отдельные участки. На о. Кунашир за основу было взято деление по гидрологии [Попова, Чербаджи, 2004], у Малой Гряды – «кучность» расположения станций и сходство физико-географических ус-

ловий. Кроме того, для минимизации влияния пространственного фактора учитывали повторяемость сбора проб на одном участке в разные периоды.

На ранее не исследованном юго-западном побережье о. Кунашир (см. рис. 1) было выделено 2 участка: на участке 1 пробы собирали в периоды (1)–(2), на участке 2 – только в период (1). Участки 3 и 6 соответствовали выделяемому ранее [Попова, Чербаджи, 2004] району 2, но на участке 3 пробы собирали в периоды (1)–(3), а на участке (6) – только в период (1). Участок 4 не вошел ни в один из районов, выделенных Л.И. Поповой и И.И. Чербаджи, а участки 5, 7–8, соответствовали их районам 1, 3–4.

На Малых Курилах, у о. Танфильева (см. рис. 1) участки 9, 10, 13 соответствовали разным бухтам, а участки 11–12 были выделены в связи с большим разрывом между крайними станциями. У о. Зеленый участки 14, 15 соответствовали его северному и западному побережью, а у о. Юрий участки 16, 17 соответствовали бухтам Широкая и Катерная.

Взаимное сравнение усредненного размерного состава проб с разных участков, взятых в одни и те же периоды, показало, что у о. Кунашир (табл. 3А) размерный состав проб с участков 3 и 4 был сходен при сравнении в каждый из трех периодов. На участках 1, 2 и 6 размерный состав был сходен в сентябре – начале октября. Для других пар участков устойчивого сходства отмечено не было: в зависимости от периода наблюдений размерный состав сравниваемых участков мог быть или сходным, или различным.

Таблица 3А. Значения критерия согласия λ , рассчитанные при сравнении размерного состава проб с разных участков в одни и те же сроки. Жирным шрифтом выделены значения, при которых различия недостоверны ($\lambda \leq 1,36$ для $\alpha = 0,05$). О. Кунашир, 2006 г.

Под диагональю – результаты сравнения в период 01.09–10.10; над диагональю – в период 11.10–10.11, в скобках – в период 11.11–10.12. В последних строках и столбцах – число проб

Table 3a. Values of λ -test calculated for size structure of different patches compared in the same periods. Bold values show insignificant difference ($\lambda \leq 1.36$ for $\alpha = 0.05$). Kunashir Is. 2006. Values under diagonal show comparative data for the period from 01.09 to 10.10; above – from 11.10 to 10.11, in brackets – from 11.11 to 10.12. Last graphs columns show samples number in each patch

Сроки	Сроки 11.10 – 10.11 (11.11 – 10.12)									
	№ участка	1	2	3	4	5	6	7	8	Число проб
	1	X	–	0.97	1.23	1.80	–	0.54	1.18	31(0)
	2	0.90	X	–	–	–	–	–	–	0(0)
	3	1.78	2.16	X	0.36(0.65)	1.42(0.46)	–	0.31	1.33(1.21)	13(14)
01.09	4	1.97	2.81	1.24	X	1.25(0.79)	–	0.55	1.61(1.23)	13(31)
–	5	3.58	4.60	2.94	1.91	X	–	1.28	2.79(1.42)	4(3)
10.10	6	0.67	1.04	1.78	1.77	3.35	X	–	–	0(0)
	7	1.05	1.48	0.75	1.08	2.58	0.98	X	0.85	2(0)
	8	2.36	3.46	2.01	0.87	1.30	2.25	1.61	X	9 (3)
	Число проб	46	7	6	8	1	14	4	20	X

У Малых Курил сравнение данных 2004 г. (табл. 3Б) показало отсутствие различий размерного состава двух бухт о. Юрий и размерного состава участков 9–12 о. Танфильева. На участке 13 (бухта Танфильева) размерный состав в сентябре был сходен с размерным составом участков 9–12, но в октябре отличался от размерного состава участка 11. При сравнении проб с о. Юрий с пробами с о. Тан-

фильева различия в размерном составе в большинстве случаев были достоверными.

Таблица 3Б. Значения критерия согласия λ , рассчитанные при сравнении размерного состава проб с разных участков в одни и те же сроки. Жирным шрифтом выделены значения, при которых различия недостоверны ($\lambda \leq 1,36$ для $\alpha=0,05$). Малые Курилы, 2004 г. Под диагональю – результаты сравнения в период 19.09–30.09; над диагональю в период 01.10–09.10, В последних строках и столбцах – число проб

Table 3B. Values of λ -test calculated for size structure of different patches compared in the same periods. Bold values show insignificant difference ($\lambda \leq 1.36$ for $\alpha=0.05$). Habamai Is. 2004. Values under diagonal show comparative data for the period from 19.09 to 30.09; above – from 01.10 to 09.10. Last graphs columns show samples number in each patch

Сроки	Сроки 01.10–09.10									
	№ участка	9	10	11	12	13	14	16	17	Число проб
	9	X	0.37	0.68	0.63	0.80	–	1.51	1.67	6
	10	0.35	X	0.62	0.46	1.07	–	1.85	2.04	7
	11	0.34	0.29	X	0.59	1.55	–	2.24	2.48	1
19.09	12	0.39	0.34	0.40	X	1.29	–	2.04	2.24	14
–	13	0.53	0.59	0.59	0.29	X	–	1.04	1.11	9
30.09	14	0.61	0.84	0.62	0.75	0.87	X	–	–	0
	16	1.56	1.50	1.45	1.61	1.54	1.23	X	0.69	3
	17	1.44	1.76	1.38	1.50	1.66	1.32	0.39	X	7
	Число проб	8	4	4	10	6	7	7	2	X

У Малых Курил сравнение данных 2004 г. (табл. 3Б) показало отсутствие различий размерного состава двух бухт о. Юрий и размерного состава участков 9–12 о. Танфильева. На участке 13 (бухта Танфильева) размерный состав в сентябре был сходен с размерным составом участков 9–12, но в октябре отличался от размерного состава участка 11. При сравнении проб с о. Юрий с пробами с о. Танфильева различия в размерном составе в большинстве случаев были достоверными. Размерный состав проб, взятых в сентябре в северной части о. Зеленый был сходен с размерным составом проб, взятых с остальных участков.

