



Промысловые виды и их биология

Динамика возрастного состава самцов камчатского краба в Баренцевом море с учётом вероятности линьки

А.И. Буяновский¹, А.В. Стесько²

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

² Полярный филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («ПИНРО») им. Н.М. Книповича), ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, 183038

E-mail: buyanovskiy@vniro.ru

SPIN-код: А.И. Буяновский – 9679–0320, А.В. Стесько – 9681–1670

Цель работы: совершенствование алгоритма определения возрастного состава самцов камчатского краба в Баренцевом море путём учёта вероятности линьки.

Материалом послужили данные учётных съёмки и научного мониторинга, собранные в 2002–2022 гг. и объединённые в 54 выборки, а также – результаты мечения, приводимые в открытой печати.

В результате был усовершенствован ранее разработанный алгоритм, позволяющий устанавливать возрастной состав уловов самцов камчатского краба. Параметры модели зависимости вероятности линьки от ширины карапакса, установленной ранее по данным мечения, были изменены. Изменённые параметры позволили уменьшить значения ошибки аппроксимации, сделав оценки более адекватными. По сравнению с более ранними оценками возрастного состава, учёт вероятной истории линьки не привёл к существенному переосмотру результатов: все заметные поколения остались такими же, как ранее, но время регистрации поколения в уловах увеличилось с 10 до 12 лет. Параметры предложенной модели наиболее близки к таковым для кихчикской субпопуляции камчатского краба Западной Камчатки. Обсуждается противоречие, связанное с расхождениями в оценке максимального возраста поколения и отдельных особей.

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

Ключевые слова: Камчатский краб, *Paralithodes camtschaticus*, Баренцево море, возрастной состав, динамика, вероятность линьки.

Dynamics of the age composition of the red king crab males in the Barents Sea with account of probability molt

Alexey I. Buyanovskiy¹, Alexey V. Stesko²

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

² Polar branch of «VNIRO» (N.M. Knipovich «PINRO»), 6, Academician Knipovich St., Murmansk, 183038, Russia

The aim of the research was improvement of the algorithm of age determination for red king crab males in the Barents Sea, by taking into account the molting probability.

Materials were the data of research surveys and fisheries monitoring obtained in 2001–2022 and combined in 54 data sets, as well tagging data published in open press.

As results the previous algorithm which allowed establish the age composition of the red king crab males catches was improved. The parameters of the model of the dependence of the probability of molting on the width of the carapace, which was established earlier according to the tagging data, were changed. The modified model allowed to improve the adequacy of the estimates by reducing the values of the approximation error. Compared to the previous estimates of the age composition, the account of the probable molting history did not lead to a significant revision of the results: all noticeable generations remained the same as before, the time for recording a generation in catches however increased from 10 to 12 years. The parameters of the proposed model are the closest to those for the Kikhchik subpopulation of the red king crab off the Western Kamchatka. The contradiction associated with the discrepancy in the assessment of the maximum age of both the generation and individual specimens is discussed.

Practical value. The obtained results can be applied for the red king crab stocks assessment with the help of cohort models.

Keywords: King crab *Paralithodes camtschaticus*, Barents Sea, age composition, population dynamics, molting probability.

ВВЕДЕНИЕ

Оценка возрастного состава – одна из ключевых задач, которую надо решать для понимания особенностей структуры и закономерностей динамики популяций. Для камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) Баренцева моря такие оценки пока выполнены в ограниченном масштабе. Ранее, на основе знания размеров молоди возраста 2+ [Дворецкий, 2011], информации по мечению [Nilssen, Sundet, 2006] и допущении о нормальном распределении размерных частот в возрастном классе и в приросте за линьку, был оценён возрастной состав самцов по материалам, собранным в 2002–2022 гг. [Буяновский и др., 2023]. Выполненную оценку нельзя считать вполне корректной, поскольку в расчётах не учитывали, что на возрастной состав уловов могут оказывать влияние пропуски линек отдельными особями в отдельные годы [Моисеев и др., 2023]. Для самок, возрастного состава которых был установлен аналогичным образом [Буяновский, 2021], эта проблема не так актуальна, по-

скольку, ежегодно размножаясь, накануне спаривания они проходят линьку [Пинчуков, Беренбойм, 2003].

Цель исследования, таким образом, можно определить как совершенствование существующего алгоритма [Буяновский и др., 2023] определения возрастного состава самцов камчатского краба в разных районах Баренцева моря путём учёта вероятности их линьки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили данные учётных съёмов и научного мониторинга промысла камчатского краба в Баренцевом море в 2002–2022 гг. [Бизиков и др., 2018; Стесько, Буяновский, 2021]. Данные, по которым устанавливали возрастную состав без учёта вероятности линьки, включали 97 массивов проб, взятых в разные годы в разных районах [Буяновский и др., 2023]. Из них для работы было отобрано 54 массива (табл. 1), остальные массивы не были использованы из-за малого числа измеренных крабов шириной карапакса (далее – ШК) свыше 140 мм (см. ниже).

