

УДК 574.36

Пространственно-временная изменчивость размерного состава и особенности эксплуатации популяций промысловых беспозвоночных прибрежной зоны

А.И. Буяновский (ВНИРО)

Повышение эффективности использования биологических ресурсов прибрежной зоны ставит задачу разработки научного обоснования их эксплуатации. В отличие от экспедиционного промысла на шельфе в прибрежной зоне важную роль играют отношения собственности, связанные с долговременным закреплением территориально ограниченного участка за конкретным пользователем [Заграничный и др., 2002]. Поскольку, как правило, размеры участков существенно меньше территории, населенной популяциями морских промысловых беспозвоночных, пользователь вынужден эксплуатировать только часть запаса. В этих условиях возникают проблемы, связанные, во-первых, с определением возможного объема вылова на участке (доли от ОДУ), и, во-вторых, с влиянием промысла на этом участке на состояние популяции в целом. Вполне очевидно, что если на участке обитают только особи, не достигшие промысловых размеров, их вылов должен быть полностью запрещен. Если, наоборот, здесь существует стерильная зона выселения взрослых особей, вылов может быть неограничен. Между этими крайностями возможен широкий спектр промежуточных вариантов, и от того, какую долю от ОДУ можно выделить на тот или иной участок, зависит и его коммерческая стоимость [Переладов, в наст. сб.]. Поскольку разные участки могут населяться разными функциональными группировками, то пропорциональное разделение ОДУ между всеми участками на основе географических (размеры участков) или экономических (количество флота, опыт работы) принципов может оказаться, по меньшей мере, малоэффективным.

В такой ситуации наряду с традиционными (для экспедиционного промысла) мерами регулирования – установлением минимальной промысловой меры, расчетом ОДУ для объединенного запаса, введением сезонов запрета на промысел – возникает необходимость научно обоснованного планирования распределения промыслового усилия в пространстве и времени, которое и будет определять поддержание промысла на высоком уровне в долговременной перспективе. Подобное планирование невозможно без знания функциональной структуры эксплуатируемой популяции, и в особенности закономерностей сезонных и многолетних изменений в распределении разных размерных групп, поскольку именно размер животного является базовым показателем, определяющим его ценность.

В отличие от промысловых беспозвоночных шельфа и склона [Виноградов, 1969; Родин, 1985; Букин, 2002; Клитин, 2002; Низяев, 2003 и др.] функциональная структура популяций прибрежной зоны морей России, и в особенности пространственно-временная изменчивость их размерного состава, все еще изучена недостаточно полно; исключением, по-видимому, следует считать работы по мидии Белого моря [Луканин и др., 1986] и морским ежам Восточной Камчатки [Ба-

жин, 1995; Lawrence, Bazhin, 1998]. К настоящему времени сотрудниками ВНИРО и бассейновых институтов накоплен большой первичный материал, позволяющий заняться восполнением этого пробела. Цель данной работы заключалась в анализе влияния функциональной структуры популяций нескольких модельных видов на выбор традиционных мер регулирования промысла [Левин, Коробков, 1998] с основным вниманием на те, которые связаны с распределением промыслового усилия.

Материал и методика

В качестве модельных было выбрано четыре ранее не исследованных популяции видов, населяющих прибрежную зону: тихоокеанской мидии Авачинской губы (Восточная Камчатка) и лагуны Гладковская (о. Медный, Командорские острова), серого (промежуточного шаровидного) морского ежа Западного Сахалина и волосатого краба Юго-Западного Сахалина. Материалом послужили пробы, собранные во время экспедиций Лаборатории бентосных сообществ Камчатского института региональной экологии ДВО РАН на Камчатке и Командорских островах в 1983–1990 гг. и Лаборатории прибрежных исследований ВНИРО в 1994–2000 гг. (табл. 1).

Таблица 1. Объекты исследований и объем материала, использованного для анализа пространственно-временной изменчивости размерного состава популяций

Объект	Годы	Районы работ	СЛ*	Обработано		Базовый параметр; точность
				проб	экз.	
Тихоокеанская мидия <i>Mytilus trossulus</i>	1987–1988, 1990	Лагуна Гладковская	РС	35	3155	Длина раковины; 0,1 мм
	1983–1985	Авачинская губа		89	21469	
Серый морской еж <i>Strongylocentrotus intermedius</i> **	1992, 1997–2000	Западный Сахалин	–”–	81	10114	Диаметр панциря; 0,1 мм
Четырехугольный волосатый краб <i>Erimacrus isenbeckii</i>	1994–1999	–”–	Л	1243	56126	Ширина карапакса (ШК); 1 мм

*Способ лова: РС – ручной сбор с учетных площадок (рамок); Л – ловушечный лов.

**Материал собран под руководством Т.А. Бритаева (ИПЭЭ им. А.И. Северцова РАН).

При анализе данных был использован единый подход, основанный на представлении, что в каждой популяции существует ограниченное число типов размерной структуры, повторяющихся в пространстве и времени [Буяновский, 2004]. Каждый тип объединяет группу проб со сходным размерным составом. После определения числа проб, входящих в такую группу, их размерный (для видов с половым диморфизмом – размерно-половой) состав усредняется, и полученное таким образом количественное соотношение между частотами размерных (размерно-половых) классов является размерной структурой того или иного типа.

Во всех популяциях по результатам сопоставления размерного состава отдельных проб вначале выявляли типы размерной структуры. Затем устанавливали возрастные группы, которые соответствовали доминирующим размерным классам. При наличии полового диморфизма для каждого типа выясняли соотношение полов. Далее выполняли анализ распределения типов в пространстве и времени, устанавливали факторы, которые обуславливали наблюдаемое распределение, и выясняли наиболее вероятные процессы (пополнение, рост, миграции, смертность), обуславливавшие взаимопревращения типов. По этим данным реконструировали функциональную структуру популяции, которая позволяла объяснить, почему в том или ином районе в определенное время регистрировали тот или иной тип размерной структуры. Детали анализа подробно описаны в отдельном исследовании [Буяновский, 2004], и данная работа ограничивается только изложением основных результатов.