В 2006 г. (табл. 3В) на участках о. Юрий размерный состав креветок в сентябре-начале октября отличался, а в последующие периоды был сходен. Размерный состав креветок с западного побережья о. Зеленый (участок 15) и бухт о. Юрий не различался в 3 случаях из 4. Единственное сравнение, выполненное в сентябре-начале октября, показало сходство размерного состава креветок северного и западного побережий о. Зеленый.

Сравнение данных, собранных в сентябре-начале октября 2004 и 2006 гг., показало высокую степень сходства размерного состава: для о. Юрий $\lambda=0,51$, для северного побережья о. Зеленый – 0,68 (в обоих случаях $\ll \lambda_{\text{табл.}}=1,36$).

Таким образом, сопоставление размерного состава на разных участках позволяет выделить ряд районов, внутри которых размерный состав креветок меняется более или менее синхронно. Для о. Кунашир можно объединить участки 3–4, где размерный состав был сходен во все три периода сбора. Вполне вероятно, что синхронные изменения происходят и на участках 1–2 и 6, но для подтверждения этого предположения необходимо выполнить дополнительные сравнения. То же относится и к участкам 5, 7 и 8, которые пока следует рассматривать как 3 самостоятельных района.

Таблица 3В. Значения критерия согласия λ , рассчитанные при сравнении размерного состава проб с разных участков в одни и те же сроки. Жирным шрифтом выделены значения, при которых различия недостоверны ($\lambda \leq 1,36$ для $\alpha=0,05$). Малые Курилы, 2006 г. Под диагональю – результаты сравнения в период 01.09–10.10; над диагональю в период 11.10–31.10, в скобках – в период 01.11–20.11. В последних строках и столбцах – число проб

Table 3B. Values of λ -test calculated for size structure of different patches compared in the same periods. Bold values show insignificant difference ($\lambda \leq 1.36$ for $\alpha=0.05$). Nabamai Is. 2006. Values under diagonal show compared data for the period from 01.09 to 10.10; above – from 11.10 to 31.10, in brackets – from 01.11 to 20.11. Values in the last graphs and columns show samples number in each patch

Сроки	Сроки 11.10 – 31.10 (01.11–20.11)					Число проб
	№ участка	14	15	16	17	
	14	X	–	–	–	0(0)
01.09	15	0.64	X	– (0.67)	– (0.92)	0(3)
–	16	1.69	1.23	X	1.15 (0.99)	6(7)
10.10	17	2.36	2.01	1.64	X	9(9)
	Число проб	10	9	19	6	X

У Малых Курил в самостоятельный район можно выделить о. Танфильева, в том числе и его восточную часть (участок 13), где различие в размерном составе наблюдали только в одном из восьми случаев. Точно так же, как один район можно рассматривать и две бухты о. Юрий (достоверное различие в одном из пяти сравнений). Данных по о. Зеленый пока недостаточно: скорее всего, северный и западный участки следует относить к одному району, но пока существует всего одно сравнение, их следует рассматривать отдельно.

Пространственная динамика поселений

В юго-западной (участок 1) и юго-восточной (участок 8) частях о. Кунашир уловы, будучи наиболее высокими в сентябре-начале октября (рис. 7, А), со временем снижались. В юго-западной части снижение происходило пропорционально во всех 3-х мономодальных классах, количественное соотношение между которыми первоначально было приблизительно равным (структура 2 типа: см. рис. 5, Б). В юго-восточной части снижение уловов вначале (см. рис. 7, А–Б) затронуло только самцов (см. рис. 4) – третий и, особенно, второй мономодальный класс, который в сентябре-начале октября был доминирующим (структура 3 типа: см. рис. 5, В). Уловы самок, представителей четвертого класса, в этот период почти не изменились. С середины ноября (см. рис. 7, В) снижение уловов затронуло и самцов, и самок, причем вследствие почти полного исчезновения последних здесь установилась структура 1 типа, характеризующаяся доминированием двух мономодальных классов (см. рис. 5, А).

В южной части острова (участки 3–5) наблюдалась противоположная картина: уловы, будучи сравнительно невысокими в сентябре – начале октября, в середине октября – начале ноября увеличились. На западных участках (3–4) увеличение уловов происходило за счет самок, а на восточном – за счет крупных самцов (третий мономодальный класс): численность самок оставалась здесь низкой. В середине ноября – начале декабря уловы самцов остались на прежнем уровне, уловы самок на западных участках снизились, а на восточном участке самки не появились. Вследствие совместного действия всех этих процессов во всем районе установилась бимодальная размерная структура 1 типа.

В 2004 г. (рис. 8, А) размерный состав креветок у о-вов Танфильева и Зеленый характеризовался приблизительно равным соотношением трех мономодальных классов (структура 2 типа: см. рис. 5, Б), но у о. Танфильева уловы были выше

(см. рис. 8, А). У о. Юрий доминировали крупные самцы, представители третьего класса; уловы мелких самцов (второй мономодальный класс) здесь были ниже, чем у других островов, а уловы самок (четвертый класс) – такими же. В целом размерный состав поселений о. Юрий соответствовал структуре 6 типа (см. рис. 5, Е).