Таблица 1. Объём материала по уловам камчатского краба в Баренцевом море за период с 2002 по 2022 гг., использованного в статье

Table 1. Materials on the red king crab catches in the Barents Sea for the period from 2002 to 2022, used in the article

№	Годы	Месяцы	Район ¹	Режим лова ²	Название судна	Измерено самцов, экз.
1	2002	01–03	ВФ	НМ	Меридиан	13768
2	2002	09–10	ВФ	НМ	Один	2254
3		09–11	ВФ		МРС-058	1714
4	2003	09–10	ИЭЗз, ИЭЗв	НМ	Вима	6556
5		10–12	ИЭЗз,		Полярный Исследователь	11310
6		10	ИЭЗз		Конаково	1663
7	2004	10–12	ВФ	НМ	МРС-058, МРС-315	5722
8		12–01	ИЭЗз		Нортерн Энтерпрайс	1536
9	2005	08–12	МЗ, УГ	НМ	Маломерное судно	2137
10		10–12	ИЭЗз, ИЭЗв		Нортерн Энтерпрайс	1736
11		09	ИЭЗз, ИЭЗв		Глейшер Энтерпрайз	1449
12	2006	10–11	ИЭЗв	НМ	Полярный Исследователь, Пегас	3668
13		11	РБ		Сандафель	585
14		11–12	ТВв		Сандафель	2227
15	2007	10	РБ	НМ	Полярный Исследователь	596
16		11–12	ИЭЗв			6322
17		07	ВФ	УС	Профессор Бойко	301
18	2008	09–10	ИЭЗз	НМ, УС	Александр Машаков, Пегас	2191
19		10–11	ИЭЗз, ИЭЗв	НМ	Полярный Исследователь	8259
20		08	ВФ		Профессор Бойко	298
21	2009	08	ИЭЗз	УС	Калмыково, Капитан Рогозин, Новоильинск, Петр Анохин	846
22		09–12	ИЭЗв	НМ	Полярный Исследователь	13788

№	Годы	Месяцы	Район ¹	Режим лова ²	Название судна	Измерено самцов, экз.
23	2010	07	ВФ	УС	Профессор Бойко	793
24		08–10	ИЭЗв	НМ	Полярный Исследователь	2304
25	2011	08	ВФ	УС	Профессор Бойко	989
26		08–10	ИЭЗв	НМ	Полярный Исследователь	8965
27	2012	08–10	ИЭЗв	НМ	Полярный Исследователь	5669
28	2013	07	ВФ	УС	Профессор Бойко	625
29		08–10	ИЭЗв	НМ	Полярный Исследователь	5571
30	2014	07	ВФ	УС	Профессор Бойко	745
31		09–10	ИЭЗв	НМ	Полярный Исследователь	6251
32	2015	07	ВФ	УС	Профессор Бойко	803
33		08–10	ИЭЗв	НМ	Полярный Исследователь	9803
34		07	ВФ	УС	Профессор Бойко	768
35	2016	08–09	ИЗЗэ, ИЭЗв		ПИНРО-1	1761
36		08–11	ИЭЗв	НМ	Полярный Исследователь	10361
37		07	ТВз			404
38	2017	07–08	ВФ	УС	Профессор Бойко	474
39		08–09	ИЗЗэ, ИЭЗв			2216
40		09–11	ИЭЗв	НМ	Полярный Исследователь	16616
41		07	ВФ	УС	Профессор Бойко	1149
42	2018	08–09	ИЗЗэ, ИЭЗв			3281
43		09–11	ИЭЗв	НМ	Полярный Исследователь	11855
44	2019	07	ВФ	УС	Профессор Бойко	546
45		08–09	ИЗЗэ, ИЭЗв			3185
46		08	ВФ	УС	Профессор Бойко	1508
47	2020	08–09	ИЗЗэ, ИЭЗв			2072
48		09–10	ИЭЗв	НМ	Зенит	15043
49		07	ВФ	УС	Профессор Бойко	1217
50	2021	08–09	ИЗЗэ, ИЭЗв			1368
51		09–10	ИЭЗв	НМ	Волк Арктики	17072
52		07	ВФ	УС	Протей	904
53	2022	07–08	ИЗЗэ, ИЭЗв		Профессор Бойко	778
54		09–11	ИЭЗв	НМ	Азимут	8812

Примечания: ¹ – Границы районов взяты по: Буяновский и др., 2023; ВФ – Варангер-фьорд; ИЭЗв – исключительная экономическая зона России к востоку от 40° в. д., ИЗЗэ – то же, между 36 и 40° в. д., МЗ, УГ – Мотовский залив, Ура-Губа, РБ – Рыбачья Банка, ТВв – территориальные воды России к востоку от 36° в. д., ТВз – то же к западу от 36° в. д.; ² – НМ – научный мониторинг, УС – учетная съемка

Помимо ранее использованных данных о ШК, в анализ была включена информация о стадиях линьки, которые работавшие на судах научные сотрудники (далее – наблюдатели) определяли для каждого измененного самца по стандартной методике [Изучение экосистем..., 2004]:

Стадия 1 – панцирь новый мягкий без обрастаний; коксоподит ходильных ног без царапин, белый.