Результаты исследований. Функциональная структура популяций

Тихоокеанская мидия. Популяция лагуны Гладковская. Лагуна Гладковская соединена с морем узкой протокой (максимальная длина 720 м, ширина 400 м, глубина 8,3 м) [Переладов и др., 1991]. Поселения мидий занимают большую часть побережья, от нижнего горизонта литорали до глубины 3–4 м. В протоке и на побережье морской бухты мидии отсутствуют.

Пробы собирали вдоль всего побережья лагуны. После сопоставления их размерного состава было выделено три типа размерной структуры (рис. 1, А). Тип 1л (индекс “л” присвоен, чтобы не путать типы размерной структуры в лагуне Гладковская и Авачинской губе) был зарегистрирован в 1987 г., 2л – в 1988 г., 3л – в 1990 г. Возрастная структура типов 2л и 3л была сходной – в обоих типах доминировали моллюски возраста 0+.

Пространственная изменчивость размерного состава в лагуне практически отсутствовала: в одно и то же время на всей акватории регистрировали один тип, и их смена происходила только во времени. После оседания молоди в конце лета и гибели взрослых особей весной, к лету следующего года здесь формируется тип 3л. Во второй половине лета за счет роста моллюсков он переходит в тип 2л, а на следующий год – в тип 1л (см. рис. 1, А), и именно эти моллюски продуцируют личинок. Осенью после их оседания в лагуне формируются поселения с бимодальным размерным составом, и цикл повторяется. Таким образом, для лагунной популяции характерна двухлетняя цикличность, которая подтверждается многолетней динамикой личинок в планктоне и литературными данными по бентосу за 1983–1990 гг. [Буяновский, 1992]. Весенняя гибель взрослых (возраст 2+) особей совпадает с резким снижением концентрации кислорода, но в нечетные годы, когда поселения представлены молодью, дефицит кислорода не вызывает массовую гибель моллюсков. Таким образом, цикличность связана с отрицательными взаимодействиями между молодью и взрослыми особями в условиях дефицита кислорода.

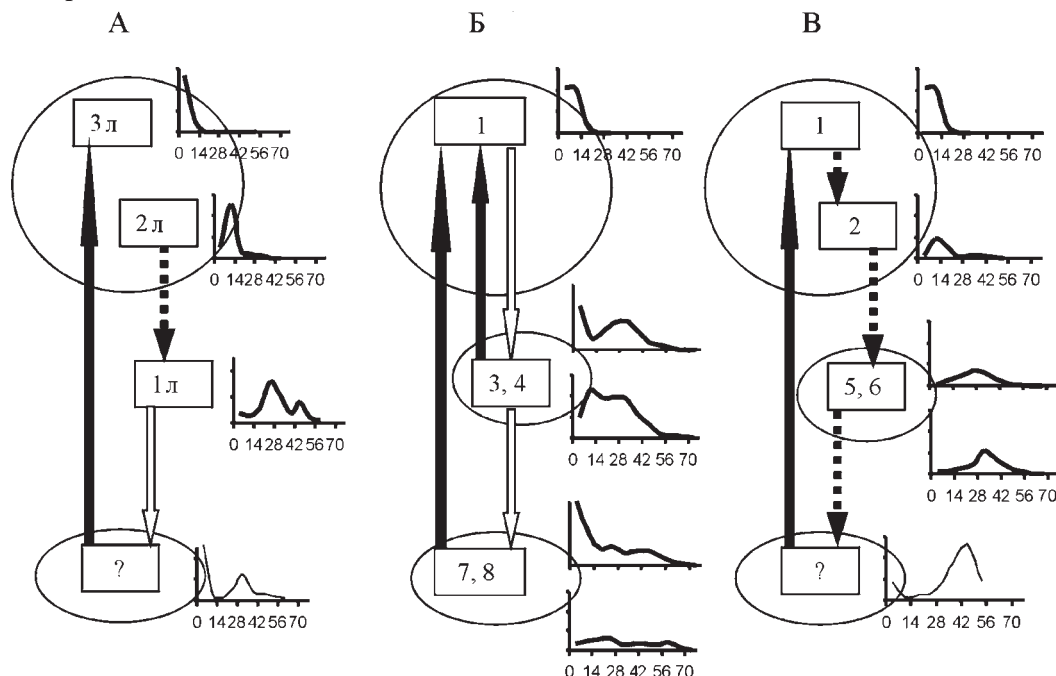


Рис. 1. Основные закономерности динамики размерной структуры поселений тихоокеанской мидии из трех биотопов. Овалы объединяют типы размерной структуры с одинаковым возрастным составом, цифры в прямоугольниках – номера типов, знаки вопроса – потенциально возможные типы. Белые стрелки обозначают переходы, обусловленные пополнением, пунктирные – ростом без пополнения, черные – элиминацией: А – лагуна; В – обрастание; В – бенталь

Популяция Восточной Камчатки. Среди всей восточнокамчатской популяции тихоокеанской мидии в Авачинской губе расположены наиболее плотные поселения, которые, вероятно, снабжают личинками прилегающие акватории [Ошурков, Буяновский, 1986]. Поэтому можно предположить, что здесь расположена независимая часть популяции, в то время как поселения в других районах имеют характер зависимых, полузависимых и псевдопопуляций [Беклемишев, 1969].

Горизонтальное распределение моллюсков является пятнистым. Размеры пятен и их иерархическая организация варьируют в широких пределах в зависимости от площади и единицы масштаба. Вертикальное распределение ограничивается в верхней части средним горизонтом литорали, а в нижней – или поверхностью субстрата, или хищниками; в обрастании антропогенных субстратов (далее – обрастания) моллюски распространяются до глубины 25 м, в бентали – до 3–4 м [Ошурков и др., 1989].

Сопоставление размерного состава проб из разных районов бухты позволило выявить восемь типов размерной структуры (см. рис. 1, *Б–В*). Их распределение не зависело ни от района, ни от года сбора проб, но зависело от биотопа: типы 3, 4, 7, 8 были отмечены преимущественно (90% встречаемости) в обрастании, а типы 2, 5, 6 – в бентали (89%); только тип 1 встречался с одинаковой частотой в обоих биотопах.

