



УДК 595.384.12(265.546)

Промысловые виды и их биология

Исследования гребенчатой креветки в Татарском проливе. 1. Подходы к оценке возрастного состава уловов

А.И. Буюновский¹, Д.Н. Юрьев², Г.В. Жуковская³

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

² Хабаровский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («ХабаровскНИРО»), Амурский бульвар, 13а, г. Хабаровск, 680038

³ Сахалинский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («СахНИРО»), ул. Комсомольская, 196, г. Южно-Сахалинск, 693023

E-mail: buyanovskiy@vniro.ru

SPIN-коды: А.И. Буюновский 9679-0320, Д.Н. Юрьев 3985-8796, Г.В. Жуковская 9671-5594

Цель работы: методический подход к установлению возрастного состава уловов гребенчатой креветки на основе априорного знания числа размерно-возрастных групп и их средних размеров.

Материалом послужили данные учётных траловых съёмок и научного мониторинга ловушками, полученные в 1997-2002 и 2010-2022 гг.

В результате разработана оригинальная методика, позволяющая устанавливать возрастной состав уловов гребенчатой креветки. После расчётов усреднённая по разным выборкам длина карапакса (ДК) самцов возраста 2-6 лет составляет 17,2; 22,4; 27,4; 31,8; 35,3 мм; интерсексов возраста 5-6 лет – 34,2; 37,9 мм. Для самок выделены 5 размерно-возрастных групп, каждая из которых, в силу инкубации икры в течение 15 месяцев и возможности смены пола в возрасте 4 или 5 лет, может содержать до 4 возрастных классов одного размера. Средняя ДК в группах 35,6; 38,9; 42,1; 44,1; 47,5 мм. Разделение групп на возрастные классы проводили с учётом наличия или отсутствия наружной икры осенью и степени её зрелости весной. Для дополнительного разделения предлагается использовать ретроспективный анализ, основанный на соотношении групп, содержащих только один возрастной класс. Более надёжны оценки по данным осенних учётных съёмок. Максимальная продолжительность жизни поколения оценивается в 14 лет.

Практическое значение: полученные результаты могут быть использованы при прогнозировании запасов гребенчатой креветки с помощью когортных моделей.

Ключевые слова: Гребенчатая креветка *Pandalus hypsinotus*, возрастной состав, жизненный цикл, продолжительность жизни.

The humpback shrimp researches in the Tatar Strait. 1. Approaches to assessment of the catches age structure

Alexey I. Buyanovskiy¹, Dmitriy N. Yuriev², Galina V. Zhukovskaya³

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

² Khabarovsk branch of «VNIRO» («KhabarovskNIRO»), 13 a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia

³ Sakhalin branch of «VNIRO» («SakhNIRO»), 196, Komsomolskaya Str., Yuzhno-Sakhalinsk, 693023, Russia

The aim of the research was to work out the methodic approach for assessment the age composition of the humpback shrimp catches which should be based on *a priori* knowledge of the number of size-age groups and their average sizes.

Materials were the data of trawl surveys and fisheries monitoring by traps obtained in 1997-2002 and 2010-2022.

As results, an original algorithm, which allows assess the age composition of the humpback shrimp catches, was worked out. After calculations, averaged over different samples carapace lengths (CL) of males aged 2-6 years were 17,2; 22,4; 27,4; 31,8; 35,3 mm; intersexes aged 5-6 years had CL 34,2; 37,9 mm. For females, 5 size-age groups were distinguished. Each group, due to the incubation of eggs for 15 months and the possibility of changing sex at the age of either 4 or 5 years, can include up to 4 age classes of the same size. The average CL in these groups were 35,6; 38,9; 42,1; 44,1; 47,5 mm. The groups were divided into age classes by taking into account the presence or absence of the eggs in the fall and the degree of their maturity in the spring. For additional division, it is proposed to use a retrospective analysis based on the ratio between groups including only one age class. More reliable estimates are based on the fall survey data. The maximum longevity of a generation is estimated at 14 years.

Practical value: The obtained results can be applied for the humpback shrimp stocks assessment with the help of cohort models.

Keywords: Humpback shrimp *Pandalus hypsinotus*, age composition, life cycle, longevity.

ВВЕДЕНИЕ

Гребенчатая креветка *Pandalus hypsinotus* Brandt, 1851 – один из наиболее ценных видов промысловых ракообразных. В Татарском проливе её добывают с 1979 г., и, практически с начала промысла, ведутся научные исследования [Табунков, 1982; Буяновский и др., 1999, 2001; Соколов, 2000; Буяновский, 2001 а, б; 2004; Юрьев, Жуковская, 2021; Юрьев, 2024]. Полученные результаты создают предпосылки для установления возрастного состава, которому ранее было уделено недостаточно внимания.

Вследствие отсутствия регистрирующих структур, оценка возрастного состава, под которым мы подразумеваем соотношение численности отдельных возрастных классов, проводится исключительно по данным размерного ряда, «расщепляемого на смесь нормальных распределений». Согласно «центральной догме» Расмуссена одному распределению соответствует один возрастной класс [Иванов, 1978].

Ранее для этого широко использовалась группа методов, основанная на принципах «вероятностной бумаги» [Буяновский, 2001 б; Букин, Юрьев, 2006]. Сейчас их применяют редко, поскольку они страдают от неоднозначности получаемых результатов, известной как проблема конкурирующих решений [Gallucci et al., 1996; Михеев, 2011].

Чаще используют методы, основанные на подборе оптимальных значений средних размеров и их стандартных отклонений у заранее заданного числа возрастных классов. Число классов устанавливается на основе знания биологии вида. Методы оформлены в виде компьютерных программ, встроенных в соответствующие, общепризнанные, пакеты FISAT, PAST, или – в пакеты программной оболочки R: MixTools¹, TropFishR² и др. Опыт их применения показал, что по результатам нередко выявляются возрастные классы с неестественно широкими размерными границами [Буяновский, 2021]. Чтобы этого избежать, на ширину размерных границ требуется ввести ограничения, для чего нужен соответствующий алгоритм, отсутствующий в вышеуказанных программах.

Другая группа проблем связана с особенностями жизненного цикла данного вида. Рост креветок происходит во время линек. После оплодотворения, весной самка приступает к вынашиванию икры на плеоподах, и этот период длится около 15 месяцев. Во время инкубации самки не линяют, и поэтому к весне следующего года в одной размерной группе могут оказаться

2 возрастных класса с одинаковыми характеристиками нормального распределения. Это противоречит «центральной догме» Расмуссена, но не отменяет задачу поиска решения для разделения возрастных групп одного размера.

Дополнительные сложности, которые, казалось бы, должны окончательно похоронить идею выделения возрастных когорт из размерного ряда, связаны с тем, что самцы могут менять пол в разном возрасте [Юрьев, 2024]. Соответственно, в отдельные сезоны, число возрастных классов в одном нормальном распределении может увеличиться до 4 и разделить их без дополнительной информации возможным не представляется.

Вместе с тем, есть и ряд благоприятных предпосылок для успешного решения задачи по установлению возрастного состава. Установлено число возрастных классов и проведена оценка темпов роста креветки [Соколов, 2000; Буяновский, 2001 б; Букин, Юрьев, 2006]. Разработана методика, позволяющая различать икру в начале и конце инкубационного периода. На другом объекте разработан алгоритм, позволяющий оценивать численность возрастного класса в заданных размерных границах [Буяновский и др., 2023 а].

Таким образом, цель настоящей работы можно определить как разработку методики оценки возрастного состава гребенчатой креветки с учётом неопределённости, связанной с особенностями её жизненного цикла.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы материалы за период с 2010 по 2023 гг., собранные в Татарском проливе от 46°00' до 51°40' с. ш. и от 138°13' до 142°04' в. д. при проведении учётных траловых съёмок (табл. 1) и на ловушечном промысле гребенчатой креветки (табл. 2). В качестве орудий лова во все годы во время учётных съёмок использовался стандартный донный трал (ДТ/ТВ 27,1/24,4) с горизонтальным раскрытием 16 м, оснащённый 10-метровой мелкоячейной вставкой (10 мм от узла до узла), на промысле – конические ловушки японского образца, обтянутые делью с ячейей 18 мм, собранные в порядки обычно по 600-670 ловушек в каждом, прикрепленных к хребтине через 6,5 м. Приманкой служили несколько тушек размороженного минтая средних размеров.

Помимо данных, указанных в табл. 1-2 были привлечены материалы контрольного лова ловушками, собранные в 1997-2002 гг. в 17 рейсах вдоль обоих берегов пролива от 46°30' до 50°30' с. ш., выполненных в период с марта по декабрь [Буяновский, 2004].