Стадия 2 – панцирь твёрдый, без известковых обрастаний; коксоподит белый, слегка пожелтевший, без царапин.

Стадия 3 ранняя – панцирь твёрдый, незначительно обросший; коксоподит жёлтого или бурого цвета с царапинами;

Стадия 3 поздняя – панцирь твёрдый, значительно обросший; коксоподит бурого или тёмно-бурого цвета с большим количеством царапин;

Стадия 4 – панцирь при надавливании прогибается, известковые обрастания на нём крупные, коксоподит тёмно-бурого или чёрного цвета.

В некоторых выборках наблюдатели стадию 3 разделяли не на 2 («ранняя» и «поздняя»), а на 3 под-

стадии – «ранняя», «промежуточная» и «поздняя» [Моисеев, 2003]:

Стадия 3 ранняя – панцирь твёрдый, на вид он чистый; коксоподит чистый, при нажатии пальцами слегка прогибается, но не ломается, окраска светлых тонов (иногда белая); наполнение конечностей мышечной тканью среднее; при попытке приподнять краба за мерус он изгибается, но не ломается.

Стадия 3 промежуточная – панцирь чистый и твёрдый, на нём могут быть мелкие следы начала поселения организмов-обрастателей; коксоподит твёрдый песочного или жёлтого цвета, иногда на нём видны тонкие тёмные полосы; наполнение конечностей мышечными тканями высокое.

Стадия 3 поздняя – панцирь очень твёрдый, иногда даже хрупкий, часто имеются обрастания, занимающие до 1–5 % от площади панциря; коксоподит твёрдый жёлтого или бурого (иногда до светло-коричневого) цвета; на нижней поверхности ног могут быть тёмные полосы; наполнение конечностей мышечными тканями высокое.

Все эти сведения мы сгруппировали следующим образом: стадии 1, 2, 3 ранняя и 3 промежуточная были переименованы в категорию «р (ранняя)», подчёркивая сходство – особей, которые перелиняли в текущем году (для проб января–марта – в прошлом году) без учёта сроков прохождения линьки. В противоположность им стадии 3 поздняя и 4 были переименованы в категорию «п (поздняя)» для обозначения крабов, которые в текущем году пропустили линьку. Отнесение стадии 4 к данной категории может показаться спорным, поскольку на данной стадии краб должен пройти линьку в текущем году. Мы руководствовались тем, что, во-первых, потенциальная возможность линьки ещё не означает её реализацию, и, во-вторых, за особей на стадии 4 нередко принимают старых крабов, которые или не линяли в течение нескольких лет, или находятся в предсмертном состоянии.

При анализе указанных массивов все параметры ранее установленного возрастного состава – численность размерно-возрастной группы, её размерные границы, средний размер и стандартное отклонение – были сохранены [Буяновский и др., 2023].

В связи с тем, что массовая линька самцов в Баренцевом море происходит в марте-апреле [Пинчуков, Беренбойм, 2003], размеры особей одного поколения в период с лета текущего года до весны будущего года меняться не будут. Учитывая это обстоятельство, возраст крабов, собранных в январе-марте 2002 и 2005 гг. (табл. 1), считали таким же, как в июле-декабре 2001 и 2004 гг. соответственно. Поскольку отсчёт возраста следует вести с весны, то при анализе проб,

собранных в иные периоды, его величина всегда указывалась со знаком «+».

Методика включения вероятности линьки в оценку возрастного состава, будучи оригинальной разработкой, приводится в разделе «Результаты». Все расчёты выполнены в программном пакете MS Excel с привлечением надстроек «Анализ данных» и «Поиск решения».

РЕЗУЛЬТАТЫ

Формулировка задачи. На первый взгляд, учёт вероятности линьки предельно прост. Для этого достаточно допустить, что краб, пропустивший линьку в текущем году, в следующем обязательно полиняет. Особями, которые пропускают линьку 2 года подряд можно пренебречь, ввиду их малой доли в выборке. В этом случае, вычислив число «поздних» (отнесённых наблюдателем в стадии «3-поздняя» или «4» – см. выше) крабов в размерной группе, им можно присвоить возраст на 1 год старше, и проблема будет решена. Если при этом, размерная группа будет состоять из нескольких возрастов [Буяновский и др., 2023], то не будет большой ошибкой распределить «поздних» крабов пропорционально соотношению возрастов и увеличить их возраст на 1.