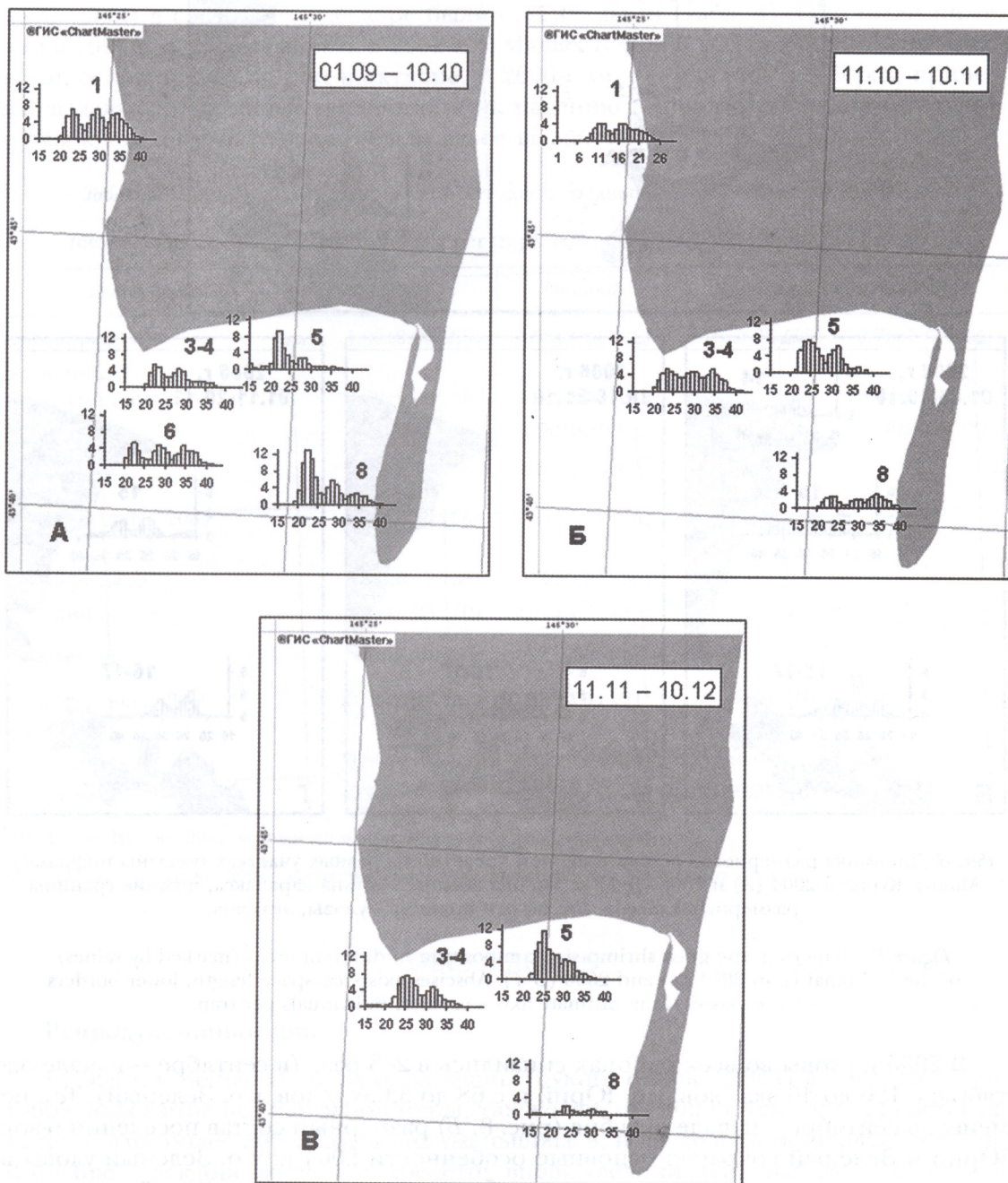


Рис. 7. Динамика размерного состава травяной креветки на разных участках (указаны цифрами) о. Кунашир в 2006 г. По оси абсцисс – длина карапакса, нижние границы размерных классов, мм; по оси ординат – уловы, экз./ловушку

Figure 7. Changes in the grass shrimp size composition in different areas of the Kunashir Is. in 2006 (marked by values). Abscises axis – carapace length, lower borders of size classes, mm; ordinates axis – catches, individuals per trap