В размерных структурах типов 1–2 доминировала молодь в возрасте около года. В размерных структурах типов 3–4 доминировали два первых возрастных класса, а различия заключались, во-первых, в их количественном соотношении, и, во-вторых, в размерах молоди. Типы 5–6 характеризовались низкой долей молоди и доминированием мидий в возрасте около 2 лет. В типах 7–8 присутствовало 3 и более возрастных классов, и они различались главным образом численностью молоди.

В обрастании (см. рис. 1, *Б*), где условия оптимальные [Буяновский, 1991], поселения пополняются ежегодно, и по мере роста моллюсков формируются структуры типа 3 или 4, а затем – типа 7 или 8. Разрастающиеся друзы периодически отпадают от субстрата, и освободившийся участок вновь заселяется молодью [Буяновский, 1996]. Отпадение может происходить, начиная со второго года жизни, и его следствием является возврат к типу 1.

В бентали (см. рис. 1, *В*), где условия хуже, чем в обрастании [Буяновский, 1991], после появления первой возрастной когорты пополнение блокируется. Механизм блокировки может заключаться или в пассивном каннибализме личинок [Thorson, 1966], или в избегании ими поселений взрослых особей [Касьянов, 1989], или в гибели осевшей молоди вследствие внутривидовой (“межвозрастной”) конкуренции. В дальнейшем растущая генерация последовательно формирует структуры типов 2, 5 или 6; вероятно, существуют типы структур, представленные и более крупными особями, не выявленные из-за сравнительно небольшого числа проб. На таком участке молодь появляется только после отмирания взрослых особей; восстановление поселений через спорадическое пополнение, отмеченное в Белом море [Луканин и др., 1986], для Авачинской губы не характерно. И в обрастании, и в бентали прерывание циклов может происходить на разных этапах, и поэтому в одно и то же время на разных участках разные типы могут соседствовать. Таким образом, решающую роль в формировании изменчивости размерного состава играют внутренние факторы: переуплотнение в оптимальных условиях обрастания, приводящее к отпадению друз от субстрата, и отрицательные межвозрастные взаимодействия в субоптимальных условиях бентали, приводящие к блокированию пополнения.

Описанные закономерности во многом соответствуют сценариям, выявленным для популяции беломорской мидии [Луканин и др., 1986]. Так лагунный цикл соответствует переходам *I* (3л) – *II* (2л) – *III* (1л) – *IV* (не идентифицированный тип) – *I*, где римские цифры обозначают типы поселений, выделенные В.В. Луканиным с соавторами на основе визуальных оценок. Динамика размерной структуры бентали Авачинской губы соответствует переходам *I* (1) – *II* (2) – *III* (5 или 6) – *I*. Цикл в обрастании не имеет аналогов, поскольку классификация многолетних поселений мидии Белого моря была выполнена только для бентали.

Серый морской еж. На западном побережье Сахалина взрослые ежи селятся на скалистом и каменистом грунтах в диапазоне глубин 0–25 м в районе от 46°25' до 49°10' с.ш., а также вокруг о-ва Монерон. Обитают как среди макрофитов, так и на “голом” грунте, покрытом тонким слоем эпифитов. Средняя продолжительность жизни морских ежей в южной части (к югу от 47° с.ш.) популяции составляет около 9 лет и 10–11 лет – в северной. Пространственных отличий в темпах роста не отмечено.

Горизонтальное распределение является пятнистым, поскольку скалы и бенчи, где обитают ежи, прерываются песчаными пляжами и устьевыми участками рек с песчаными и мягкими грунтами. Эти районы можно считать границами локальных популяций, взаимосвязь между которыми осуществляется через пелагическую личинку. В южных районах морские ежи селятся от верхней сублиторали до глубин 15–25 м, в северных – на глубинах 1–9 м.

Сопоставление размерного состава 81 пробы позволило выявить 10 типов размерной структуры. Модальный возраст варьировал от 2 лет в структуре типа 1 до 9 лет и более в структуре типа 10 (табл. 2). В структурах типов 3–4 и 5–6 доминировали одни и те же возрастные классы, а отличия были обусловлены количественным соотношением между ними (рис. 2).

Таблица 2. Соотношение между размером и возрастом в типах размерной структуры, выделенных для популяции серого морского ежа Западного Сахалина. Первыми указаны более многочисленные размерные и возрастные классы

Показатели	Тип размерной структуры									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Модальные размеры, мм	19, 25	23, 27	27, 35	39, 33	41, 47	39, 47	43, 53, 37	53, 45	55, 59	61
Модальный возраст, годы	2; 3	3; 4	4; 5	5; 4*	5; 6	5; 6	6; 7; 5	7; 6	8 и >	>9