В действительности, такое простое представление о вероятности линьки может быть сильно искажено индивидуальной историей каждой особи. До сих пор нет убедительных доказательств закономерностей в пропусках линьки, за исключением данных по содержащимся в аквариуме 2 самцам из Охотского моря, один из которых при длине карапакса (ДК) 118 мм линял каждые 2 года, затем, при ДК 160 мм, перелинял через 4 года. Второй самец ДК 85 мм линял ежегодно, пока через 4 года не вырос 136 мм [Matsuura, Takeshita, 1990]. Нет никаких опровержений, что один краб может пропустить линьку 1 год, другой такого же размера – 2 года подряд, а третий – 3 года подряд. Впервые на это обратили внимание при анализе результатов массового мечения и повторного отлова крабов в Бристольском заливе, где для периода в 2 года были рассмотрены все возможные варианты истории линек. Был сделан вывод, что в одном размерном классе¹ может быть от 1 до 10 возрастных классов. Кроме того, было показано, что вероятность линьки тем меньше, чем больше размер краба [McCaughran, Powell, 1977].

Совершенствование методов мечения позволило собрать в Баренцевом море репрезентативный мате-

¹ В цитируемой работе величина размерного класса составляет 5 мм по ДК. Определение понятия «размерный класс», принятое в данной работе, приводится ниже.

риал по числу повторно отловленных крабов. На основании анализа соотношений перелинявших и не перелинявших крабов в различных размерных группах, был подтверждён вывод об обратной связи вероятности линьки с размерами и выведена формула, связывающая эти показатели:

$$P = \frac{1}{1 + e^{(-a \times CL_{50}) + (a \times CLGR)}}, \quad (1)$$

где: P – вероятность линьки, a – константа, CL_{50} – размерная группа, где число «ранних» и «поздних» крабов одинаково (вероятность линьки – 0,5), $CLGR$ – исследуемая размерная группа [Nilssen, Sundet, 2006].

Формула (1) показывает вероятность, с которой краб того или иного размера перелиняет на следующий год, и таким образом, опираясь на нее, можно рассчитать ожидаемое соотношение «ранних» и «поздних» крабов в возрастном классе при любой предшествующей истории. Правомерность использования данной формулы обоснована и тем, что исследования были выполнены в западной части Варангер-фьорда, то есть – в районе обитания одной из старейших, наиболее устойчивых и достаточно хорошо изученных группировок камчатского краба Баренцева моря.

Подбор модели. Опираясь на эмпирические данные по вероятности линьки в отдельных размерных группах, можно подобрать коэффициенты (a и CL_{50}) для формулы (1) и построить по ним соответствующий график [Nilssen, Sundet, 2006: Fig. 4]. По графику² можно определить вероятность линьки для особей определённого размера. Если этими размерами будут середины ранее установленных возрастных классов [Буяновский и др., 2023], то распределение вероятности линьки по возрастам будет выглядеть так, как показано в табл. 2. Фактически, для каждого класса в таблице указан минимальный возраст.

Данные табл. 2 позволяют с помощью условных вероятностей (цепей Маркова) оценить вероятность любого сценария линьки в возрасте от 7+ до 13+. Например, вероятность, что к возрасту 8+ краб перелиняет, составляет 0,93, а пропустит линьку – 0,07. Вероятность, что к возрасту 9+ краб не пропустит ни одной линьки, составит $0,93 \times 0,75 = 0,70$, пропустит линьку в возрасте 7+ и перелиняет в возрасте 8+ – $0,07 \times 0,75 = 0,05$, перелиняет в возрасте 7+ и пропустит линьку в возрасте 8+ – $0,93 \times 0,25 = 0,23$, пропустит линьку в оба года – $0,07 \times 0,25 = 0,02$. На следующий год число сценариев удваивается, и расчёт уже ведётся с учётом вероятностей, вычисленных для возраста 9+. Так, вероятность не пропустить линьку ни в один год из 3 лет составляет $0,93 \times 0,75 \times 0,45 = 0,31$; перелинять в возрасте 7+ и 8+ и пропустить в возрасте 9+ – $0,93 \times 0,75 \times 0,55 = 0,38$; перелинять в возрасте 7+ и 9+ и пропустить в возрасте 8+ – $0,93 \times 0,25 \times 0,45 = 0,10$ и т. д.

Очевидно, что особи, пропустившие линьку в оцениваемый год, независимо от числа пропусков в предыдущие годы, будут соответствовать категории «поздняя» (стадии «3 поздняя» или «4»), а перелинявшие особи – категории «ранняя» (остальные стадии линьки). Размер «поздних» крабов в этот год, по сравнению с предыдущим, не изменится, а размер «ранних» крабов увеличится соответственно возрасту (табл. 2). Следовательно, для каждой размерно-возрастной группы можно получить теоретическое (ожидаемое) соотношение между «ранними» и «поздними» особями. Однако, 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 выбран-

Таблица 2. Вероятность линьки (P) самцов камчатского краба в Баренцевом море на основе данных по повторным отловам меченых особей [Nilssen, Sundet, 2006]

Table 2. Molting probability (P) of the red king crab males in the Barents Sea based on data from repeated captures of tagged individuals [Nilssen, Sundet, 2006]

Возраст	< 7+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+ ²
ДК, мм	57–108	124	141	159	176	194	211	-
ШК, ¹ мм	57–121	142	164	185	207	228	243	258
P	1,00	0,93	0,75	0,45	0,18	0,03	0,01	0,004
$1 - P$	0,00	0,07	0,25	0,55	0,82	0,97	0,99	0,996

Примечание: ¹ – ШК = ДК×1,26–15,2 [Буяновский и др., 2023]; ² – данный возрастной класс ранее выявлен не был, его средний размер вычислен с приростом ШК 15 мм, что соответствует выявленному тренду [Nilssen, Sundet, 2006: Fig. 3C].