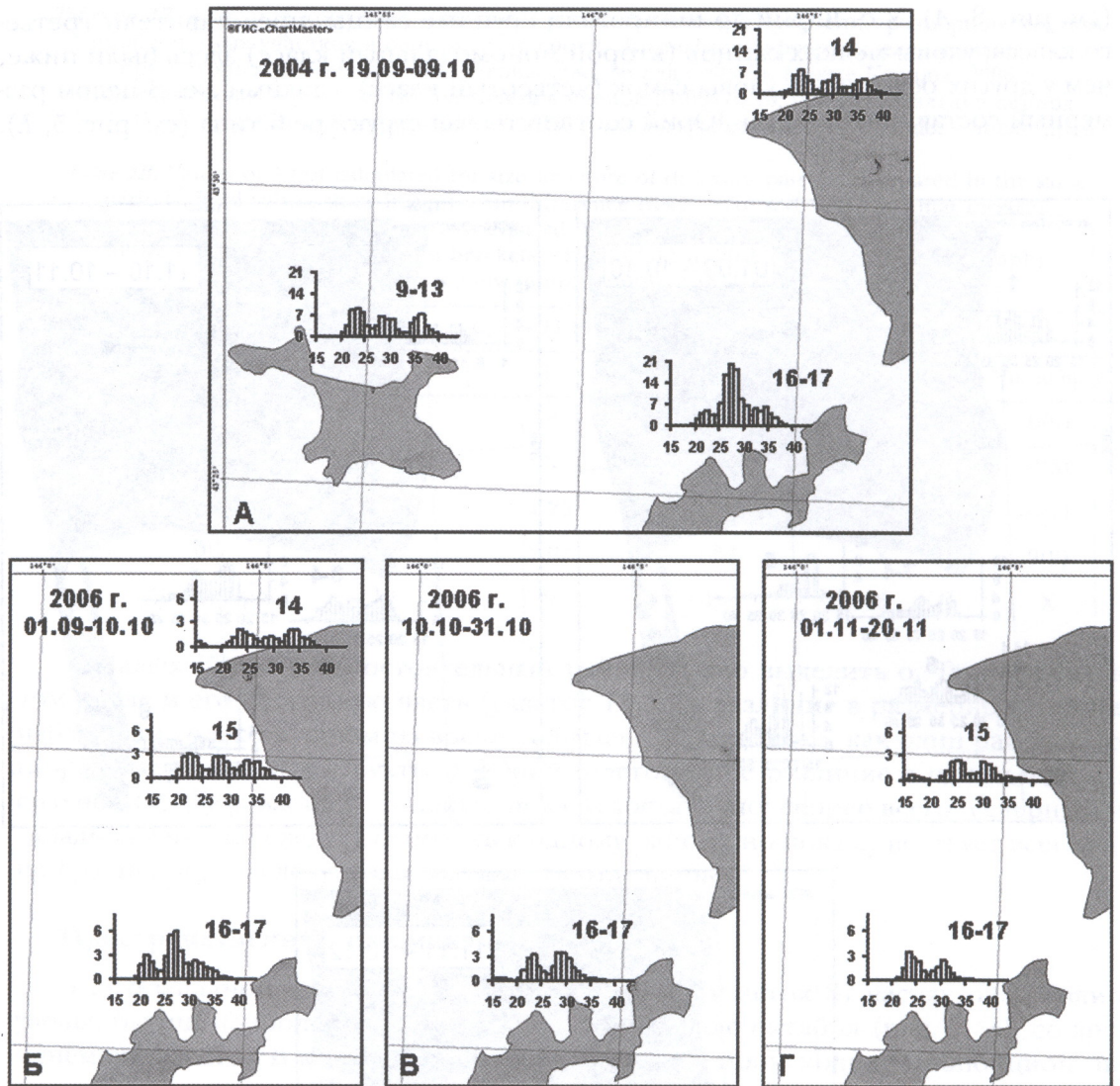


Рис. 8. Динамика размерного состава травяной креветки на разных участках (указаны цифры) Малых Курил в 2004 (А) и 2006 (В-Г) гг. По оси абсцисс – длина карапакса, нижние границы размерных классов, мм; по оси ординат – уловы, экз/лов.

Figure 8. Changes in the grass shrimp size composition in different areas (marked by values) of the Habomai Is. in 2004 (A) and 2006 (B-G). Abscises axis – carapace length, lower borders of size classes, mm; ordinate axis – catches, individuals per trap.

В 2006 г. уловы во всех районах снизились в 2–3 раза (в сентябре – начале октября: с 126 до 40 экз/лов. у о. Юрий и с 68 до 33 экз/лов. у о. Зеленый). Тем не менее, в сентябре – начале октября (рис. 8, Б) размерный состав поселений о-вов Юрий и Зеленый сохранял основные особенности 2004 г.: у о. Зеленый уловы в каждом из трех мономодальных классов были сходными, а у о. Юрий доминировали крупные самцы. Начиная с середины октября (см. рис. 8, В) самки (четвертый мономодальный класс) почти полностью исчезли из уловов и так же, как у о. Кунашир (см. рис. 7, В), у о-вов Юрий и Зеленый установилась бимодальная размерная структура 1 типа (см. рис. 8, Г).

Таким образом, и у о. Кунашир, и у Малых Курил, несмотря на пространственные различия в первой половине осени (см. рис. 7, А, 8, А-Б), в дальнейшем размерный состав поселений менялся сходно: со второй половины осени вследствие опережающего снижения уловов самок тримодальное распределение постепенно замещалось бимодальным (см. рис. 7, Б-В, 8, В-Г). Кроме того, устойчиво

повторяющейся особенностью можно считать доминирование крупных самцов в уловах у о. Юрий (см. рис. 8, А, В).

Динамика уловов

У о. Кунашир, особенно в районах традиционного промысла (без участков 1–2), уловы в сентябре – декабре были стабильными (табл. 4). Они были ниже, чем в 1994 г. и такими же как в 2002 г. У Малых Курил в 2004 г. уловы были высокими, особенно у о. Юрий в октябре. В 2006 г. они снизились в 3–5 раз, причем наблюдалась отчетливая тенденция к их падению в ноябре. В среднем в 2006 г. уловы креветок у о. Кунашир были вдвое выше, чем у Малых Курил.

Таблица 4. Уловы травяной креветки (кг/лов.); среднее \pm SE, в скобках число проб

Table 4. Catches of the grass shrimp (kg per trap): mean \pm SE, samples number in brackets

Район промысла	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
Кунашир, 2006	1.00 \pm 0.08 (85)	0.56 \pm 0.04 (77)	0.76 \pm 0.07 (53)	0.76 \pm 0.07 (14)
В том числе:				
без участков 1–2	0.72 \pm 0.08 (36)	0.60 \pm 0.06 (51)	0.73 \pm 0.08 (43)	0.76 \pm 0.07 (14)
1994 ¹	2.03 \pm 0.20 (3)	1.90 \pm 0.10 (3)	2.20 \pm 0.30 (3)	2.30 \pm 0.10 (3)
2002 ²	0.66 \pm 0.08 (4)	0.66 \pm 0.08 (4)	0.70 \pm 0.08 (4)	–
Малые Курилы, 2004	1.33 \pm 0.10 (50)	1.34 \pm 0.14 (46)	–	–
В том числе:				
Танфильева	1.47 \pm 0.12 (33)	1.22 \pm 0.14 (36)	–	–
Юрий	1.17 \pm 0.23 (10)	2.18 \pm 0.29 (10)	–	–
Зеленый	0.92 \pm 0.10 (7)	–	–	–
Малые Курилы, 2006	0.36 \pm 0.03 (39)	0.39 \pm 0.04 (21)	0.21 \pm 0.04 (19)	–
В том числе:				
Юрий	0.35 \pm 0.05 (22)	0.38 \pm 0.05 (19)	0.23 \pm 0.04 (16)	–
Зеленый	0.37 \pm 0.07 (17)	0.48 \pm 0.03 (2)	0.12 \pm 0.04 (3)	–

¹По: Букин, Вялова, 2001, усреднено по средним уловам для 3-х районов.