¹ <http://CRAN.R-project.org/package=mixtools>

² <https://github.com/tokami/TropFishR>

Таблица 1. Количество, сроки и районы сбора материала по гребенчатой креветке при проведении учётных траловых съёмок в Татарском проливе

Table 1. Quantity, timing and areas of humpback shrimp sampling through trawl surveys in the Tatar Strait

Год	Судно	Районы работ*	Глубины, м	Сроки работ	Число учётных станций	Биоанализ, экз.
2010	НИС «Бухоро»	1	15-781	23.04-07.06	143	887
2011	НИС «Бухоро»	1	14-783	08.09-12.10	143	1254
2012	НИС «Бухоро»	1	15-784	22.09-27.10	142	2076
2013	НИС «Бухоро»	1	14-660	13.09-21.10	113	2180
2014	НИС «Бухоро»	1	15-754	15.09-20.10	138	2640
2015	НИС «Бухоро»	1, 2, 3	10-750	10.05-06.07	239	6506
2016	НИС «Бухоро»	1	15-724	22.09-27.10	140	3316
2018	НИС «Бухоро»	1, 3	13-654	03.06-17.06	80	1421
2020	НИС «Владимир Сафонов»	1, 2, 3	10-684	27.04-09.06	197	3939
2022	НИС «Владимир Сафонов» НИС «Дмитрий Песков»	1, 2, 3	27-611	29.04-29.05	148	2586

Примечание. * – здесь и в табл. 2: 1 – подзона Приморье севернее 47°20' с. ш. (мыс Золотой); 2 – Западно-Сахалинская подзона; 3 – подзона Приморье от 46°00' до 47°20' с. ш.

Таблица 2. Количество, сроки и районы сбора материала по гребенчатой креветке при сборе проб ловушками в Татарском проливе

Table 2. Quantity, timing and areas of humpback shrimp sampling through surveys by traps in the Tatar Strait

Год	Судно	Районы работ	Глубины, м	Сроки работ	Анализированных уловов	Биоанализы, экз.
1997	«Сафил-1»	1, 2				
2011	СРТМ «Апостол Пётр»	1, 2	126-253	20.02-10.04	32	3710
2011	СРТМ «Апостол Пётр»	2	171-257	16.09-20.10	61	2413
2012	СРТМ «Залив Находка»	1, 2	168-318	26.03-19.04	18	2574
2013	СРТМ «Залив Находка»	1, 2	195-315	13.09-21.10	18	2085
2013	СРТМ «Апостол Пётр»	1, 2	148-225	02-025.09	59	3592
2014	СРТМ «Залив Находка»	1, 2	155-324	21.03-03.04	12	1628
2015	СРТМ «Залив Находка»	2	175-215	01-28.04	24	2904
2016	СРТМ «Апостол Пётр»	1, 2	130-360	29.02-11.04	66	15654
2016	СРТМ «Залив Находка»	2	152-207	03.06-17.06	16	1872
2017	СРТМ «Залив Находка»	2	162-189	02-23.04	22	3890
2019	СРТМ «Залив Находка»	2	139-175	01.04-03.05	30	4050
2019	СРТМ «Залив Находка»	1, 2	132-227	01.04-07.05	32	4622
2020	СРТМ «Залив Находка»	2	102-180	02-23.04	21	3301
2021	СРТМ «Залив Находка»	1, 2	135-208	27.03-20.04	20	2645
2022	СРТМ «Залив Находка»	1, 2	107-275	26.03-17.05	37	5970
2023	СРТМ «Залив Находка»	1, 2	117-254	26.02-19.04	56	4570

Биологический анализ креветки проводили по стандартным методикам [Иванов, 2004; Низяев и др., 2006]. Половую принадлежность определяли по форме эндоподитов первой пары плеопод и состоянию стернальных шипов. Неполювозрелых особей и самцов анализировали вместе, самок – с разделением на разновозрастные группы, условно нечётных и чётных лет, а именно, особей без яиц и волосков для их кре-

пления на плеоподах – группа I (включала и интерсексов) – и самок, вынашивающих яйца – группа II [детали см. Юрьев, Жуковская, 2021]. Линяющие особи из анализа исключались. В 2010-2023 гг. было проанализировано более 92 тыс. экз.; в 1997-2002 гг. – свыше 95 тыс. экз.

В качестве базового параметра взята длина карапакса (ДК), которую измеряли с точностью до 0,1 мм

электронным (в 2010-2023 гг.) или простым (1997-2002 гг.) штангенциркулем.

Для оценки возрастного состава использовали 2 метода. Первый выполнялся в программной оболочке FISAT II – FAO-ICLARM Stock Assessment Tool³, куда данные размерного ряда вводили преобразованными после сглаживания 16-членной скользящей средней [Буяновский, 2004]. В соответствии с методическими рекомендациями, после ввода данных, первоначальное разделение на классы выполняли графическим методом, используя вкладку «Bhattacharaya's method» [подробная последовательность с иллюстрациями – см. Буяновский, Войдаков, 2011]. Во избежание возникновения конкурирующих решений, для самцов старались выделять не более 5 классов, для интерсексов – не более 2, для самок – не более 5.

Далее, полученные значения средних размеров, стандартных отклонений и численности классов в выборке, копировали и переносили во вкладку «NORMSEP», где указанные параметры автоматически корректируются с помощью алгоритма SIMPLEX. В случаях возникновения конкурирующих решений (разное число предварительно выделенных классов) выбирали, то, где индексы перекрытия между выделенными классами были минимальными.

Второй метод, основанный на априорно заданных средних размерах, является оригинальной разработкой, и он будет подробнее изложен в разделе «Результаты».

При всех оценках мы придерживались схемы жизненного цикла, которая была установлена ранее [Юрьев, Жуковская, 2021]. Согласно ей:

- массовая линька самцов, сопровождающаяся изменением средних размеров возрастных классов, происходит зимой, в ноябре-декабре;
- смена пола происходит летом, в июле;
- нерест, под которым подразумевается откладка оплодотворённой икры на плеоподы, происходит в марте, а выклев личинок после инкубации – в апреле-мае;
- после выклева личинок у самок происходит линька, сопровождающаяся ростом и началом активной фазы гаметогенеза;
- гаметогенез, проявляющийся как формирование хорошо заметных гонад под карапаксом, начинается в июле и заканчивается нерестом (см. выше).
- С учётом вышеизложенной схемы, при формировании входных данных для алгоритма расчётов, ка-

лендарный год был разделён на два периода – весенний (февраль-июнь) и осенний (август-декабрь).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Определения и термины. Прежде чем излагать результаты расчётов этих соотношений необходимо дать несколько определений, которым мы будем строго следовать в дальнейшем.

- **Размерный класс** – совокупность особей, размеры которых укладываются в элементарный выбранный пользователем интервал для построения гистограммы частот размерного ряда; в данной работе принят равным 1 мм; название каждого класса соответствует целому числу ДК (15 мм, 34 мм и т. д.).

- **Размерная группа** – совокупность особей, размеры которых соответствуют нескольким последовательно расположенным размерным классам; название группы ограничивается крайними значениями диапазона (например – 35-40 мм).

- **Возрастной класс** – совокупность особей определённого возраста. Представители разных возрастных классов могут входить в одну размерную группу. В соответствии с жизненным циклом, возраст креветок, собранных в весенний период (см. выше), обозначался соответствующим целым числом, а в осенний – им же со знаком «+».

- **Размерно-возрастная группа** – размерная группа, характеризующаяся нормальным распределением частот размерных классов, где модальный размерный класс соответствует среднему размеру особи определённого возраста. Ранее её называли мономодальной группой [Буяновский, Войдаков, 2011]. Обозначается средним (модальным) значением ДК: 31,8 мм, 42,1 мм и т. д. У самцов и интерсексов размерно-возрастная группа тождественна возрастному классу, у самок она содержит несколько возрастных классов.

- **Численность** – число экземпляров в выборке или – в её части (возрастном классе, размерной группе, размерно-возрастной группе).

- **Размерные границы возрастного класса или возрастной группы** – диапазон значений ДК, внутри которого находится не менее 95% численности класса или группы.

Возрастной состав методом NORMSEP. Во всех выборках, по данным траловой съёмки, было выделено от 3 до 5 классов самцов, от 1 до 2 классов интерсексов и от 2 до 5 классов самок. Подозрения в корректности метода возникли при оценке ширины размерных границ выделенных классов. В качестве контроля были взяты эмпирические данные по интерсексам за 1997-2002 гг., собранные или одним из авторов публикации (А.Б.), или квалифицированными

³ Gayanilo F.C. Jr, Sparre P., Pauly D. 2005. FAO-ICLARM stock assessment tools II. User's guide. Computerized Information Series. Fisheries 2005. № 8. Rome. URL: <http://www.fao.org/docrep/009/y5997e/y5997e00.htm>

ми научными сотрудниками с промысла [Буяновский, 2004]. Для всех размерных рядов данной категории было характерно мономодальное распределение, то есть каждая из них (в соответствии с «центральной догмой Расмуссена», см. выше) была представлена только одним возрастным классом. Для анализа брали 95 % особей, группирующихся вокруг модальных значений. Результаты показали, что объём выборки не влиял на ширину размерных границ, составляющую от 6 до 9 мм (рис. 1 А). Поскольку для всех 12 выборок объёмом свыше 320 экз. ширина размерных границ составляла 7-9 мм, то можно предположить, что как на более широкие (в 2 из 25 выборок), так и на более узкие (в 1 из 25) диапазоны повлиял объём выборки.