² Это можно было бы сделать и по формуле (1), но значение a в цитируемой работе не приводится; $CL_{50} = 157$ мм. Для более точного определения вероятности линьки график [Nilssen, Sundet, 2006: Fig. 4] был оцифрован.

ный пользователем интервал для построения гистограммы частот размерного ряда, в данной работе принят равным 1 мм; название каждого класса соответствует целому числу ШК в мм (191 мм, 203 мм и т. д.).

- Размерная группа – совокупность особей, размеры которых соответствуют нескольким последовательно расположенным размерным классам; название группы ограничивается крайними значениями диапазона (например – 181–193 мм включительно).

- Околомодальная размерная группа – размерная группа, где размерные классы сгруппированы вокруг среднего (модального) значения размерно-возрастной группы (см. ниже); название группы ограничивается крайними значениями диапазона (см. выше).

- Возрастной класс – совокупность особей определённого возраста (см. «Материал и методика»). Представители разных возрастных классов могут входить в одну размерную группу, а представители одного класса – в несколько размерно-возрастных групп (см. ниже).

- Размерно-возрастная группа – размерная группа, характеризующаяся нормальным распределением частот размерных классов, где модальный размерный класс соответствует среднему размеру особи определённого возраста, которая не пропустила ни одной линьки. Как правило, один размерный класс или размерная группа (см. выше) состоят из особей, относящихся к разным размерно-возрастным группам. Ранее, когда вероятность линьки не учитывали, эти группы называли возрастными когортами [Буяновский и др., 2023]. Поскольку пропуск линек начинается с возраста 7+ (табл. 2), то до этого возраста возрастной класс и размерно-возрастная группа идентичны; в старшем возрасте каждая размерно-возрастная группа может включать несколько возрастных классов, в зависимости от числа пропущенных линек. Обозначается средним значением ШК: 142, 164 и т. д. (табл. 2).

- Численность – число экземпляров в массиве (выборке) или – в его части (возрастном классе, размерной группе, размерно-возрастной группе). Восстановленная численность – численность, полученная в результате найденного решения (см. ниже).

- Категория – «ранние» («р») или «поздние» («п») крабы. Выводится на основе данных наблюдателя, определявшего стадии линьки (см. выше).

Исходя из модели, приведённой в табл. 2, и положения, что размер, пропустившего линьку краба не меняется, для каждого возрастного класса можно рассчитать, какая его часть (частота встречаемости) окажется в той или иной размерно-возрастной груп-

пе. Например, для возраста 9+ частота встречаемости в размерно-возрастной группе 185 составит 0,70: это будут особи, не пропустившие до этого ни одной линьки (см. выше). Крабы данного возраста, пропустившие хотя бы одну линьку, окажутся в группе 164, причём, для категории «поздние» (пропустившие линьку в текущем году) частота составит 0,23, а для категории «ранние» (пропустившие линьку в прошлом году, но перелинявшие в текущем году) – 0,05. Наконец, крабы, пропустившие линьку 2 года подряд, окажутся в группе 142, и частота их встречаемости среди особей возраста 9+ составит 0,02. Суммарная частота встречаемости равна 1, и поэтому в остальных размерно-возрастных группах крабы данного возраста встречаться не будут.

После расчёта всех частот до возраста 14+ (результаты показали, что для более позднего возраста в таких расчётах нет необходимости) была построена соответствующая матрица (табл. 3). Однако, имея информацию о распределении каждого возрастного класса по размерно-возрастным группам, мы не знаем соотношение численности разных возрастных классов в каждой такой группе (так же, как и в массиве, в целом). Отражением этого соотношения может быть только эмпирическое (установленное наблюдателем по стадиям линьки и сгруппированное нами в категории в соответствии с вышеописанным алгоритмом) соотношение «ранних» и «поздних» крабов, которое мы обнаруживаем в отдельных размерно-возрастных группах (при этом, пока не зная, как его обнаружить) и в массиве, в целом. Следовательно, задав определённое стартовое соотношение возрастных классов в массиве и распределив его по размерно-возрастным группам в соответствии с моделью, можно получить расчётные (ожидаемые) значения численности каждой категории («ранних» или «поздних» крабов) каждого возраста в каждой группе. Далее можно менять это стартовое соотношение до тех пор, пока расхождение между ожидаемой и эмпирической численностью каждой категории не станет минимальным (табл. 3). Реализация данного алгоритма, основанного на оптимизации, требует ответов на ряд вопросов.