²По: Попова, Чербаджи, 2004, усреднено по средним значениям для 4-х районов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Репродуктивный цикл

В 1994 г. в заливе Измены о. Кунашир [Букин, Вялова, 2004] в 1-й декаде сентября доля самок без наружной икры, так же как и в 2006 г. (см. рис. 2) составляла немногим более 20%. Затем она уменьшилась, и до ноября оставалась низкой. В ноябре – декабре доля этих креветок вновь увеличилась: вначале – за счет самок с выпущенными личинками, затем – за счет самок без икры (видимых гонад под карапаксом). Все это указывает, что выклев личинок в этот год происходил в зимний период.

В бухте Ноцуко (см. рис. 1) выклев личинок происходит весной, поскольку уже в мае регистрируют новую генерацию, которая на протяжении года является единственной [Kubo, 1951; Mizushima, 1992]. В других частях ареала появление новой генерации регистрировали с мая по июль [Табунков, 1973; Ефимкин, Микулич, 1985; Kashiwagi, 1974a; Лысенко, 1987] и дополнительных зимних генераций не находили. Согласно нашим данным, ни у о. Кунашир, ни у Малых Курил

выклева личинок в зимний период не происходило, так как доля самок на соответствующей стадии была ничтожно мала (см. рис. 2). Эти результаты соответствуют большинству литературных данных, а феномен, наблюдаемый в 1994 г., следует рассматривать скорее как отклонение от общей схемы.

Очевидно также, что нерест (откладка оплодотворенной икры на плеоподы) креветок у Южных Курил, так же как и в других районах [Kashiwagi, 1974a; Kurata, 1981; Лысенко, 1985; Nishihama et al., 1997] происходит в конце лета-начале осени (см. рис. 2, А, Б).

Размеры и возраст

Согласно литературным данным [Табунков, 1973; Kashiwagi, 1974a; Kurata, 1981; Лысенко, 1985, 1987; Mizushima, 1987, 1992; Nishihama et al., 1997], оседая весной-летом при промысловой длине тела (ДТ) 10–15 мм, к октябрю-ноябрю креветки в разных районах дорастают до 33–57 мм. При модальной ДК 15–16 мм ДТ, согласно уравнению (2), составит 54–57 мм. Таким образом, выделяемый нами первый модальный класс (см. рис. 4, В, Д-Ж) вполне соответствует возрастному классу 0+. Аналогично рассуждая, можно показать, что второй и третий классы соответствуют возрасту 1+ и 2+ (расчетная ДТ 76–85 и 95–104 мм; размах варьирования, по литературным данным, соответственно 65–90 и 92–105 мм). В возрасте 2+ начинается смена пола (см. ниже), и следующий возрастной класс, 3+, представлен самками ДТ 108–113 мм (по литературным данным, 110–120 мм).

Дополнительным подтверждением соответствия выделенных нами модальных размерных классов возрастным является прогрессия модальных размеров самцов с сентября по ноябрь. Среди самок прогрессия не наблюдалась, поскольку, вынашивая икру, они не линяют. Указанные особенности были характерны как для о. Кунашир (см. рис. 4, А-Г), так и для Малых Курил (см. рис. 4, Д-Е).

Хорошо согласуясь с данными по Хоккайдо, Хонсю, Сахалину и Приморью, наши результаты противоречат представлению о том, что у о. Кунашир в 2002 г. размер особей в возрасте 1+ равен 105 мм [Попова, Чербаджи, 2004]. Поскольку в указанной работе гистограммы не приводятся, можно предположить, что авторы, не обнаружив в ловушках молодь, приняли за нее особей возраста 2+.

Вместе с тем, нельзя исключить, что у о. Кунашир есть еще один возрастной класс, 4+, со средними размерами 130–140 мм [Букин, Вялова, 2002; Попова, Чербаджи, 2004]. Возможно, его отсутствие в сборах 2006 г. связано с неоднократно наблюдавшимся эффектом исчезновения немногочисленных старших возрастных классов, вследствие долговременного промыслового изъятия [Smith et al., 1998; Abbe, 2002].

Смена пола

С сентября по декабрь у о. Кунашир в 1994 г. доля интерсексов варьировала от 46 до 68% [Букин, Вялова, 2004]. Сходные данные приводятся и по Малым Курилам в аналогичный сезон 2000–2003 гг. [Бегалов, Бегалова, 2004]. В бухте Ноцуко одна часть самцов превращается в интерсексов в возрасте 2+, другая часть — в возрасте 3+, но обе возрастные группы меняют пол в одни и те же сроки, с мая по сентябрь [Kubo, 1951— цит. по Kurata, 1981]. Согласно более поздним данным [Mizushima, 1987], большинство генерации меняет пол в конце весны — начале лета и около 1–2% особей делает это осенью. На о. Хонсю самцы возраста 1+ меняют пол в мае — августе, а самцы возраста 2+ — в марте — сентябре [Kashiwagi, 1974a]. У Южного Сахалина смена пола заканчивается к сентябрю в конце 2-го — начале 3-го года жизни [Табунков, 1973]. В Приморье смена пола сильно растянута, и переходные особи возраста 1+ встречаются с сентября по июнь (время смены возраста), а возраста 2+ — круглогодично [Лысенко, 1987]. Таким образом, данные по Приморью противоречат результатам японских исследований, дан-

ным по Южному Сахалину, и оригинальным наблюдениям, но хорошо согласуются с литературными данными по Южным Курилам.