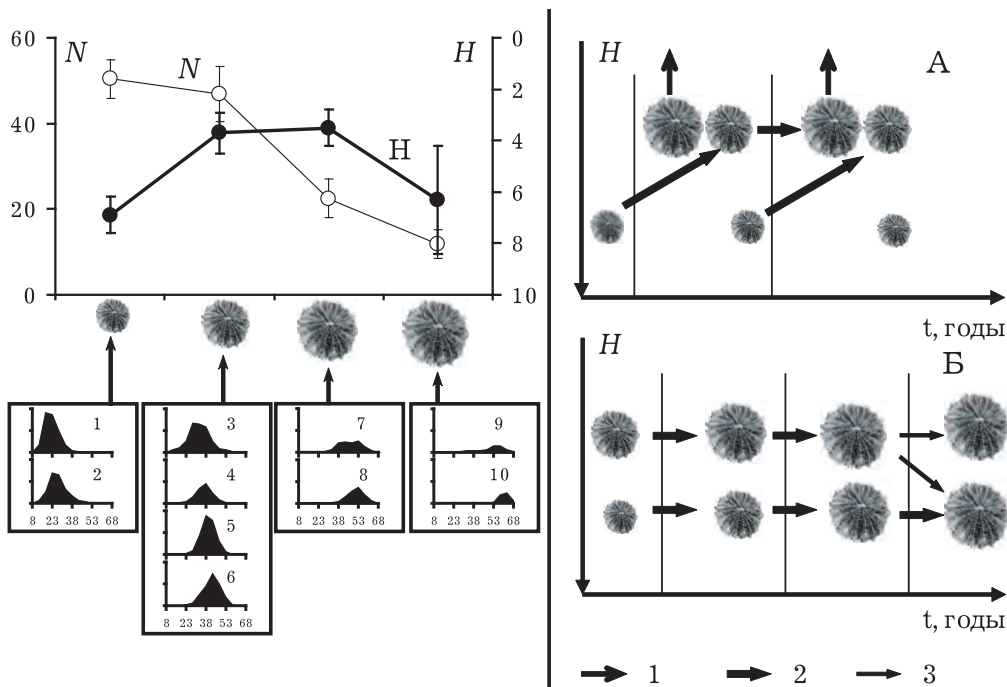


Рис. 2. Функциональная структура популяции серого морского ежа у Западного Сахалина (по Буяновскому [2004]). Слева – плотность поселения ($N \pm SE$, экз/м²) и глубина обитания ($H \pm SE$, м) типов размерной структуры (указаны цифрами на гистограммах); по оси абсцисс – диаметр панциря (мм), по оси ординат – плотность (цена деления 10 экз/м²). Справа – адаптированная схема функциональной структуры (по Буяновскому, [2004]). А – при промысле молодь по мере роста поднимается на мелководье; Б – при отсутствии промысла крупные особи занимают весь диапазон глубин и ограничивают пополнение. 1 – промысловое изъятие; 2 – рост; 3 – прекращение роста с возрастом

С увеличением средних размеров ежей их плотность снижалась: самые высокие значения отмечены в типах структур 1–2, самые низкие – в типах 9–10. Средняя глубина обитания была минимальной для структур типов 7–8 (см. рис. 2). Структуры типа 1, представленные самыми мелкими особями, в разные годы регистрировали в разных районах на глубинах 4–7 м.

В 1992 г., когда промысел морского ежа у Западного Сахалина еще не начался, тип 9 был наиболее распространенным и регистрировался в широком диапазоне глубин (4–15 м). В 1997–2000 г., через несколько лет после промысла, он встречался относительно редко и регистрировался не глубже 1 м. На юге тип 10 в 1992 г. был отмечен на глубине 12–14 м, а в 1997–2000 г. он здесь отсутствовал и встречался только на севере, где в 1992 г. исследований не проводили.

Формирование новых генераций начинается с оседания личинок во второй половине лета. В течение следующих двух лет молодь концентрируется в укрытиях, и только к началу второго года жизни небольшая часть особей с модальным диаметром 11 мм появляется среди старших возрастных групп. В начале третьего года жизни большинство представителей данной генерации покидают убежища и, объединившись с предыдущей генерацией, концентрируются на глубинах 5–9 м, формируя поселения типа 1 (см. рис. 2).

На следующий год представители данной генерации все еще обитают глубже 5 м: одна часть вместе с предыдущей генерацией формирует структуру типа 2, а другая часть вместе с последующей генерацией участвует в формировании структуры типа 1 (см. табл. 2). Их подъему на мелководье могут мешать волновое воздействие [Agatsuma, Kawai, 1997] и крупные особи, концентрирующиеся вблизи ламинарий [Scheibling et al., 1999 и др.].

С 4 лет морские ежи начинают подъем на мелководье (глубины 0–3 м), не смешиваясь со старшими генерациями. По мере роста и в зависимости от плотности здесь формируются типы 3–8 (см. рис. 2). При промысле крупные ежи постоянно изымаются, и освобождаются участки для новых генераций. В этих условиях структуры типа 9 и 10, представленные наиболее крупными особями, не успевают сформироваться (см. рис. 2, А). Благодаря подъему новых генераций на мелководье биотопы на глубинах 5–9 м также оказываются свободными, и пополнение происходит регулярно.

При отсутствии промысла все участки на мелководье занимают крупные особи. В этих условиях подъем новых генераций на мелководье прекращается, биотопы на глубинах 5–9 м также оказываются занятыми, и пополнение резко ограничивается (см. рис. 2, Б). Генерации, оставшиеся на глубинах 5–9 м, начинают расти без миграций. Увеличение размеров сопровождается снижением плотности (см. рис. 2, слева). Под воздействием этих процессов в широком диапазоне глубин формируются поселения типов 9–10, представленные наиболее крупными особями. Благодаря высокой продолжительности жизни такие поселения поддерживают свой размерный состав за счет относительно небольшого пополнения.

В зависимости от интенсивности промысла доля мелких особей, поднимающихся на мелководье, так же как и вероятность заселения молодью освобождающихся биотопов, варьируют; впоследствии это приводит к тому, что в одни и те же годы в разных районах доминируют разные размерные классы (рис. 3).

Таким образом, основным фактором, определяющим функциональную структуру популяции серого морского ежа Западного Сахалина, является промысел. В отличие от некоторых других регионов [Ebert, Russel, 1988; Morgan et al., 2000] флуктуации течений не оказывают большого влияния на стабильность пополнения. Промысловое изъятие крупных особей способствует постоянному высвобождению части биотопов, которые занимают новыми генерациями, и тем самым создаются условия для регулярного пополнения.