Соответственно величину 9 мм можно считать реальной размерной границей возрастного класса для интерсексов, возраст которых оценивается в 6+; размерные границы шириной 6 и 10 мм, скорее всего, были артефактом, связанным с малым объёмом выборки [Буяновский и др., 2023 б].

Если проанализировать выборки, полученные методом NORMSEP, то на примере самцов возраста 3+ – 5+ (рис. 1 Б-Г) видно, что амплитуда варьирования размерных границ значительно больше, чем у интерсексов (согласно эмпирическим данным), что маловероятно, поскольку по мере роста ширина размерных границ возрастного класса должна увеличиваться вследствие варьирования величины прироста. В этой

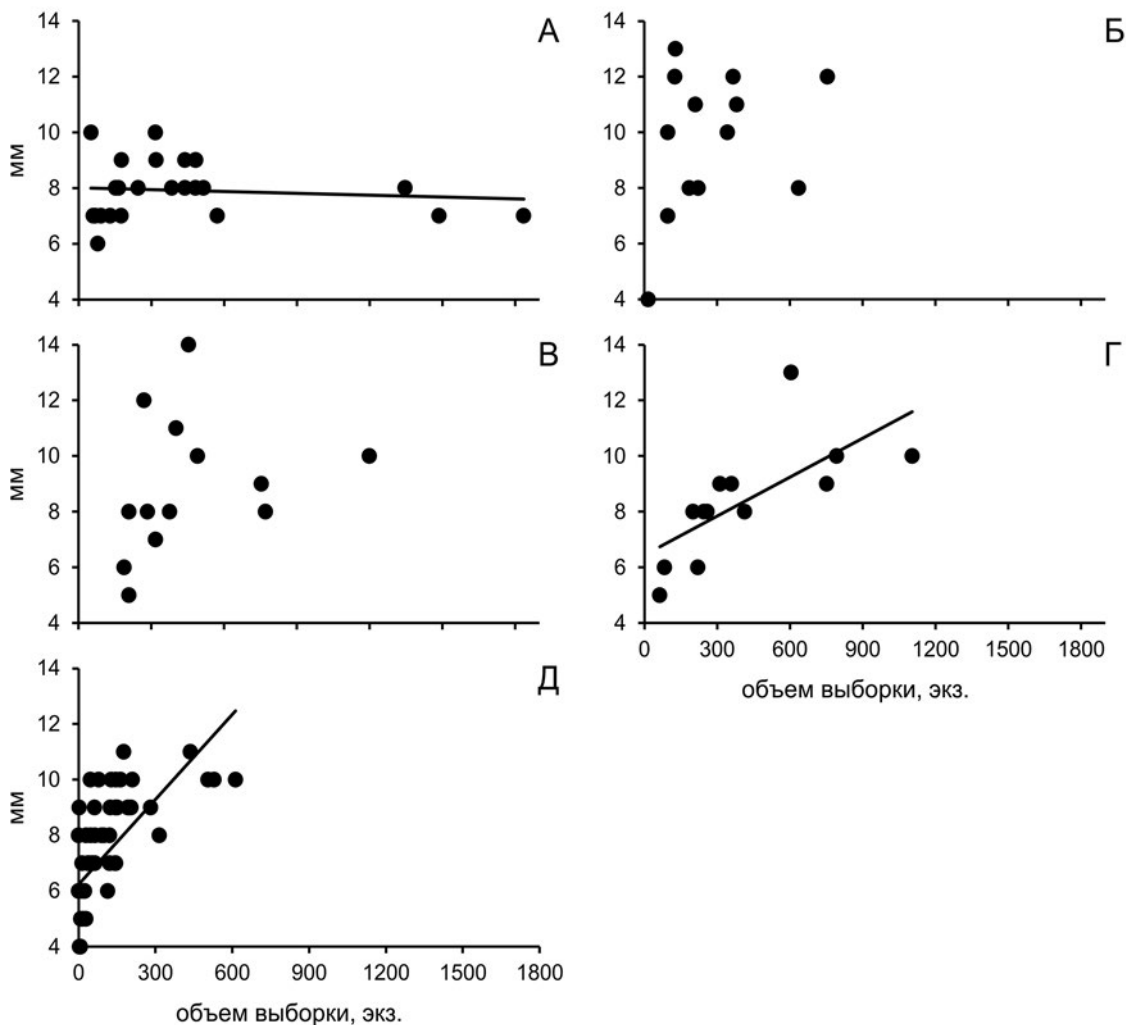


Рис. 1. Зависимость размерных границ (ДК, мм) возрастного класса от объёма выборки: А – эмпирические данные: интерсексы из ловушечных проб 1997-2002 гг., зависимость отсутствует; Б-Д – расчётные данные (метод NORMSEP) по материалам из траловых проб 2010-2022 гг.: самцы возраста 3+ (Б), 4+ (В) – в некоторых выборках размерные границы шире ожидаемых; самцы возраста 5+ (Г) и самки (Д) – регрессия значима ($p < 0,01$)

Fig. 1. Dependence of size borders of the age class (CL, mm) on the sample size: А – observed data: intersexes from trap samples of 1997-2002, no dependence; Б-Д – calculated data (NORMSEP method) from trawl samples of 2010-2022; males aged 3+ (Б), 4+ (В) – the size borders are wider than those expected; males aged 5+ (Г) and females (Д) – regression significant ($p < 0,01$).

ситуации уменьшение ширины размерных границ возможно только вследствие селективной смертности крайних размерных групп, но сведений о её наличии пока нет.

Для самцов возраста 5+ и самок отмечена зависимость ширины размерных границ от объёма выборки (рис. 1 Г-Д). Более того, вследствие сравнительно небольших объёмов выборок, ширина размерных границ размерно-возрастных групп самок нередко была меньше, чем у интерсексов (рис. 1А). Это маловероятно, так как самки старше, и изменчивость величины прироста должна обуславливать более широкие размерные границы (см. выше).

Далее, при использовании метода NORMSEP среди самок нередко выделялись классы со средней ДК 31-32 мм. Их реальность маловероятна, поскольку среди предшествующих самкам интерсексов такие классы выделены не были. Объёмы выборок данных возрастных классов составляли 3-8 экз., а доля среди самок не превышала 5%. Скорее всего, данный класс является следствием «шума», связанного с ошибками измерения. Все вышесказанное относится и к самкам с развивающимися гонадами ДК менее 36,3 мм (см. ниже).

Учитывая все вышесказанное, мы пришли к заключению, что сам по себе метод NORMSEP не вполне справляется с поставленной нами задачей. Поэтому было принято решение, не отказываясь от применения данного метода, разработать новый подход, основанный на представлении, что число возрастных классов постоянно; их средние размеры задаются априор-

но; размерные границы соответствующего возрастного класса (для самок – размерно-возрастной группы) в разных выборках сохраняются неизменными.

Ранее, при работе с другими объектами, мы получали подобные данные из других независимых источников: например – по результатам повторного отлова меченых крабов. Здесь у нас такой информации нет, и поэтому единственным источником могут быть данные из траловых и ловушечных проб.

Формирование входных данных для нового подхода к определению возрастного состава. Опираясь на ранее выполненный анализ [Юрьев, 2024], что возраст особей ДК 9-14 мм весной равен 1 году, а осенью – 1+, мы посчитали, что возраст первого, наиболее часто регистрируемого в уловах класса ДК свыше 14 мм равен 2 годам весной и 2+ осенью. Если затем расположить все средние размеры, выявленные методом NORMSEP (см. выше), в возрастающем порядке, то по «разрывам» среди самцов можно выделить ещё 5 классов (рис. 2 А), о которых ранее неоднократно упоминалось. Их средние полностью соответствуют диапазонам значений, которые ранее указывали мы и С.Д. Букин. Данные ловушечных уловов нередко оказываются смещёнными, поэтому для установления границ между классами мы их не использовали, но при расчёте средних размеров мы использовали те значения из данных 2011-2023 гг., которые находились внутри границ, обозначенных на рис. 2 А.