Наблюдаемые расхождения могут быть обусловлены разными подходами к понятию «интерсексы (переходные особи)». При классическом, морфологическом, подходе определение пола базируется исключительно на форме придатков эндоподитов 1-й и 2-й пары плеопод [Kashiwagi, 1974b], и именно его использовали исследователи при работе в Приморье и у Южных Курил. При втором, функционально-морфологическом, подходе интерсексами следует считать только тех креветок, которые, сохраняя придатки, пусть и видоизмененные, обладают видимыми под карапаксом гонадами – внутренней икрой: «У переходных особей ... рекомендуется выделять особей со слабо развитой, умеренно развитой и хорошо развитой икрой» [Иванов, Столяренко, 1990 (с. 38)]. Вероятно, именно его использовали другие исследователи, прямо не указывающие на анализ морфологии конечностей. Поскольку изменение придатков начинается раньше появления внутренней икры, то и сроки регистрации «морфологических» переходных особей должны быть более растянуты, чем – «функционально-морфологических». С нашей точки зрения, функционально-морфологический подход предпочтителен, поскольку исключается субъективизм в определении степени редукции придатков, которая может существенно варьировать – например, при определении пола по «строению первой пары плеопод... четкой границы между самцами и переходными особями нет» [Бегалов, Бегалова, 2004]. Кроме того, работая с близким видом *Pandalus hypsinotus* [Буяновский, 2001, 2004], мы неоднократно отмечали, что даже если у переходных особей была хорошо развита внутренняя икра, их придатки не были редуцированы. При строгом следовании морфологическому подходу таких креветок следует считать самцами, что противоречит очевидному.

Таким образом, базируясь на функционально-морфологическом подходе, мы считаем, что в исследуемом районе смена пола травяной креветки, так же как на Хоккайдо, Хонсю и Сахалине, происходит в весенне-летний период, накануне нереста. Вместе с тем, поскольку смена пола происходит в конце 3-го – начале 4-го года жизни, то крупных осенних самцов возраста 2+ (см. рис. 4: модальная ДК 27–31 мм) следует считать потенциальными интерсексами. В таком, демографическом, контексте наши оценки совпадают с результатами А.И. и Г.В. Бегаловых [2004], которые причисляют эту группу к «реальным» интерсексам (в авторском варианте – «переходники»).

Изменчивость размерного состава

Переход от тримодальной размерной структуры к бимодальной, наблюдавшийся в 2006 г. во всех районах (см. рис. 7–8), связан с рассеиванием скоплений самок. Это явление не зависит от плотности скоплений, поскольку его наблюдали и ранее, в 1994 г. [Букин, Вялова, 2001: рис. 4], когда уловы были значительно выше (см. табл. 5). Рассеивание скоплений скорее всего обусловлено начинающимися штормами, вынуждающими креветок зарываться в грунт, ближе к корневищам морской травы [Волова, Микулич, 1963]. При этом вполне закономерно, что первыми начинают искать укрытие самки, так как быстрейший поиск укрытия минимизирует потери икринок вследствие повышенного гидродинамического воздействия. Также вполне естественно, что в открытых районах уход в укрытия начинается раньше, нежели в закрытых: вначале рассеиваются скопления самок у Малых Курил (см. рис. 8, *В, Г*), затем у юго-западного побережья о. Кунашир (см. рис. 7, *А, Б*: участок 1) и в последнюю очередь – в наиболее защищенном заливе Измены.

Сравнение районов

Сопоставляя биологию креветок о. Кунашир и Малых Курил, можно отметить, что в первом районе: уловы более высокие (см. табл. 5); нерест пачипается не менее, чем на 10 дней раньше (см. рис. 2); креветки растут быстрее (см. рис. 5); рассеивание скоплений самок начинается позже (см. рис. 7, 8, Б–Г). Все это является следствием преимуществ в физико-географическом положении и более благоприятной гидрологии южной части острова Кунашир по сравнению с Малыми Курилами (см. раздел «Краткое физико-географическое описание района»).

Функциональная структура поселений и рекомендации по эксплуатации запаса

Итак, полученные данные позволяют частично восстановить функциональную структуру поселений травяной креветки у Южных Курил: для полных данных необходимы весенние наблюдения, которые пока не выполнены. Если считать, что условия обитания креветок в б. Ноцуко и у Южных Курил сходны (см. рис. 1), то выклев личинок происходит предположительно в конце апреля, а полая генерация появляется в мае. К середине осени молодь дорастает по ДК до 15–16 мм (ДТ 56–57 мм). Скорее всего, она держится вместе со взрослыми особями и не улавливается ловушками вследствие большого размера ячеи. По мере роста молодь превращается в самцов, которые в возрасте 1+ обнаруживаются в уловах вместе со старшими возрастными группами. Рассеиваются ли их скопления зимой или нет, пока неясно: скорее всего это зависит от особенностей участка. Миграции, свойственные некоторым другим креветкам сем. Pandalidae [Иванов, 2001а; Буяновский, 2004], не обнаружены. Линьки, сопровождающиеся увеличением размеров, длятся до декабря (см. рис. 4), когда самцы дорастают до 24–25 мм, и возобновляются скорее всего в мае: так же как в б. Ноцуко [по: Kurata, 1981]. На следующий год эти креветки продолжают функционировать как самцы возраста 2+: к декабрю они дорастают до 28–31 мм. Так же, как и самцы возраста 1+, осенью они держатся вместе с представителями других возрастных групп. Морфологические изменения конечностей начинаются осенью (только так можно объяснить регистрацию большой доли интерсексов другими авторами), но развитие гонад, позволяющее их идентифицировать, происходит не раньше декабря. Гаметогенез завершается во второй половине лета, к этому же времени самцы окончательно превращаются в самок и приступают к спариванию с последующим нерестом. В первой половине осени самки с икрой держатся вместе самцами, реже формируют самостоятельные скопления (см. рис. 5, Д). Начиная со второй половины осени, скопления самок рассеиваются: вначале — у Малых Курил, затем — у о. Кунашир. Весной скорее всего скопления восстанавливаются: так же как это происходило в Приморье, где с декабря по апрель самки в уловах почти полностью отсутствовали, а в мае их доля увеличилась [Лысенко, 1987: рис. 1]. После выпуска личинок большинство самок, или погибает, или расселяется за пределы биоценоза морской травы.