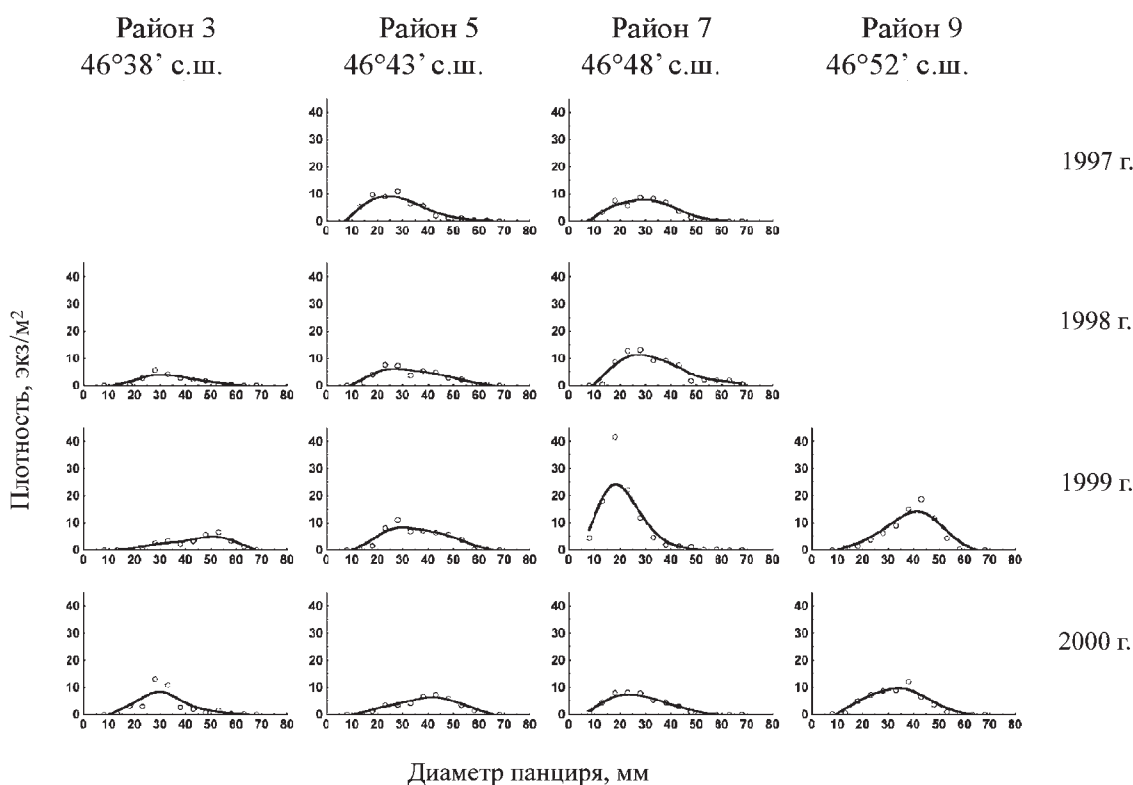


Рис. 3. Динамика размерного состава поселений серого морского ежа Западного Сахалина. Данные по всем глубинам в пределах района объединены

Четырехугольный волосатый краб. У побережья Западного Сахалина волосатый краб обитает на акватории от м. Крильон до м. Ламанон (45°54'–48°47' с.ш.) на глубинах от 10 до 150–200 м. Основные скопления сосредоточены между м. Крильон и 47°00' с.ш. [Переладов и др., 1999; неопубл. данные СахНИРО и др.]. К востоку от м. Крильон волосатый краб обитает вдоль почти всего побережья залива Анива, у скалы Камень Опасности, в проливе Лаперуза и у Юго-Восточного Сахалина.

Сезонные миграции происходят в диапазоне глубин от 20 до 60 м. Линька крабов, сопровождающаяся их ростом, имеет место в летний период. Пропуск линек отмечен у сравнительно небольшой (не более 15 % самцов) части популяции [Буяновский, 2004].

Сопоставление размерного состава 498* объединенных проб позволило выявить 13 типов размерной структуры (табл. 3). Типы I–II и IV–V занимали южный мелководный, а типы VII–VIII – северный мелководный и южный глубоководный районы (табл. 3, рис. 4). В распределении типов IX, XI–XII, где основную роль играли самки, также прослеживался широтный градиент.

Появляющиеся личинки подхватываются поверхностным течением, которое и у Западного Сахалина (рис. 4) и в западной части залива Анива направлено к югу [Атлас ..., 2002], и выносятся в прибрежные районы около м. Крильон. Здесь они оседают, проходят метаморфоз и обитают в течение первых шести лет жизни отдельно от взрослых особей.

Весной на 7-м году жизни молодь выходит в районы обитания взрослых крабов в районе 46°15' с.ш. и, объединившись с ними, формирует размерные структуры типа I и IX. В течение следующего года в возрасте 7+ крабы распространяются в прибрежной зоне к югу от 46°30' с.ш.; сюда же подходят и самцы воз-

* Перед сравнением данные 1243 проб (см. табл. 1) были частично объединены. Каждая объединенная проба включала данные, собранные одним и тем же орудием лова в пределах квадрата площадью 1'N×2'E в течение одного календарного месяца.

Таблица 3. Пространственно-биологическая характеристика типов размерной структуры волосатого краба Западного Сахалина

Тип размерной структуры	Год	Месяц	Район, с.п.	Средние		Модальный возраст		k**
				Н, м	улов, экз/лов.*	М	F	
IA	1995–1996	3–4	46°06'–46°26'	54±5	3,5±0,2	6+, 7+	–	11
Ib	1995	4	45°53'	69	1,9	6+, 7+	–	1
IIA	1994–1999	3–5, 8–12	45°53'–46°34'	48±3	6,3±0,6	7+	–	48
IIB	1996, 1998–1999	3,9,12	46°08'–46°26'	45±3	4,4±0,6	7+	7+	9
IV	1994–1999	3–5, 8–12	45°56'–46°33'	46±2	4,7±0,4	8+	–	60
V	1994–1998	3–5, 8–12	46°11'–46°34'	56±3	4,2±0,4	8+, 9+	–	58
VIa	1995–1999	3–5, 9–12	46°03'–46°15'	114±3	1,4±0,2	9+	–	10
VIb			46°24'–46°52'	50±5	2,7±0,4			19
VIB	1998–1999	9–11	46°39'–46°43'	45±2	3,4±1,9	9+	9+	7
VII	1995–1999	3–5, 8–12	45°51'–46°10'	120±9	0,5±0,2	10+,	–	7
			46°33'–46°48'	63±5	1,8±0,2	11+**		48
VIII	1995, 1999	9–10	46°38'–46°48'	72±7	1,5±0,4	10+, 11+	–	13
IX	1996–1997	3, 11–12	46°09'–46°12'	34±1	8,0±2,0	8+	6+	4
XI	1998	12	46°34'	30	3,9	8+, 9+	8+	1
XII	1998	9–12	46°32'–46°33'	34±1	7,8±1,2	9+	8+	4

* Использованы данные только за 1994–1998 гг.