Аналогично рассуждая, было выделено 5 размерно-возрастных групп для самок (рис. 2 Б). При

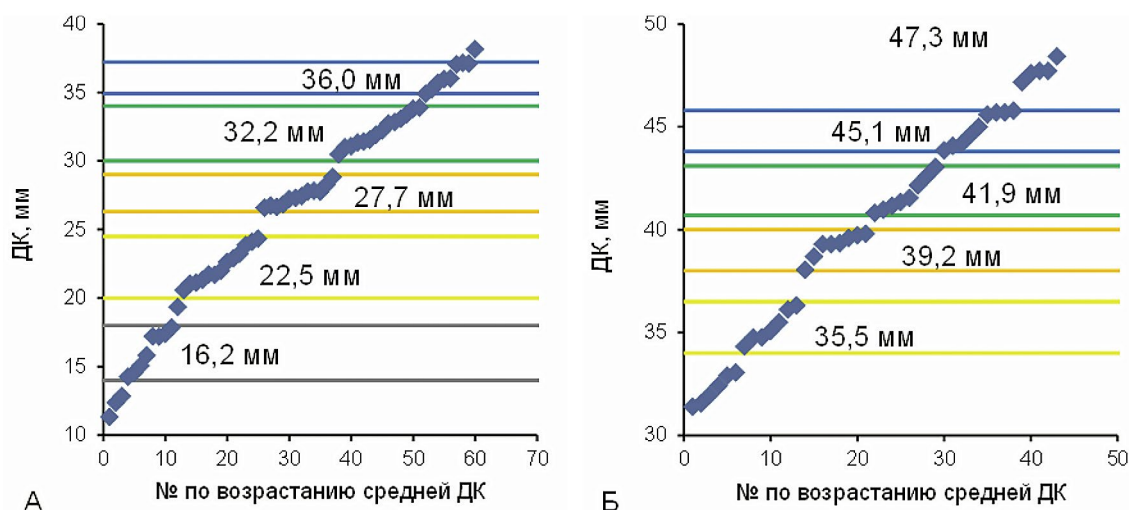


Рис. 2. Средние размеры (А) самцов и (Б) самок из траловых проб, установленные методом NORMSEP. Цветные границы разделяют возрастные классы у самцов и размерно-возрастные группы у самок, числа внутри границ – средние размеры объединённых классов или групп

Fig. 2. Mean sizes of (A) males and (B) females from trawl samples determined by the NORMSEP method. Colored boundaries separate age classes for males and size-age groups for females, numbers inside the boundaries are the generalized mean sizes of classes or groups

расчётах самок с развивающимися гонадами и самок с наружной икрой относили к разным выборкам.

Для интерсексов методом NORMSEP было выделено 2 класса со средними размерами 34,0 и 38,1 мм. В соответствии с принятой схемой их возраст равен 5+ и 6+ соответственно.

После выделения возрастных классов у самцов и интерсексов и размерно-возрастных групп у самок, встал вопрос о ширине размерных границ (см. выше) каждого класса или группы. Так же, как и ранее [Буяновский и др., 2023 а] допускалось, что с возрастом ширина границ не уменьшается вследствие варьирования величины годового прироста. За основу было взято значение 9 мм, выведенное для интерсексов возраста 6+ (рис. 1 А). Анализ отдельных проб, собранных в 1997-2002 гг. позволил выявить границы возрастного класса 2+ и принять значения 7 мм (рис. 3). Аналогичным образом для класса 3+ было выявлено значение 8 мм, а для классов 4+ – 6+, так же, как и для интерсексов, было принято значение 9 мм.⁴

Поскольку объёмы выборок не позволяют идентифицировать выбросы, то в качестве границ допустимой изменчивости средних размеров мы использовали весь диапазон расчётных значений, вычисленных методом NORMSEP (рис. 2). Итоговые результаты обобщены в табл. 3. В качестве стартовых, априорно заданных, значений средней ДК, использованы средние, вычисленные по разным выборкам для самцов (рис. 2 А), интерсексов и самок (рис. 2 Б).

Процедура определения возрастного состава. В целом, для установления возрастного состава применяли ту же процедуру, что и ранее для камчатского краба [Буяновский и др., 2023 а]. Основное усовершенствование заключалось в «подгонке» средних размеров в рамках установленного диапазона допустимой изменчивости (табл. 3). После создания шаблона процедура выполнялась в 6 этапов.

Создание шаблона. На листе «MS-Excel» выбираются ячейки, куда заносятся стартовые значения: средних размеров (табл. 3), соответствующих им стан-

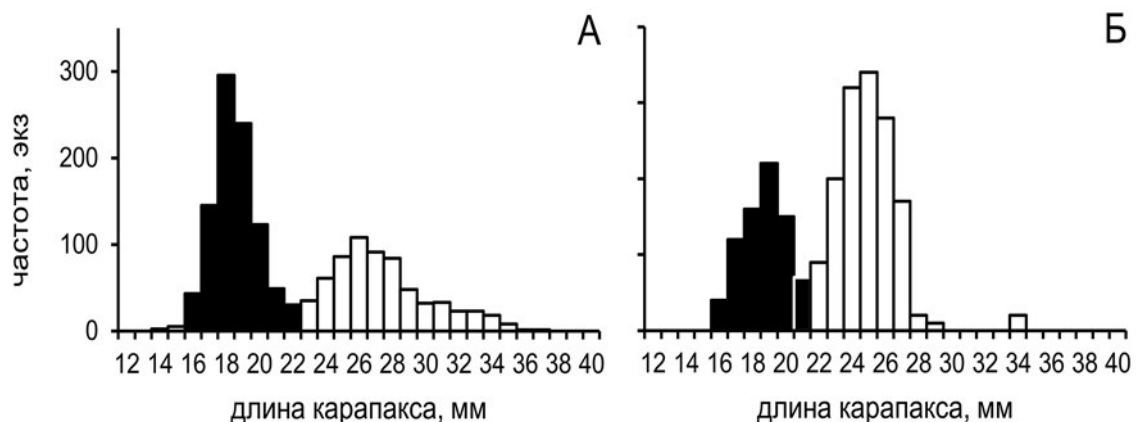


Рис. 3. Примеры выявления размерных границ возрастного класса 2+ (выделены черной заливкой). Пробы собраны из ловушек у Западного Сахалина в районе 48°10'–48°40' с. ш. в декабре 1999 (А) и 2000 (Б) гг.

Fig. 3. Examples of identification of size borders of the age class 2+ (highlighted in black). Samples were collected by traps off Western Sakhalin in the region of 48°10'–48°40' N in December 1999 (A) and 2000 (B)

Для самок в размерно-возрастной группе 35,5 мм размерные границы, также, как и интерсексов, были приняты равными 9 мм. Для остальных групп, с учётом варьирования прироста, были приняты значения 10, 11 и 12 мм соответственно, которые охватывали практически весь регистрируемый диапазон размеров самок.

Как следует из рис. 3, в разные годы и в разных районах оценочные средние размеры могут разли-

даться. Поскольку объёмы выборок не позволяют идентифицировать выбросы, то в качестве границ допустимой изменчивости средних размеров мы использовали весь диапазон расчётных значений, вычисленных методом NORMSEP (рис. 2). Итоговые результаты обобщены в табл. 3. В качестве стартовых, априорно заданных, значений средней ДК, использованы средние, вычисленные по разным выборкам для самцов (рис. 2 А), интерсексов и самок (рис. 2 Б).

$$\text{НОРМ.РАСП}([PK];[\text{Среднее}];[СтО]; ЛОЖБ)*[Выб], \quad (1)$$

где [PK] – размерный класс от 5 до 55 мм, номер класса указывается в отдельной ячейке; [Среднее] – средняя ДК определённой размерно-возрастной группы (табл. 3); [СтО] – стандартное отклонение в той же группе; [Выб] – приведённое значение численности (размерно-возрастной группы, экз.), занесённое в соответствующую ячейку.

⁴ Gayanilo F.C. Jr, Sparre P., Pauly D. 2005. FAO-ICLARM stock assessment tools II. User's guide. Computerized Information Series. Fisheries 2005. № 8. Rome. URL: <http://www.fao.org/docrep/009/y5997e/y5997e00.htm>

Таблица 3. Входные параметры для оценки возраста самцов, интерсексов и самок гребенчатой креветки
Table 3. Input parameters for age estimation of males, intersexes and females of humpback shrimp

Возраст, линек ¹	Пол	Средняя ДК, мм	Ширина размерных границ возрастного класса или размерно-возрастной группы, мм	Диапазон допустимой изменчивости средней ДК, мм (объем выборки ²)
2	Самцы	16,2	7	14,3-17,8 (8)
3	Самцы	22,5	8	20,6-24,9 (13)
4	Самцы	27,7	9	26,6-28,9 (12)
5	Самцы	32,2	9	30,5-34,0 (14)
5	Интерсексы	34,0	9	33,4-34,9 (4)
6	Самцы	36,0	9	34,9-36,8 (8)
6	Интерсексы	38,1	9	37,7-38,5 (4)
6	Самки	35,5	9	34,3-36,3 (7)
7	Самки	39,2	10	38,1-39,8 (17)
8	Самки	41,9	11	40,8-43,1 (9)
9	Самки	45,1	12	43,9-45,8 (4)
10	Самки	47,3	12	47,2-48,4 (2)

Примечание. ¹ – За линьку № 1 принята та, после которой возраст молоди становится равным 1 году; линька № 2 происходит через год, и т. д., в соответствии со схемой жизненного цикла [Юрьев, Жуковская, 2021]; ² – число размерно-возрастных групп, для которых определяли средние размеры.

Частоты, сгенерированные для каждой размерно-возрастной группы, суммируют в каждом размерном классе, и тем самым формируют ряд расчётных частот (рис. 4 А: ряд «Р»). В соседних ячейках, соответственно каждому размерному классу, располагают эмпирические частоты. Для каждого размерного класса вычисляют квадрат разности между эмпирической и расчётной частотой. Сумму квадратов разностей заносят в отдельную ячейку и в дальнейшем используют как целевую функцию. Оптимизацию целевой функции на всех этапах выполняли, используя надстройку «Поиск решения» и встроенный в неё метод обобщённого градиентного поиска [Lasdon et al., 1978].⁵

1. Ввод стартовых значений численности. Из эмпирических данных выбираются размерные группы, находящиеся вокруг среднего с шагом 1 мм. Например, для возраста 2 это – 15-17 мм, возраста 8-40-43 мм (табл. 3) и т. д. Частоты, соответствующие выбранным размерным группам, приводятся ко всему объёму эмпирической выборки и заводятся в шаблон, в ячейки, связанные с генерированием частот по формуле (1) ([Выб]). Стандартные отклонения на этом этапе задаются произвольно.