1. Какое распределение возрастных классов можно задать первоначально, в качестве стартового? В данном случае единственным объективным набором, который у нас есть, являются значения, полученные ранее, без учёта вероятности линьки [Буяновский и др., 2023]. Другими словами, мы заранее допускаем, что стартовая численность каждого возрастного класса равна численности соответствующей размерно-возрастной группы (или – что каждая группа состояла

из особей, не пропустивших ни одной линьки), так как это указано в табл. 3. Все иные варианты наборов, где бы вероятность линьки учитывалась, были бы субъективными.³ Полный набор исходных данных приводится в табл. 4.

2. Как получить расчётные (ожидаемые) значения численности каждой категории («ранних» или «поздних» крабов) каждого возраста в каждой группе? Для этого каждое стартовое значение возрастного класса (п. 1) умножается на соответствующую частоту, рассчитанную согласно модели (в табл. 3 – поле «Частоты возрастных классов»). В результате получают значения численности возрастного класса определённой категории в каждой размерно-возрастной группе (табл. 3 – поле «Численность возрастных классов по категориям»). Их суммирование по возрастам позволяет вычислить ожидаемую численность каждой категории («ранних» или «поздних») в каждой размерно-возрастной группе (табл. 3: столбец «ОРК»).

3. Как определить эмпирическое соотношение «ранних» и «поздних» крабов в размерно-возрастной группе, учитывая, что область перекрытия нормальных распределений достаточно обширна? Здесь мы прибегли к такому же приёму, что и ранее, когда расщепляли размерный ряд на нормальные распределения [Буяновский и др., 2023]. Было вычислено соотношение категорий в околomodальных размерных группах, где перекрытие между соседними размерно-возрастными группами, как правило, минимальное.⁴ Было принято, что околomodальная группа состоит из срединного размерного класса (табл. 2) и 5 мм с каждой его стороны. Были выделены следующие группы: 137–147 мм (для размерно-возрастной группы 142), 159–169 (164) мм, 180–190 (185) мм, 202–212 (207) мм. Для групп 228 и 243 диапазон был расширен до 218–238 и свыше 238 мм соответственно. Исходное (эмпирическое) соотношение категорий в каждой околomodальной группе приводится в табл. 4. Вследствие несовпадения эмпирических и расчётных данных, в некоторых выборках суммарная численность категорий, установленная наблюдателем для околomodальной группы, могла превышать расчётную численность всей размерно-возрастной группы (табл. 4). Если расчётная численность размерно-возрастной группы была равна 0, то независимо от эмпириче-

ских данных численность обеих категорий в группе принималась равной 0 (табл. 3: группа 207 мм). Полученные соотношения были приведены к стартовой численности каждой размерно-возрастной группы и, таким образом, появились «эмпирические» частоты распределения категорий в каждой группе (табл. 3: столбец «ЭРК»). При оптимизации они не менялись. В анализ вошли не все массивы, с которыми работали ранее [Буяновский и др., 2023], а только те (табл. 1), где число крабов в околomodальных размерных группах было не менее 70 экз.

4. Как выбрать целевую функцию? Выбор очевиден – сумма квадратов остатков между расчётными (п. 1) и эмпирическими (п. 2) частотами. Её минимизация легко осуществляется с помощью надстройки MS-Excel «Поиск решения» (использовали метод – «Поиск решения нелинейных задач методом ОПГ»), где изменяемыми являются переменные в ячейках, соответствующих стартовой численности возрастных классов (табл. 3). Двумя дополнительными условиями при изменении ячеек являются сохранение суммарного стартового объёма выборки (по данным табл. 4) и неотрицательность изменяемых переменных.

5. Сколько возрастных классов следует задать изначально? Поскольку число ранее выделенных когорт заметно варьировало (табл. 4), то мы взяли наиболее часто встречаемое число классов, равное 6 ($7+ - 12+$): если число размерно-возрастных групп было меньше, то численность старших возрастных классов приравнивали к 0. Кроме того, для контроля вводили данные по 7 и 8 классам ($7+ - 13+$ и $7+ - 14+$ соответственно), аналогично обнуляя численность старших групп (в табл. 3 задано 7 возрастных классов). Выбор оптимального числа классов выполняли по результатам диагностики (см. ниже).