**Различия между типами VII и VIII обусловлены соотношением между возрастными группами.

раста 7+ из залива Анива. Одна часть самцов держится отдельно от других генераций, формируя структуры типа II, а другая часть объединяется с последующей генерацией, участвуя в формировании структуры типа I. После следующей линьки, в возрасте 8+, самцы, продолжая расширять населенную территорию, формируют структуры типов IV и V: последняя возникает на тех участках, где данная генерация обитает совместно с предыдущей (см. табл. 3). В этом же возрасте они начинают оставлять прибрежные участки южных районов: основная часть самцов поднимается на север, а небольшая часть уходит на юго-запад, на глубины свыше 70 м. В последующие годы крабы возраста 9+ формируют структуру типа VI, а крабы возраста 10+ вместе с предыдущей генерацией участвуют в формировании структур типов VII–VIII. В возрасте 11+ они участвуют в формировании структур этих же типов, объединяясь с последующей генерацией (см. табл. 3). Самки, начиная с возраста 7+ также поднимаются на север, последовательно формируя структуры типов IIB, XI–XII и VIB. В дальнейшем самцы 12+ и самки 10+ или уходят на север, рассеиваясь на обширной акватории залива ДеЛангля, или отмирают.

Данные по прилегающим районам, заливу Анива и проливу Лаперуза, следует рассматривать как предварительные. Можно предположить, что после линьки в возрасте 6 лет часть крабов уходит из прибрежных районов вокруг м. Крильон не только в Татарский пролив, но и в пролив Лаперуза. Еще часть крабов остаются в прибрежной зоне западной части залива Анива и по мере роста, так же как и в Татарском проливе, поднимаются к северу. В восточной части залива личинки оседают вокруг м. Анива, куда их приносит течение, идущее вдоль Восточного Сахалина. Так же как и в западной части, в течение первых 6 лет молодь обитает отдельно, а затем объединяется с взрослыми особями и двигается на север. В заливе Анива, в отличие от Западного Сахалина, крабы старше 10 лет не формируют самостоятельных типов размерной структуры, что, скорее всего, связано с меньшей протяженностью акватории с севера на юг, которая препятствует отделению

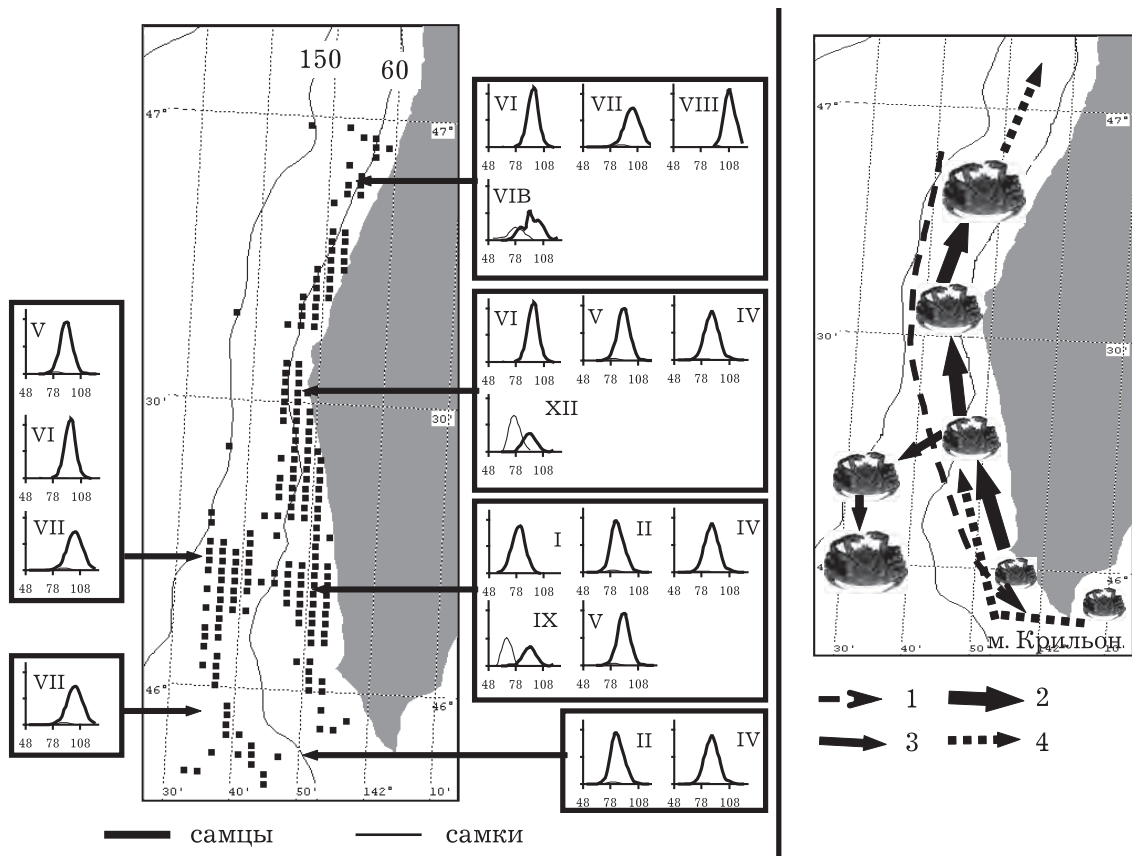


Рис. 4. Функциональная структура западносахалинской субпопуляции волосатого краба. Слева – распределение типов размерной структуры (римские цифры); по оси абсцисс – ШК (мм), по оси ординат – встречаемость (цена деления 15%). Справа – адаптированная схема функциональной структуры (по Буяновскому [2004]); 1 – перенос личинок течением; 2 – возрастные миграции самцов и самок на север; 3 – возрастные миграции самцов в глубоководные районы; 4 – предполагаемые миграции

крабов старшего возраста от более многочисленных представителей средних и младших генераций.