2. Первичный подбор стандартных отклонений (рис. 4 Б). Путём изменения значений в ячейках стандартных отклонений (надстройка «Поиск решения»,

метод «Поиск решения нелинейных задач методом ОПГ») добиваются, чтобы за пределами размерных границ каждого возрастного класса сосредоточивалось 5 % его численности при значении последней менее 100, и 5 экз. – при значении более 100 [Буяновский и др., 2023 а].

3. Подбор значений численности. Изменяя ячейки с численностью, добиваются минимизации целевой функции (рис. 4 В)⁶.

4. Подбор средних размеров. Во всплывающее окно «Поиск решения» вводятся ограничения для каждого среднего размера в соответствии с допустимым диапазоном его изменчивости (табл. 3). После этого, изменяя ячейки со средними размерами, добиваются минимизации целевой функции (рис. 4 Г).

5. Вторичный подбор стандартных отклонений. Процедура, описанная в п. 2 повторяется с новым набором средних размеров. Поскольку размерные границы возрастных классов, оставаясь неизменными по ширине, могут после изменения средних размеров сдвигаться вправо или влево, то при пересчёте стандартных отклонений это надо учитывать.

6. Вторичный подбор численности. Процедура, описанная в п. 3 повторяется с новым набором средних размеров и стандартных отклонений.

Последующая доводка. Процедуры, описанные в п. 5-6, повторяются до тех пор, пока стандартные от-

⁵ На вкладке MS Excel «Поиск решения» читается как «Поиск решения нелинейных задач методом ОПГ»

⁶ Теоретически п. 2-3 можно объединить, но на практике при одновременном изменении размеров и численности результаты были значительно хуже.

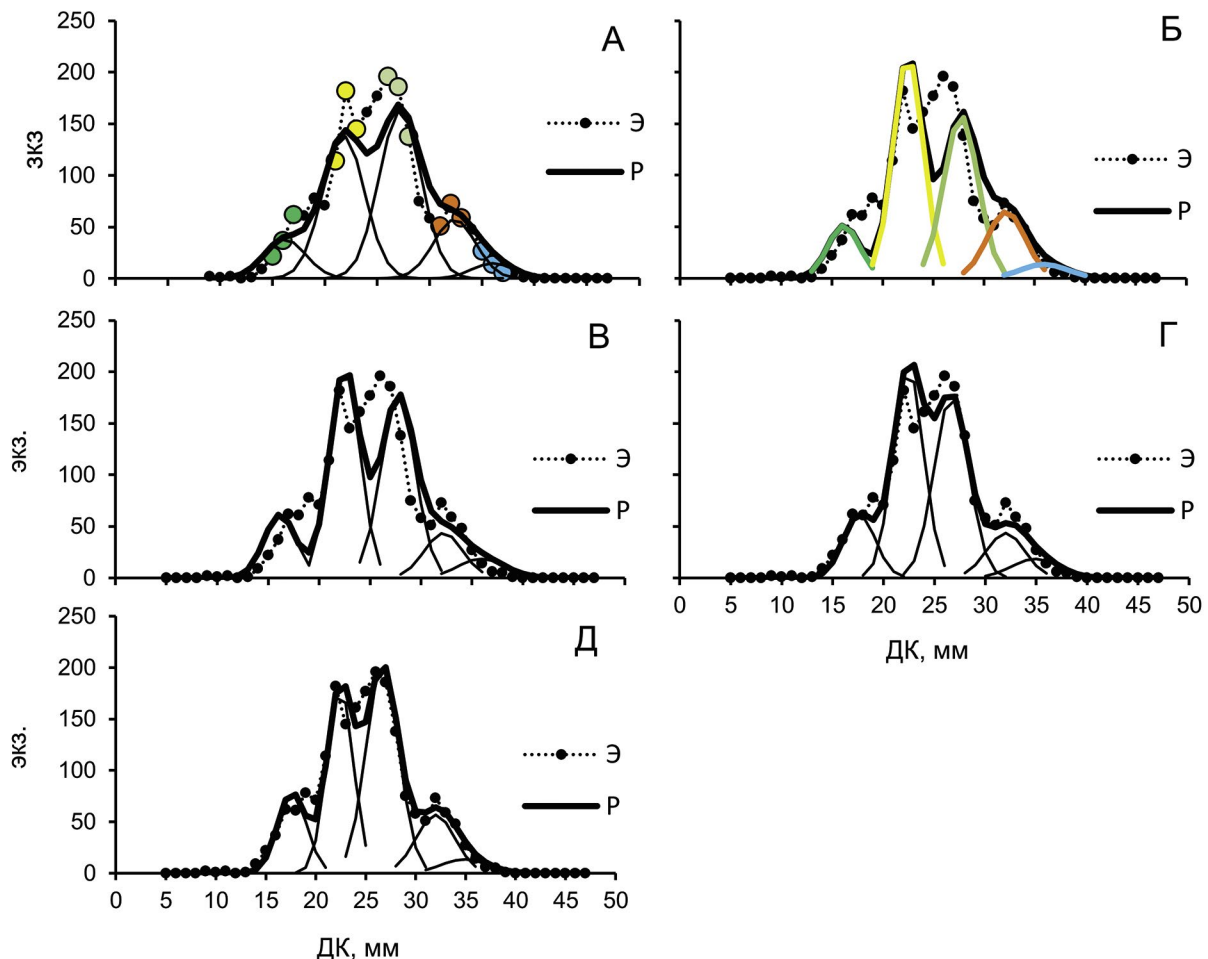


Рис. 4. Алгоритм оценки возрастного состава на примере уловов самцов гребенчатой креветки тралом в 2020 г. в подзоне Приморье (объяснение в тексте): А – распределение расчётных частот (Р) после ввода стартовых значений численности (выделены цветными кружками, каждый цвет соответствует определённому возрастному классу) из всего диапазона эмпирических частот (Э), стандартные отклонения взяты произвольно и во всех возрастных классах равны 2; Б – подбор стандартных отклонений, за пределами размерных границ каждого возрастного класса (выделены соответствующим цветом) сосредоточено или 5% его численности, или – 5 экз (в зависимости от общей численности); В – подбор численности, при которой целевая функция минимальна; Г – подбор средних размеров в рамках ограничений, накладываемых данными таблицы 3; Д – окончательная траектория ряда расчётных значений после 2 циклов повторной доводки (объяснённая дисперсия – 96%).

Fig. 4. Algorithm for estimating the age composition on example of males humpback shrimp trawl catches in 2020 in the Primorye subzone (explanation in the text). А – distribution of calculated frequencies (Р) after entering the starting abundance values (highlighted by colored circles, each color corresponds to a certain age class) from the entire range of empirical frequencies (Э), standard deviations are taken arbitrarily and are equal to 2 in all age classes; Б – selection of standard deviations outside the size borders of each age class (highlighted by the corresponding color): either 5% of its abundance or 5 specimens (depending on the total abundance); В – selection of the abundance at which the objective function is minimal; Г – selection of average sizes within the constraints imposed by the data in Table 3; Д – final trajectory of the row of calculated values after 2 cycles of repeated adjustments (explained variance is 96%).

клонения не будут ограничивать численность в размерных границах, указанных в табл. 3. Как правило, для этого (с учётом округлений целых чисел) требуются 2-3 цикла (рис. 4 Д). Если после процедуры, описанной в п. 6, численность возрастного класса стала отличной от 0, то повтор рекомендуется начать не с п. 5, а с п. 4.

После каждой оценки выполняли диагностику, рассчитывая долю объяснённой дисперсии по формуле:

$$R^2 = 1 - (S_{\text{ост}}^2 / S_{\text{общ}}^2), \quad (2)$$

где $S_{\text{ост}}^2$ – сумма квадратов отклонений эмпирических частот от расчётных, $S_{\text{общ}}^2$ – полная сумма квадратов:

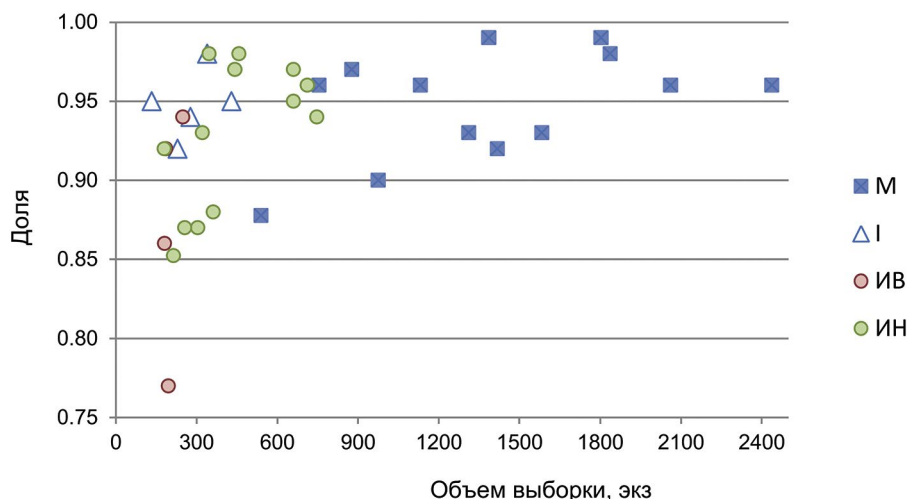


Рис. 5. Зависимость доли объяснённой дисперсии от объёма выборки в разных функциональных группах гребенчатой креветки: М – самцы; I – интерсексы; IV – самки с гонадами; NI – самки с икрой. Данные траловых съёмов 2010-2022 гг.