6. Как выполнять расчёт, если стартовое число размерно-возрастных групп меньше предусмотренных моделью? Модель предусматривает 8 размерно-возрастных групп – только в этом случае, для всех возрастов, суммы частот встречаемости разных категорий одного возраста в разных размерно-возрастных группах будут равны 1 (табл. 3). Однако, если выборка содержит меньшее число групп, то каковы должны быть частоты для старших возрастов (в этих группах), из которых основная часть попадает на отсутствующие старшие размерно-возрастные группы? Мы посчитали, что наиболее логичным будет сохранение суммы частот равной 1, а частные значения следует увеличить пропорционально фактической сумме. Например, в выборке из Варангер-фьорда в 2011 г. были выявлены только 2 размерно-возрастные группы – 142 и 164. В соответствии с моделью, сумма частот вероятности

³ Попытка подобрать искомый набор с помощью систем линейных уравнений в ряде выборок приводила к появлению отрицательных значений, что с биологической точки зрения лишено смысла.

⁴ Можно было бы брать числа, пропорционально соотношению размерно-возрастных групп, но, во-первых, это бы вносило дополнительную неопределённость, а во-вторых, существенно бы уменьшило число проб из-за снижения объёмов выборок.

Таблица 3. Алгоритм восстановления численности возрастных классов с учетом вероятности линьки на примере данных научного мониторинга 2011 г.**Table 3.** Algorithm for the restoration of the age classes number with taking in account the molting probability on the example of data from scientific monitoring in 2011

РВГ	Категория	Частоты возрастных классов								Численность возрастных классов по категориям								ОРК	ЭРК	ВЧГ
		7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+			
142	Р	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1825	0	0	0	0	0	0	0	1825	1677	
	П	–	0,07	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	–	246	40	0	0	0	0	0	286	147	1900
164	Р	–	0,93	0,05	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	–	3262	121	0	0	0	0	0	3383	3065	
	П	–	–	0,23	0,07	0,02	0,02	0,02	0,02	–	–	534	0	0	0	0	0	534	443	3642
185	Р	–	–	0,70	0,21	0,07	0,00	0,00	0,00	–	–	1601	0	0	0	0	0	1601	1966	
	П	–	–	–	0,38	0,33	0,38	0,38	0,38	–	–	–	0	2	2	0	0	3	299	1980
207	Р	–	–	–	0,31	0,27	0,01	0,00	0,00	–	–	–	0	1	0	0	0	1	0	
	П	–	–	–	–	0,26	0,51	0,52	0,52	–	–	–	–	1	2	0	0	4	0	108
228	Р	–	–	–	–	0,06	0,02	0,01	0,00	–	–	–	–	0	0	0	0	0	1	
	П	–	–	–	–	–	0,05	0,07	0,07	–	–	–	–	–	0	0	0	0	3	60
243	Р	–	–	–	–	–	0,00	0,00	0,00	–	–	–	–	–	0	0	0	0	2	
	П	–	–	–	–	–	–	0,00	0,00	–	–	–	–	–	–	0	0	0	3	8
>	Р+П	–	–	–	–	–	–	0,00	0,00	–	–	–	–	–	–	0	0	0	0	–
		Стартовая численность возрастных классов								Восстановленная численность возрастных классов								ЦФ:	393629	
		1825	3508	2295	0	5	5	0	0	1637	3088	2646	152	0	115	0	0			

Комментарии: РВГ – размерно-возрастные группы. Категория – «ранние» (Р) и «поздние» (П). Частоты возрастных классов – рассчитаны в соответствии с моделью (табл. 2). Стартовая численность возрастных классов – введена для оптимизации, численность каждого возрастного класса равна ранее установленной (табл. 4) численности соответствующей размерно-возрастной группы (класс 7+ – группа 142; 8+ – 164 и т. д.). Численность возрастных классов по категориям – произведение стартового значения на соответствующую частоту. ОРК – ожидаемое распределение категорий в каждой размерно-возрастной группе; рассчитывается как сумма 7+ – 14+ по строкам. ЭРК – эмпирическое распределение по категориям (см. текст). ЦФ – целевая функция, сумма квадратов остатков разностей между ОРК и ЭРК. Восстановленная численность возрастных классов – изменённые стартовые значения, при которых ЦФ минимальна после первой ступени поиска решения (объяснение в тексте). ВЧГ – восстановленная численность размерно-возрастных групп; считается так же, как и численность возрастных классов по категориям, но частоты возрастных классов умножаются уже не на стартовые, а – на восстановленные значения их численности; полученные таким образом новые расчетные значения численности возрастных классов суммируются: вначале – по строкам 7+ – 14+, а затем по категориям Р и П (142Р и 142П; 164Р и 164П и т. д.). Все значения приводятся без учёта десятичных знаков, поэтому некоторые суммы могут не совпадать.