Таким образом, пополняясь из одного центра, расположенного вокруг мыса Крильон, пространственные группировки волосатого краба Западного Сахалина, западной части залива Анива и прилегающей к Юго-Западному Сахалину части пролива Лаперуза формируют функциональный комплекс популяций [Беклемишев, 1969]. Группировку, обитающую в мелководной части Татарского пролива к югу от мыса Лопатина ($46^{\circ}30'$ с.ш.) следует считать полузависимой субпопуляцией, которая имеет собственное воспроизводство, но частично пополняется самцами из западной части залива Анива. Группировки, обитающие к северу от $46^{\circ}30'$ с.ш., похожи на псевдопопуляцию крупных особей, но наличие здесь еще одного, небольшого, центра воспроизводства [Буяновский, 2004] дает основания считать их зависимой субпопуляцией. Типичные псевдопопуляции, представленные крупными самцами, существуют на глубинах более 50 м и, возможно, к северу от $47^{\circ}00'$ с.ш.

Обсуждение результатов исследований. Подходы к эксплуатации популяций

В наиболее общем виде зависимость размерного состава от факторов пространства и времени можно охарактеризовать тремя вариантами (рис. 5). При отсутствии пространственной изменчивости размерный состав разных поселений будет синхронно меняться во времени. В наибольшей степени такому типу прост-

ранственно-временной изменчивости размерного состава, *синхронизированному* (см. рис. 5, А), соответствует популяция мидии в лагуне Гладковская, где в большинстве районов в один год формируется один тип размерной структуры. При эксплуатации таких популяций распределение квот среди пользователей следует осуществлять в соответствии с долей запаса на том или ином промысловом участке. Кроме того, применительно к данной популяции можно рекомендовать ряд дополнительных мер регулирования. Так в четные годы эксплуатация нецелесообразна, поскольку основная часть популяции представлена молодью (см. рис. 1, тип 2л). В нечетные годы, наоборот, при условии открытия промысла в августе, после размножения моллюсков, доля изъятия особей промысловых размеров может быть увеличена до 100%.

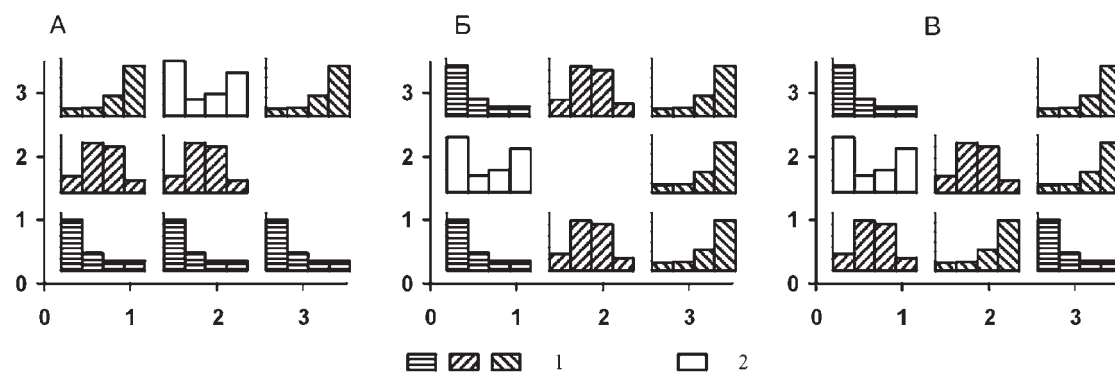


Рис. 5. Основные типы пространственно-временной изменчивости размерного состава в популяциях морских беспозвоночных: А – синхронизированный; Б – сегрегированный; В – фазовый.

1 – поселения, размерный состав которых принадлежит к одному из 3 типов;

2 – прочие поселения. Пропущенные ячейки означают отсутствие проб.

По оси абсцисс – районы, по оси ординат – сезоны (или годы)

В популяциях, где в одних и тех же районах в разное время сохраняется один и тот же тип размерной структуры, существует устойчивая пространственная сегрегация между определенными размерными группами (см. рис. 5, Б). В наибольшей степени данному типу изменчивости, *сегрегированному*, соответствует западносахалинская субпопуляция волосатого краба, где в каждом из трех районов в разные годы встречаются одни и те же типы размерной структуры (см. табл. 3, рис. 4). Эксплуатация таких популяций, в том числе распределение квот между пользователями, должна строиться на распределении промыслового усилия в зависимости от функционального статуса пространственных группировок. Так, в районах обитания молодежи – прибрежной зоне вокруг м. Крильон – следует полностью запретить промысел, а в стерильных зонах выселения – на глубинах свыше 60 м – разрешить неограниченную эксплуатацию. В остальных районах, где расположены независимая и/или зависимая части популяции, вылов должен соответствовать прогнозируемой (на основе одной из моделей) численности доминирующих возрастных классов. Поскольку районы доминирования тех или иных классов различны, вылов на разных участках может быть разным. Например, к северу от 46°34' с.ш., где преобладают крупные крабы (см. рис. 4), вылов может быть выше, чем в прибрежной зоне к югу от этой параллели.

Если в разных районах в разное время регистрируются одни и те же типы размерной структуры (см. рис. 5, В), то изменчивость размерного состава популяции в целом зависит и от факторов пространства, и от факторов времени. Поскольку доминирование того или иного размерного класса, как правило, отражает определенный этап (фазу) развития поселения, то данный тип изменчивости размерного состава можно назвать *фазовым*. Если в такой популяции часть поселений представлена молодью, их эксплуатация в данный момент времени (сезон) нецелесообразна, но на основе методов прогнозирования можно рассчитать время, когда поселение окажется оптимальным для эксплуатации, и определить возможный объем изъятия. Такой подход лежит в основе ротационной стратегии управления

[Луканин и др., 1986; Botsford et al., 1993 и др.], когда в определенный год эксплуатируется только часть поселений, в то время как на эксплуатацию остальных накладывается запрет.

Это можно проиллюстрировать примером с серым морским ежом (см. рис. 3). Динамика размерного состава в районе 5 показывает, что увеличение модальных размеров с 20 до 50 мм происходит в течение 4 лет. Соответственно с 1997 по 2000 г. участок следовало бы закрыть для эксплуатации и открыть его только в 2000 г. В этом же году на промысел в районах 3, 7 и 9, где доминировали непромысловые особи, следовало бы наложить запрет.