Fig. 5. Dependence of explained variance rate on the sample size in different functional groups of comb shrimp: M – males, I – intersexes; IV – females with gonads; NI – females with eggs. Data from trawl surveys in 2010-2022

сумма квадратов отклонений эмпирических частот от среднего значения, вычисленного для ненулевых размерных классов.

Для большинства выборок доля объяснённой дисперсии была выше 0,9 (рис. 5), что в условиях достаточно высокой зашумлённости измерений ДК можно считать удовлетворительным. Худшие результаты для самок связаны, скорее всего, с малым объёмом выборки, при котором воздействие случайной ошибки измерения становится более заметным.

Влияние допустимой изменчивости средних размеров. Одно из усовершенствований предложенной методики заключалось в допустимости изменения средних размеров по сравнению со стартовыми значениями. Эффективность данного нововведения можно оценить по приращению объяснённой дисперсии. Попарное сравнение данных из траловых проб показало, что для самцов доля объяснённой дисперсии увеличилась в среднем ($\pm 95\%$ доверительный интервал) на $9 \pm 3\%$ (при варьировании в разных выборках от 1 до 18%); для интерсексов – на $4 \pm 3\%$ (0-8%), для самок – на $3 \pm 2\%$ (0-25%). Таким образом, при допустимой изменчивости априорно заданных средних размеров, точность оценок повышается, причём для отдельных выборок – весьма значительно.

Итоговые (оптимизированные в соответствии с методикой, описанной выше) значения средних размеров, усреднённые по разным выборкам, показали незначительное отличие от априорно заданных (стартовых) значений (табл. 4). Вместе с тем, различия между выборками, отражающие пространственно-временную изменчивость возрастного состава, мог-

ли быть заметными, и этот вопрос будет рассмотрен в одной из последующих публикаций. Последняя 5я размерно-возрастная группа (самок) отмечена в 6 из 26 выборок, а её численность никогда не превышала 5%; нельзя исключить, что её средние размеры несколько завышены.

В целом, применение обоих методов даёт сходные результаты при оценке средних размеров возрастных классов или размерно-возрастных групп. Однако, вследствие отсутствия ограничений на размерные границы классов или групп в методе NORMSEP, различия в оценках численности могут быть очень заметны. Поскольку постоянство размерных границ, скорее всего, существует (рис. 1 А), то оригинальный метод оценки возрастного состава представляется нам более предпочтительным.

Возрастные классы самок. В отличие от самцов, где размерно-возрастные группы идентичны возрастным классам, у самок, вследствие особенностей жизненного цикла, такое соответствие неоднозначно. Во-первых, инкубационный период длится около 15 месяцев, и во время инкубации самки не линяют. Вследствие этого, весной в уловах будут встречаться как особи, только приступившие к инкубации, так и те, которые заканчивают вынашивание яиц. Размерный состав их будет одинаковым, а разница в возрасте составит 1 год. В осенний период эти категории хорошо отличаются: самки, которые весной начнут инкубацию, будут без икры, с хорошо видимыми под карапаксом гонадами; самки, которые следующей весной закончат инкубацию, осенью будут носить икру на плеоподах. В весенний период таких различий не бу-

Таблица 4. Сравнение стартовых и итоговых (оптимизированных) средних значений ДК ($\pm 95\%$ доверительный интервал) гребенчатой креветки в разных возрастных классах и/или размерно-возрастных группах по данным из траловых проб

Table 4. Comparison initial and final (optimized) mean carapace lengths ($\pm 95\%$ CL) in different age classes and/or size-age groups of the humpback shrimp based on data from trawl samples

Пол	№ класса, группы	Метод NORMSEP		Оригинальный метод	
		Стартовые значения, мм		Итоговые значения, мм	
		Усреднённое	min-max	Усреднённое,	min-max, мм
Самцы	1	16,2 $\pm$ 1,0	14,3-17,8	17,2 $\pm$ 0,2	16,7-17,3
	2	22,5 $\pm$ 0,7	20,6-24,9	22,4 $\pm$ 0,4	20,9-23,5
	3	27,7 $\pm$ 0,4	26,6-28,9	27,4 $\pm$ 0,2	26,8-28,4
	4	32,2 $\pm$ 0,6	30,5-34,0	31,8 $\pm$ 0,2	31,5-32,3
	5	36,0 $\pm$ 0,6	34,9-36,8	35,3 $\pm$ 0,3	34,8-35,8
Интерсексы	1	34,0 $\pm$ 0,9	33,4-34,9	34,2 $\pm$ 0,8	33,4-34,9
	2	38,2 $\pm$ 0,3	37,7-39,5	37,9 $\pm$ 0,2	33,4-34,9
Самки	1	35,5 $\pm$ 0,5	34,3-36,3	35,6 $\pm$ 0,4	34,5-36,3
	2	39,2 $\pm$ 0,4	38,1-39,8	38,9 $\pm$ 0,1	38,1-39,8
	3	41,9 $\pm$ 0,6	40,8-43,1	42,1 $\pm$ 0,4	40,8-43,1
	4	45,1 $\pm$ 0,5	43,9-45,8	44,1 $\pm$ 0,2	43,9-44,6
	5	47,3 $\pm$ 0,4	47,2-48,4	47,5 $\pm$ 0,2	47,2-48,4

дет видно, и поэтому единственный способ разделения заключается в анализе состояния икры: у особей, приступающих к инкубации, икра будет зелёного цвета, без хорошо видных эмбрионов («глазков»). Всех остальных самок, включая тех, которые уже выпустили личинок, следует относить представителям старшего возрастного класса. При установлении возрастного состава эти две группы мы анализировали отдельно.

К сожалению, для окончательного выявления возрастных классов такого разделения оказалось недостаточно, так как существует проблема смены пола в разном возрасте, наиболее вероятный сценарий которой приводится в табл. 5⁷. Согласно ему, практически любая категория самок, даже с учётом состояния икры, может относиться к двум возрастам. Соответственно, при одновременном существовании нескольких поколений, разделение этих категорий по визуальным характеристикам становится невозможным. В этой ситуации единственным методом разделения остаётся ретроспективный анализ, при котором допускается, что соотношение между категориями, установленное в какой-либо год, сохраняется и в дальнейшем. В качестве «отправной точки» осени можно использовать соотношение между интерсексами возраста 6+ и самками с гонадами возраста 7+, от-

носящимися к размерно-возрастной группе 38,9 мм⁸ (здесь и ниже, включая табл. 5, приводятся итоговые значения ДК из табл. 4). Для весны можно взять соотношение между самцами возраста 6 лет и самками возраста 7 лет из группы 35,6 мм, у которых икра с «глазками» или личинки выпущены (табл. 5: стадия «Г»). При этом следует учитывать, что осенью интерсексами становятся не все самцы данного возраста: около 11% (по среднемноголетним данным) особей сохраняют половую принадлежность, и поэтому из соотношения для ретроспективных оценок их надо исключить, сделав соответствующую поправку.

После выполнения ретроспективных оценок можно получить среднемноголетние отношения между численностью одних и тех же категорий разного возраста и использовать их для разделения этих категорий в те годы, когда ретроспективные оценки выполнить невозможно: как правило, это – начальные годы.

Из вышесказанного следует, что для более надёжного установления возрастного состава учётные съёмки лучше выполнять в осенний период, когда не надо вносить дополнительных поправок, увеличивающих неопределённость в оценках.

⁷ Мы пробовали несколько других вариантов, но при этом возникали или «лишние» размерно-возрастные группы, или в динамике возрастного состава появлялись необъяснимые всплески и снижения численности отдельных классов.

⁸ Может показаться более логичным взять соотношение между особями одного возраста 5+ - интерсексами и самками с наружной икрой ДК 35,5 мм. Но численность последних в исследуемый период была крайне мала, и это сильно увеличивало стандартную ошибку отношения (дробь).