В разных районах возрастная структура уловов меняется сходным образом: тримодальное распределение (см. рис. 4, Б, В, Е) переходит в бимодальное (см. рис. 4, А). Разница между районами заключается, во-первых, в том, где чаще встречается тот или иной тип тримодального распределения, и, во-вторых, в сроках трансформации типов распределения. Поскольку эти различия невелики, то можно считать, что для данной группировки определяющим является синхронизированный тип пространственно-временной изменчивости размерного состава с элементами пространственной сегрегации [Буяновский, 2004; 2005б]. При данном типе изменчивости эксплуатация ресурса может базироваться на равномерном распределении промыслового усилия по всей акватории без необходимости

ежегодной ротации районов или выделения охранных зон, связанных с воспроизводством. Объем вылова может планироваться или по традиционным расчетам ОДУ от запаса, или, что представляется более правильным, на планировании промыслового усилия от величины улова на усилие. В частности, поскольку с 2002 г. (см. табл. 5) улов на усилие оставался стабильным (это подтверждают и неопубликованные данные А.И. Бегалова по прогнозу на 2008 г.), то в дальнейшем следует оставить промысловое усилие (количество добывающих лодок) таким же, каким оно было все эти годы: в пределах в 12–15 лодок (каждая бригада владеет в среднем 20 порядками).

У Малых Курил, в отличие от о. Кунашир, уловы, по сравнению с аналогичным периодом 2004 г., снизились почти втрое (см. табл. 5). Поскольку в 2000–2003 гг. уловы не снижались [Бегалов, Бегалова, 2004], то их падение могло быть связано с переломом в 2005 г. В этих условиях единственно возможной мерой по сохранению запаса должно быть резкое ограничение промыслового усилия до 1–2 лодок, обеспечивающих мониторинг данной части популяции.

Вполне очевидно, что приведенные рекомендации основаны на сравнительно небольшом ряду наблюдений, включающем 2 сезона. Впоследствии могут быть обнаружены новые закономерности, требующие определенных корректировок. Поэтому, учитывая особенности пространственной изменчивости размерного состава, для дальнейшего сбора материала можно рекомендовать не распылять усилия по всей акватории, а сконцентрировать наблюдения на небольшом числе ключевых участков. У о. Кунашир ими могут быть участки 1, 4, 6, 8 (см. рис. 1); о. Танфильева – 12; о. Зеленый – 14 и 15; о. Юрий – 17 (или 18). На каждом участке следует 1 раз в декаду обрабатывать данные с нескольких порядков, которые позволят получить информацию о пространственных, сезонных и многолетних различиях в численности (уловах) и размерном составе.

ВЫВОДЫ

Перест травяной креветки у Южных Курил происходит в конце лета – начале осени. У о. Кунашир он начинается почти на 10 дней раньше, чем у Малых Курил.

В осенний период основу популяции составляют 4 возрастных класса, из которых первый представлен молодью, второй и третий самцами, четвертый – самками.

В октябре–ноябре модальные размеры (длина карапакса) молоди составляют 15–16 мм; самцов 1+ – 23–24 мм, самцов 2+ – 28–31 мм, самок – 33–34 мм. Креветки одного возраста, обитающие у о. Кунашир, крупнее креветок, обитающих у Малых Курил.

Динамика размерного состава характеризуется замещением тримодального распределения бимодальным. Замещение обусловлено рассеиванием скоплений самок во второй половине осени. У Малых Курил рассеивание начинается раньше, чем у о. Кунашир.

У о. Кунашир уловы креветок с 2002 г. остаются стабильными, у Малых Курил – снизились почти в 3 раза по сравнению с 2004 г. Рекомендуются: у о. Кунашир сохранить промысловое усилие неизменным, на уровне 12–15 лодок; у Малых Курил – ограничить его до 1–2 лодок, обеспечивающих выполнение ресурсных исследований.

Преобладание синхронизации в изменчивости размерного состава в разных районах позволяет не принимать мер по локализации промыслового усилия в пространстве и времени.

Авторы выражают искреннюю признательность представителям ЗАО «Рыбокомбинат Островной» Ю.Б. Кулипу и Т.П. Волковой, генеральному директору ЗАО «Санди» М. Муравьеву, бригадирам А.Н. Волкову и С.Н. Папшеву, а также экипажам промысловых лодок, без квалифицированной поддержки которых изучение креветки у Южных Курильских о-вов было бы невозможным.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас океанографических основ рыбопоисковой карты Южного Сахалина и Южных Курильских островов. 1956 // Карты подводных ландшафтов. Том II. Л.: Зоологический институт АН СССР. С. 3.

Арзамасцев И.С., Яковлев Ю.М., Евсеев Г.А., Гульбин В.В., Клочкова Н.Г., Селин Н.И., Ростов И.Д., Юрасов Г.И., Жук А.П., Буяновский А.И. 2001. Атлас промысловых беспозвоночных и водорослей морей Дальнего Востока России. Владивосток: Аванте. 192 с.

Бегалов А.И., Бегалова Г.В. 2004. Некоторые особенности распределения и биологического состояния травяного чилима *Pandalus kessleri* Czernjawskiy островов Малой Курильской гряды // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях: Труды СахНИРО. Т. 6. С. 255–264.

Большев Л.Н., Смирнов Н.В. 1965. Таблицы математической статистики. М.: Наука. 464 с.

Букин С.Д., Вялова Г.П. 2001. Биологическая характеристика и промысел травяного чилима *Pandalus kessleri* в заливе Измены в 1994 г. // Известия ТИНРО. Т. 128. С. 571–581.

Буяновский А.И. 2001. К сезонным изменениям в популяции гребенчатой креветки, *Pandalus hypsinotus* (Decapoda, Pandalidae) в Татарском проливе (Японское море) // Зоологический журнал. Т. 80. № 2. С. 165–169.

Буяновский А.И. 2004. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двусторчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных. М.: Изд-во ВНИРО. 306 с.

Буяновский А.И. 2005а. Функциональная структура популяций моских донных беспозвоночных // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. д-ра биол. наук. М.: ВНИРО. С. 1–43.