В целом, анализ динамики размерной структуры популяции серого морского ежа Западного Сахалина показывает, что отсутствие промыслового давления на взрослых особей приводит к блокированию пополнения, старению популяции и общему снижению численности. Поскольку большинство особей непромысловых размеров являются половозрелыми, можно ожидать, что неограниченный вылов на участках, разрешенных к эксплуатации (при строгом контроле за промысловой мерой) не должен подрывать общий запас, а скорее, наоборот, будет способствовать его увеличению.

Ротационную стратегию эксплуатации можно применять и при добыче мидий в Авачинской губе. Так в обрастании в первую очередь следует эксплуатировать участки, где формируется размерная структура типа 3 или 4, а в бентали – типа 5 или 6 (см. рис. 1). После изъятия моллюсков данные участки следует оставить и возобновить промысел через 2–3 года, когда на них появятся новые генерации.

Таким образом, в зависимости от функциональной структуры популяции подходы к ее эксплуатации в условиях разделения запаса по прибрежным участкам должны быть различными. Дополняя прогнозирование на основе анализа динамики популяции, правильное распределение промыслового усилия должно увеличить эффективность вылова и снизить риск подрыва запаса вследствие перелова.

Автор выражает искреннюю признательность канд биол. наук Б.Г. Иванову за критические замечания по тексту рукописи.

Литература

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

Бажин А.Г. 1995. Видовой состав, условия существования и распределение морских ежей рода *Strongylocentrotus* морей России. Автореферат дисс. на соиск. уч. ст. д-ра наук. Владивосток: Институт биологии моря ДВО РАН. 24 с.

Беклемишев К.В. 1969. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука. 291 с.

Букин С.Д. 2002. Распределение и биология северного чилима *Pandalus borealis eous* Макаров в водах, прилегающих к острову Сахалин. Дисс. на соиск. уч. ст. д-ра биол. наук. М.: Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН. 133 с.

Буяновский А.И. 1991. Основные типы мидиевых поселений на побережье Восточной Камчатки и Командорских островов // Доклады АН СССР. Т. 318 (2). С. 496–499.

Буяновский А.И. 1992. Двухлетний цикл мидиевого поселения в лагуне Гладковская (Командорские острова, остров Медный) // Зоологический журнал. 71 (11). С. 5–11.

Буяновский А.И. 1996. Структура и динамика поселений мидии *Mytilus trossulus* (Bivalvia, Mytilidae) в обрастании Авачинской губы (Восточная Камчатка) // Зоологический журнал. Т. 75 (1). С. 28–34.

Буяновский А.И. 2004. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных. М.: ВНИРО. 310 с.

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

Заграничный С.В., Кочиков В.Н., Вагин А.В., Вилкова О.Ю. 2002. Концепция развития прибрежного рыболовства (проект). М.: ВНИРО. 62 с.

Касьянов В.Л. 1989. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. – Л.: Наука. 179 с.

Клитин А.К. 2002. Распределение, биология и функциональная структура ареала камчатского краба в водах Сахалина и Курильских островов. Автореферат дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН. 25 с.

Левин В.С., Коробков В.А. 1998. Экология шельфа: проблемы промысла донных организмов. – СПб: Элмор. 224 с.

- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В.** 1986. Динамика размерной структуры поселений беломорских мидий (*Mytilus edulis* L.) // Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л.: Зоологический институт АН СССР. С. 50–63.
- Низяев С.А.** 2003. Биология равношипного краба *Lithodes aequispinus* Benedict у островов Курильской гряды. Автореферат дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ им. А.Н.Северцова РАН. 25 с.
- Ошурков В.В., Буяновский А.И.** 1986. Распределение и экология съедобной мидии на шельфе Юго-Восточной Камчатки // Биология моря. (4). С. 21–29.
- Структуры поселений, распределение и запасы съедобной мидии в Авачинской губе.** 1989. / Шурков В.В., Блинов С.В., Буяновский А.И., Кашин И.А., Комиссаренко О.Г., Балагурова Н.К., Масленников С.И. // Гидробиологические исследования в Авачинской губе. Владивосток: ДВО АН СССР С. 15–29.
- Переладов М.В.** Современные прибрежные гидробиологические исследования: целесообразность, камни преткновения и точки роста. В наст. сб.
- Переладов М.В., Сидоров К.С., Буяновский А.И., Черенкова Н.Л.** 1999. Динамика донных биоценозов лагуны Гладковская // Природные ресурсы Командорских островов (запасы, состояние, вопросы охраны и использования). М.: МГУ. С. 185–199.
- Родин В.Е.** 1985. Пространственная и функциональная структура популяций камчатского краба // Известия ТИНРО. Т. 110. С. 86–97.
- Agatsuma Y., Kawai T.** 1997. Seasonal migration of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* in Oshoro Bay of southwestern Hokkaido, Japan // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 63 (4). P. 557–562.
- Botsford L.W., Quinn J.F., Wing S.R., Brittnacher J.G.** 1993. Rotating spatial harvest of a benthic invertebrate, the red sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus* // Management of exploited fish. – P. 409–428.
- Ebert T., Russell M.P.** 1988. Latitudinal variation in size structure of the west coast purple sea urchin: a correlation with headlands // Limnol. Oceanogr. V. 33. P. 286–294.
- Lawrence J.M., Bazhin A.G.** 1998. Life-history strategies and the potential of sea urchins for aquaculture // J. Shellfish Res. V. 17 (5). P. 1515–1522.
- Morgan L.E., Wing S.R., Botsford L.W., Lundquist J.C., Diehl M.J.** 2000. Spatial variability in red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) recruitment in northern California // Fish. Oceanogr. V. 9 (1). P. 83–98.
- Scheibling R.E., Henningar A.W., Balch T.** 1999. Destructive grazing, epiphytism, and disease: the dynamics of sea urchin – kelp interaction in Nova Scotia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. P. 2300–2314.
- Thorson G.** 1966. Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities // Neth. J. Sea Res. V. 3. P. 267–293.