Таблица 5. Онтогенетический цикл поколения гребенчатой креветки, начиная с возраста 2 года с возможными альтернативами

Table 5. Ontogenetic cycle of the humpback shrimp generation, starting from the age of 2 years with possible alternatives

№ года	Сезон	Возраст, лет	Категория: №, пол (стадия самок ¹) / средняя ДК ² , мм		
			1	2	3
1	весна	2	Самцы / 17,2		
	осень	2 +			
2	весна	3	Самцы / 22,4		
	осень	3+			
3	весна	4	Самцы / 27,4		
	осень	4+			
4	весна	5	Самцы / 31,8		
	осень	5+			
5	весна	6	Самцы / 31,8	Интерсексы / 34,2	
	осень	6+	Самцы / 35,3	Самки (Н) / 35,6	
6	весна	7	Самцы / 35,3	Интерсексы / 37,9	Самки (И) / 35,6
	осень	7+	Самцы / 35,3	Интерсексы / 37,9	Самки (И) / 35,6
7	весна	8	–	Самки (Н) / 38,9	Самки (Г) / 35,6
	осень	8+	–	Самки (И) / 38,9	Самки (В) / 38,9
8	весна	9	–	Самки (Г) / 38,9	Самки (Н) / 38,9
	осень	9+	–	Самки (В) / 42,1	Самки (И) / 38,9
9	весна	10	–	Самки (Н) / 42,1	Самки (Г) / 38,9
	осень	10+	–	Самки (И) / 42,1	Самки (В) / 42,1
10	весна	11	–	Самки (Г) / 42,1	Самки (Н) / 42,1
	осень	11+	–	Самки (В) / 44,1	Самки (И) / 42,1
11	весна	12	–	Самки (Н) / 44,1	Самки (Г) / 42,1
	осень	12+	–	Самки (И) / 44,1	Самки (В) / 44,1
12	весна	13	–	Самки (Г) / 44,1	Самки (Н) / 44,1
	осень	13+	–	Самки (В) / 47,5	Самки (И) / 44,1
13	весна	14	–	Самки (Н) / 47,5	Самки (Г) / 44,1
	осень	14+	–	Самки (И) / 47,5	–
13	весна	14	–	Самки (Г) / 47,5	–

Примечание. ¹ Н – икра новая (стадия «икра зелёная»); И – икра присутствует, независимо от стадии; Г – икра с «глазками» или личинки выпущены; В – икры нет, есть гонады под карапаксом; ² – значения взяты из табл. 4.

Опираясь на описанный выше алгоритм, были получены данные по возрастному составу в разных районах в разные годы. Их анализу, также, как и построению размерно-возрастных ключей, включая ретроспективный анализ (см. выше), мы планируем посвятить наши следующие публикации.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные позволили обновить наши представления о жизненном цикле и продолжительности жизни гребенчатой креветки. В большинстве популяций продолжительность жизни данного вида невысока и составляет около 5 лет [Kurata, 1981]. В своё время именно эта цифра могла ввести наших исследователей в заблуждение, и предельный возраст для популяции Татарского пролива сильно занижался.

Однако после того, как несколькими авторами [Буяновский и др., 1999; Букин, 2002] было отмечено, что доля самок с наружной икрой остаётся значительной в течение всего года, представления о продолжительности жизни пришлось пересмотреть в большую сторону. Уже в начале 2000-х гг., на основе анализа размерных рядов было установлено, что максимальный возраст поколения достигает 10 лет, но при расчётах авторы [Букин, Юрьев, 2006] не учитывали фактор 15-месячной инкубации, при котором увеличение размеров самок происходит не ежегодно, а один раз в 2 года. Этот фактор был учтён в другом исследовании, но автор [Буяновский, 2004], во-первых, неточно определил стартовый возраст, во-вторых, не был выявлен один возрастной класс у самцов и, в-третьих, не была обнаружена самая старшая группа, которая

в то время была «убита» чрезмерной промысловой нагрузкой. В итоге конечная оценка максимального возраста также составила 10+.

В более поздних исследованиях эти ошибки были учтены, что позволило оценить ориентировочный возраст в 12, максимум в 16 лет [Юрьев, 2024]. Эти величины очень близки к значению, предложенному в данной работе, но, поскольку наши методы представляются нам более точными, то в настоящее время величина в 14 лет наиболее предпочтительна. Она также согласуется с выводом М.И. Сапрыкиной [1997], основанном на морфологическом анализе изменений клеточного состава гонад и индивидуальной плодовитости самок по мере их роста. Её расчёты показали, что в российской части Японского моря самка гребенчатой креветки в течение жизненного цикла может дать четыре поколения потомков. С учётом двухлетнего цикла размножения, ей понадобится для этого 8 лет. Тогда, при смене пола в возрасте 6+ и первом выклеве личинок в возрасте 8 лет (табл. 4), последний четвёртый выклев личинок произойдёт у самки в 14 лет. При этом, так же как ранее мы указывали для крабов [Буяновский, Стесько, 2024], возраст регистрируемых в уловах поколений не отменяет возможности доживания отдельных особей до более преклонных значений.

Предположение о возможности смены пола в разном возрасте высказывалось достаточно давно (например, Б.Г. Иванов в устном сообщении в 2000 г.), но ранее, при анализе размерного состава интерсексов удавалось выделить только один возрастной класс. Только исследование данного массива показало, что этих классов 2, и эти данные подтвердили предположение, высказанное ранее одним из авторов [Юрьев, 2024]. В целом, возможность смены пола в более раннем возрасте следует рассматривать как один из адаптивных механизмов устойчивости популяции в условиях чрезмерного промысла [Букин, Юрьев, 2006]. При принятии за основу схемы, изложенной в табл. 4, наилучшим индикатором такой адаптации может стать доля самок группы 35,6 мм весной и интерсексов группы 34,2 мм осенью.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ размерных рядов, позволяющий расщеплять их на смеси нормальных распределений хорошо показал себя при установлении возрастного состава уловов самцов и интерсексов гребенчатой креветки. Для выявления возрастного состава в уловах самок требуется ряд дополнительных условий, и поэтому оценки, выполненные в данной категории менее надёжны. Тем не менее, полученных данных

вполне достаточно, чтобы, во-первых, отследить динамику урожайных поколений, во-вторых, оценить пространственно-временную изменчивость возрастного состава, и, в-третьих, оценить состояние популяции по соотношению особей, меняющих пол в 5 и 6 лет соответственно. Всех этих аспектов мы планируем коснуться в наших последующих публикациях.

Благодарности

Авторы искренне признательны Организационному комитету II Международной научно-практической конференции «Современные методы оценки и рационального использования водных биологических ресурсов» (памяти В.К. Бабаяна) за возможность доклада основных положений данной публикации. Мы также благодарим двух наших анонимных рецензентов, чьи замечания позволили улучшить качество работы.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа выполнена по личной инициативе без дополнительного финансирования.

ЛИТЕРАТУРА

- Букин С.Д. 2002. Изменения популяционных параметров гребенчатого чилима *Pandalus* Татарского пролива под влиянием промысла // Тез. докл. 6-й Всеросс. конф. по промысловым беспозвоночным. М.: ВНИРО. С. 70-72.
- Букин С.Д., Юрьев Д.Н. 2006. Динамика состояния запасов и перспективы промысла гребенчатой креветки в Татарском проливе // Известия ТИНРО. Т. 144. С. 112-121.
- Буяновский А.И. 2001 а. 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. 2001 б. К оценке возрастной структуры популяции гребенчатой креветки *Pandalus hypsinotus* (Decapoda, Pandalidae) в Татарском проливе (Японское море) // Зоологический журнал. Т. 80. № 4. С. 398-402.
- Буяновский А.И. 2004. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двусторчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных. М.: ВНИРО. 306 с.
- Буяновский А.И. 2021. Динамика возрастного состава самок камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. Изд. 3-е, переработанное и дополненное. М: Изд-во ВНИРО. С. 262-282.