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

Буяновский А.И., Поляков А.В. 2007. Анализ изменчивости размерного состава с помощью программ «Изменчивость размерного состава» и «Картмастер» – новые возможности // Математическое моделирование и информационные технологии в исследованиях биоресурсов Мирового океана: Тезисы докладов. Владивосток: ОИТ ТИНРО-Центра. С. 25–27.

Волова Г.Н., Микулч Л.В. 1963. Материалы по биологии и распространению травяного шримса в заливе Петра Великого // Ученые записки Дальневосточного университета. Т. 6. С. 147–158.

Даутов С.Ш., Попова Л.И., Бегалов А.И. 2004. Плодовитость травяного чилима *Pandalus kessleri* (Decapoda: Pandalidae) у южных Курильских островов // Биология моря. Т. 30. № 3. С. 230–235.

Ефимкин А.Я., Микулч Л.В. 1985. Особенности размножения травяной креветки *Pandalus kessleri* Czernjawski в заливе Петра Великого // Гидробиологический журнал. Т. 21. № 5. С. 19–23.

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

Иванов Б.Г. 2001б. Десятиногие ракообразные (Crustacea, Decapoda) Северной Пацифики как фонд для интродукции в Атлантику: интродукция возможна, но целесообразна ли? // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 32–74.

Иванов Б.Г. 2005. Научное обеспечение российского промысла креветок на севере Тихого океана (история поисковых креветочных работ) // Труды ВНИРО. Т. 144. С. 24–54.

- Иванов Б.Г., Соколов В.И.** 1997. Аномалии в развитии вторичных половых признаков у северной креветки *Pandalus borealis* (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) // Зоологический журнал. Т. 76. № 2. С. 116–134.
- Иванов Б.Г., Столяренко Д.А.** 1990. Унификация и компьютеризация полевых промысловых биологических анализов (на примере креветки *Pandalus borealis*) // Рыбное хозяйство. № 2. С. 37–42.
- Кобякова З.И.** 1958. Состав и распределение десятиногих раков (Decapoda) в прибрежных водах островов Шикотан и Кунашир // Исследования дальневосточных морей СССР. Вып. 5. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 249–259.
- Кобякова З.И.** 1979. Особенности распределения десятиногих раков (Crustacea, Decapoda) на шельфе Курильских островов // Биология шельфа Курильских островов. М.: Наука. С. 95–110.
- Крылов В.В.** 1969. К вопросу о сопряженности пары видов и выделении повторяющихся групп // Океанология. Т. 9. № 1. С. 172–174.
- Крылов В.В.** 1971. О биогеографическом районировании Восточно-Китайского моря // Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М.: Наука. С. 37–42.
- Левин В.С.** 1994. Промысловая биология морских донных беспозвоночных и водорослей. СПб.: ПКФ «ОЮ-92». 240 с.
- Лоция Охотского моря** // Южная часть моря. Вып. 1. 1998. СПб.: ГУ навигации и океанографии МО РФ. 390 с.
- Лысенко В.Н.** 1985. Рост, размножение и продукция пяти видов креветок в сообществе зостеры бухты Мелководная Японского моря // Биология моря. № 1. С. 28–37.
- Лысенко В.Н.** 1987. Экология и продукция травяной креветки в заливе Посыета Японского моря // Биология моря. № 1. С. 21–27.
- Попова Л.И., Чербаджи И.И.** 2004. Влияние условий обитания и промысла на структуру популяции травяной креветки *Pandalus kessleri* (Decapoda, Pandalidae) в заливе Измены (о. Кунашир) // Изучение зообентоса шельфа. Информационное обеспечение экосистемных исследований. Апатиты: КНЦ РАН. С. 75–88.
- Табунков В.Д.** 1973. Особенности экологии, роста и продукционного процесса креветки *Pandalus latirostris* (Decapoda, Pandalidae) у берегов юго-западного Сахалина // Зоологический журнал. Т. 52. № 10. С. 1480–1489.
- Abbe G.R.** 2002. Decline in Size of Male Blue Crabs (*Callinectes sapidus*) from 1968 to 2000 near Calvert Cliffs, Maryland // Estuaries. V. 25. N 1. P. 105–114.
- Fager W.K.** 1957. Determination and analysis of recurrent groups // Ecology. V. 38. N 4. P. 586–595.
- Kashiwagi M.** 1974a. Ecological studies on the «Hokkai-Ebi», *Pandalus kessleri*, found in Yamada Bay – I. On growth and egg carrying period // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 40. N 7. P. 635–642.
- Kashiwagi M.** 1974b. Ecological studies on the «Hokkai-Ebi», *Pandalus kessleri*, found in Yamada Bay – II. On development and reversal of sex with growth // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 40. N 10. P. 985–992.
- Kubo I.** 1951. Bionomics of the prawn *Pandalus kessleri* // J. Tokyo Univ. Fish. V. 38. N 1. P. 1–26.
- Kurata H.** 1981. Pandalid shrimp fisheries of Japan // Proc. Internat. Pandalid Shrimp Symp., Kodiak, Alaska, February 13-15, 1979. Ed. T. Frady. Sea Grant Rep. 81-3. P. 89–159.
- Mizushima T.** 1987. Changes in distribution and population density of *Pandalus kessleri* Czernavsky in Notsuke Bay, Hokkaido // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. V. 29. P. 25–35.
- Mizushima T.** 1992. Seasonal changes in the distribution and population structure of *Pandalus kessleri* // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. V. 39. P. 53–63.
- Nishihama Y., Kawajiri T., Sakazaki S.** 1997. Survival ratio of the grass shrimp *Pandalus kessleri* Czernavsky in the lagoon Notoro-ko, Hokkaido // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. V. 50. P. 1–10.
- Smith B.D., Botsford L.W., Wing S.R.** 1998. Estimation of growth and mortality parameters from size frequency distributions lacking age patterns: The red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) as an example // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 55. N 5. P. 1236–1247.