- Буяновский А.И., Алексеев Д.О., Сологуб Д.О., Бизиков В.А. 2023б. Динамика запасов и регулирование промысла крабов в морях России. М.: Изд-во ВНИРО. 324 с.
- Буяновский А.И., Войдаков Е.В. 2011. Возрастной состав травяной креветки *Pandalus latirostris* (Decapoda, Pandalidae) у островов Малой Курильской Гряды // Вопросы рыболовства. Т. 12, № 2. С. 274-292.
- Буяновский А.И., Новомодный Г.В., Шмигирилов А.П. 2001. К пространственной структуре популяции гребенчатой креветки *Pandalus hypsinotus* Brandt в Татарском проливе // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. М.: ВНИРО. С. 216-226.
- Буяновский А.И., Сергеева З.М., Милютин Д.М., Садыхова И.А., Тальберг Н.Б., Зубаревич В.Л. 1999. Распределение и биология гребенчатой креветки в Татарском проливе в 1996-97 гг. // Прибрежные гидробиологические исследования. М: ВНИРО. С. 109-125.
- Буяновский А.И., Стесько А.В. 2024. Динамика возрастного состава самцов камчатского краба в Баренцевом море с учётом вероятности линьки // Труды ВНИРО. Т. 197. С. 5-24.
- Буяновский А.И., Стесько А.В., Горянина С.В., Сидоров Л.К. 2023 а. Динамика возрастного состава самцов камчатского краба в Баренцевом море // Труды ВНИРО. Т. 191. С. 5-24.
- Иванов Б.Г. 1978. О возможности разделения одного возрастного класса у ракообразных на две размерных группы на примере *Pandalus borealis* (Crustacea, Decapoda) // Зоологический журнал. Т. 57. № 2. С. 673-681.
- Иванов Б.Г. 2004. Методическое пособие по промысловобу биологическим исследованиям морских креветок (съёмки запасов и полевые анализы): Вып. 2. Изучение экосистем рыбохозяйственных водоёмов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. М.: ВНИРО. 110 с.
- Михеев А.А. 2011. Возрастная детерминация размерного состава улова на основе разделения смеси вероятностных распределений // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 22. С. 79-92.
- Низяев С.А., Букин С.Д., Клитин А.К., Первеева Е.Р., Абрамова Е.В., Крутченко А.А. 2006. Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России. Южно-Сахалинск: СахНИРО, 114 с.
- Сапрыкина М.А. 1997. Некоторые данные по биологии размножения гребенчатой креветки (*Pandalus hypsinotus* Brandt) в Японском море // Известия ТИНРО. Т. 122. С. 579-590.
- Соколов В.И. 2000. Замечания по биологии северной, гребенчатой и японской креветок в дальневосточных морях (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) // Зоологический журнал. Т. 79. № 7. С. 787-800.
- Табунков В.Д. 1982. Экология, репродуктивный цикл и условия воспроизводства трех видов креветок рода *Pandalus* в Татарском проливе // Известия ТИНРО. Т. 106. С. 42-53.
- Юрьев Д.Н. 2024. Об особенностях жизненного цикла гребенчатой креветки *Pandalus hypsinotus* (Decapoda, Pandalidae) в Татарском проливе // Известия ТИНРО. Т. 204. С. 134-145.
- Юрьев Д.Н., Жуковская Г.В. 2021. Сезонные изменения биологического состояния и репродуктивный цикл гребенчатой креветки *Pandalus hypsinotus* (Caridea, Pandalidae) в Татарском проливе // Известия ТИНРО. Т. 201. С. 547-560.
- Gallucci V.F., Amjoun B., Hedgepeth J., Lai H.L. 1996. Size-based methods of stock assessment of small-scale fisheries // Stock assessment: Quantitative methods and applications for small-scale fisheries. / V.F. Gallucci, S.B. Saila, D.J. Gustafson, B.J. Rothschild eds., NY: Lewis Publ. P. 9-81.
- Kurata H. 1981. Pandalid shrimp fisheries of Japan // Proc. of the International Pandalid Shrimp Symposium. Kodiak, Alaska, February 13-15, 1979 / T. Frady ed. Sea Grant Reports 81-3. Kodiak: University of Alaska. P. 89-159.
- Lasdon L.S., Waren A.D., Jain A., Ratner M. 1978. Design and testing of a generalized reduced gradient code for nonlinear programming // ACM Transactions on Mathematical Software (TOMS). V. 4. № 1. P. 34-50.

REFERENCES

- Bukin S.D. 2002. Changes in population parameters of the Tatar Strait combed chilim *Pandalus* under the influence of fishing // Abstr. of the 6th All-Russ. conf. on commercial invertebrates. Moscow: VNIRO Publish. P. 70-72. (In Russ.)
- Bukin S.D., Yuriev D.N. 2006. Dynamics of the humpback shrimp *Pandalus hypsinotus* stocks and the perspectives of its catch in the Tatar Strait // Izvestiya TINRO. V. 144. P. 112-121. (In Russ.)
- Buyanovsky A.I. 2001 a. On temporal variations of *Pandalus hypsinotus* (Crustacea, Decapoda) population from the Tatar Strait (the Sea of Japan) // Zoologicheskij zhurnal. V. 80. No 2. P. 165-169. (In Russ.)
- Buyanovsky A.I. 2001 b. Estimating the age structure of the humpback shrimp *Pandalus hypsinotus* (Decapoda, Pandalidae) population from the Tatar Strait // Zoologicheskij zhurnal. V. 80. No 4. P. 398-402. (In Russ.)
- Buyanovsky A.I. 2004. Spatio-temporal variability of size structure in populations of bivalves, sea urchins and decapod crustaceans. Moscow: VNIRO Publish. 306 p. (In Russ.)
- Buyanovsky A.I. 2021. Dynamics of the age composition of the red king crab females in the Barents Sea // The red king crab in the Barents Sea. 3rd edition, revised and supplemented. Moscow: VNIRO Publish. P. 262-282. (In Russ.)
- Buyanovsky A.I., Alekseev D.O., Sologub D.O., Bizikov V.A. 2023 b. Dynamics of stocks and regulation of crabs fishery in the Russian seas. Moscow: VNIRO Publish. 324 p. (In Russ.)
- Buyanovsky A.I., Vojdakov E.V. 2011. Age-structure of the Habomai Islands populations of grass shrimp *Pandalus latirostris* (Decapoda, Pandalidae) // Voprosy rybolovstva. V. 12. No 2. P. 274-292. (In Russ.)

- Buyanovsky A.I., Novomodnyj G.V., Shmigirilov A.P. 2001. On spatial structure of humpback shrimp, *Pandalus hypsinotus* Brandt, population in the Tatar Strait // Study of biology of commercial crustaceans and algae of Russia seas. Moscow: VNIRO Publish. P. 216-226. (In Russ.)
- Buyanovsky A.I., Sergieva Z.M., Milyutin D.M., Sadyhova I.A., Tal'berg N.B., Zubarevich V.L. 1999. Distribution and biology of the humpback shrimp in the Tatar Strait in 1996-97 // Coastal hydrobiological researches. Moscow: VNIRO Publish. P. 109-125. (In Russ.)
- Buyanovsky A.I., Stes'ko A.V. 2024. Dynamics of the age composition of the red king crab males in the Barents Sea with account of probability molt // Trudy VNIRO. V. 197. P. 5-24. (In Russ.)
- Buyanovsky A.I., Stes'ko A.V., Goryanina S.V., Sidorov L.K. 2023. Dynamics of the age composition of the red king crab males in the Barents Sea // Trudy VNIRO. V. 191. P. 5-24. (In Russ.)
- Ivanov B.G. 1978. On the possible division of one age class in crustaceans to two size groups on example of *Pandalus borealis* (Crustacea, Decapoda) // Zoologicheskij zhurnal. V. 57. No 2. P. 673-681. (In Russ.)
- Ivanov B.G. 2004. Methodological manual on commercial biological research of marine shrimp (stock surveys and field analyses): Iss. 2. Study of ecosystems of fishery waters, collection and processing of data on aquatic biological resources, technology and techniques for their extraction and processing. Moscow: VNIRO Publish. 110 p. (In Russ.)
- Mikheyev A.A. 2011. age recognition in catch-at-size composition base on mixture separation of probability distributions// Issledovaniya vodnyh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoj chasti Tihogo okeana. No. 22. P. 79-92. (In Russ.)
- Nizyaev S.A., Bukin S.D., Klitin A.K., Perveeva E.R., Abramova E.V., Krutchenko A.A. 2006. A manual for the study of commercial crustaceans of the Far Eastern seas of Russia. Yuzhno-Sahalinsk: SakhNIRO Publish. 114 p. (In Russ.)
- Saprykina M.A. 1997. Some data on the reproduction biology of the comb shrimp (*Pandalus hypsinotus* Brandt) in the Sea of Japan // Izvestiya TINRO. V. 122. P. 579-590. (In Russ.)
- Sokolov V.I. 2000. Notes on the biology of northern, humpback and Japanese shrimp in the Far East seas (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) // Zoologicheskij zhurnal. V. 79. No 7. P. 787-800. (In Russ.)
- Tabunkov V.D. 1982. Ecology, reproductive cycle and conditions of reproduction of three species of shrimp of the genus *Pandalus* in the Tatar Strait // Izvestiya TINRO. V.106. P. 42-53. (In Russ.)
- Yuriev D.N. 2024. On features of the life cycle of humpback shrimp *Pandalus hypsinotus* (Decapoda, Pandalidae) in the Tatar Strait // Izvestiya TINRO. V. 204. P. 134-145. (In Russ.)
- Yuriev D.N., Zhukovskaya G.V. 2021. Seasonal changes of biological condition and reproductive cycle of humpback shrimp *Pandalus hypsinotus* (Caridea, Pandalidae) in the Tatar Strait // Izvestiya TINRO. V. 201. P. 547-560. (In Russ.)
- Gallucci V.F., Amjoun B., Hedgpeth J., Lai H.L. 1996. Size-based methods of stock assessment of small-scale fisheries // Stock assessment: Quantitative methods and applications for small-scale fisheries. / V.F. Gallucci, S.B. Saila, D.J. Gustafson, B.J. Rothschild eds., NY: Lewis Publ. P. 9-81.
- Kurata H. 1981. Pandalid shrimp fisheries of Japan // Proc. of the International Pandalid Shrimp Symposium. Kodiak, Alaska, February 13-15, 1979 / T. Frady ed. Sea Grant Reports 81-3. Kodiak: University of Alaska. P. 89-159.
- Lasdon L.S., Waren A.D., Jain A., Ratner M. 1978. Design and testing of a generalized reduced gradient code for nonlinear programming // ACM Transactions on Mathematical Software (TOMS). V. 4. № 1. P. 34-50.

Поступила в редакцию 19.02. 2025 г.
Принята после рецензии 26.03.2025 г.