Таблица 4. Исходные данные для оценок возрастного состава самцов камчатского краба: стартовая численность размерно-возрастной группы в массиве (по Буяновский и др., 2023); в скобках – установленное наблюдателем соотношение численности «ранних» / «поздних» крабов в соответствующих околomodальных размерных группах (объяснение в тексте). Номера массивов такие же, как в табл. 1.**Table 4.** Initial data for estimating the age-structure of the red king crab males: the number of size-age groups in the data array [calculated by Buyanovskiy et al., 2023]; in brackets – the ratio of the number of the “early” / “late” crabs in the corresponding near-modal size groups established by the observers (explanation in text). The data array numbers are the same as in Table 1

Массив (№)	Размерно-возрастные группы					
	142	164	185	207	228	243
1	1780 (274/518)	2696 (443/702)	5065 (492/1389)	2306 (139/767)	655 (83/762)	0
2	538 (200/0)	527 (254/32)	712 (245/70)	454 (119/91)	0	0
3	378 (159/1)	449 (186/10)	596 (269/26)	156 (72/20)	0	0
4	383 (98/2)	2367 (87/13)	3717 (74/26)	0	0	0
5	179 (66/0)	3027 (444/2)	7504 (1059/1)	304 (88/1)	0	0
6	72 (28/1)	105 (116/35)	1019 (272/61)	435 (151/36)	0	0
7	914 (333/17)	1045 (428/91)	2179 (683/321)	339 (125/107)	0	0
8	16 (16 / 0)	0	1114 (382/44)	406 (147/5)	0	0
9	103 (71/5)	180 (56/30)	325 (54/92)	124 (13/42)	0	0

Массив (№)	Размерно-возрастные группы					
	142	164	185	207	228	243
10	15 (47/2)	5 (168/18)	300 (378/144)	585 (641/150)	0	0
11	227 (101/0)	162 (97/1)	389 (174/4)	517 (211/8)	0	0
12	207 (86/1)	140 (98/23)	658 (349/114)	2054 (713/361)	396 (408/105)	0
13	108 (28/5)	40 (22/10)	82 (10/3)	13 (1/0)	0	0
14	706 (333/3)	357 (167/31)	409 (150/53)	275 (75/55)	0	0
15	250 (66/1)	131 (59/3)	37 (14/2)	8 (2/2)	0	0
16	1502 (739/48)	975 (416/65)	863 (390/127)	1858 (491/359)	786 (543/240)	0
17	136 (62/2)	64 (25/6)	1 (3/4)	1 (0/2)	0	0
18	2139 (803/133)	3019 (808/252)	1335 (460/132)	869 (184/159)	526 (209/208)	0
19	536 (261/2)	761 (333/18)	448 (208/40)	279 (122/205)	85 (100/157)	0
20	266 (118/13)	163 (52/18)	0	0	0	0
21	107 (62/0)	235 (113/6)	301 (132/18)	0	26 (7/10)	0
22	2225 (994/239)	2963 (1068/307)	3091 (1286/294)	953 (367/179)	441 (178/229)	0
23	166 (96/6)	100 (33/14)	6 (3/4)	0	0	0
24	1030 (470/55)	633 (239/31)	106 (90/10)	79 (29/0)	0	0
25	325 (161/6)	130 (58/12)	0	0	0	0
26	1825 (831/73)	3508 (1343/194)	2295 (941/141)	0	5 (10/23)	5 (1/2)
27	785 (406/82)	1775 (584/66)	2545 (930/267)	0	0	0
28	245 (119/1)	164 (68/3)	23 (14/2)	0	0	0
29	764 (371/71)	1467 (505/106)	2517 (639/545)	429 (213/43)	0	0
30	118 (83/1)	186 (61/17)	47 (19/15)	0	0	0
31	506 (267/61)	1443 (530/230)	2809 (659/724)	1345 (405/272)	0	0
32	92 (56/0)	198 (73/10)	95 (52/53)	0	0	0
33	792 (403/50)	1685 (652/193)	3565 (934/929)	3010 (535/831)	0	0
34	153 (82/3)	173 (66/16)	221 (39/45)	0	0	0
35	143 (36/0)	317 (40/0)	283 (43/13)	132 (12/17)	0	0
36	299 (196/39)	1450 (94/16)	3610 (916/886)	4035 (658/1138)	0	0
37	49 (37/0)	26 (13/2)	40 (10/5)	26 (1/10)	0	0
38	80 (41/0)	49 (29/3)	130 (31/25)	11 (9/3)	0	0
39	549 (283/0)	213 (149/5)	394 (137/53)	482 (71/155)	0	0
40	2490 (1308/11)	2540 (1196/56)	4953 (1858/496)	5504 (1087/235)	0	0
41	243 (130/2)	154 (74/22)	263 (44/81)	85 (7/33)	0	0
42	603 (313/3)	556 (236/33)	544 (114/177)	840 (77/314)	0	0
43	1371 (742/18)	3297 (1458/69)	2622 (1031/330)	3394 (655/919)	715 (345/433)	0
44	231 (102/2)	61 (55/5)	150 (26/29)	0	0	0
45	420 (157/0)	707 (232/4)	563 (160/26)	630 (114/114)	67 (52/64)	0
46	522 (237/9)	539 (186/50)	292 (69/69)	15 (9/13)	0	0
47	309 (149/2)	308 (125/9)	431 (134/26)	482 (114/124)	53 (41/64)	0
48	1830 (981/22)	2591 (1181/93)	3955 (1492/599)	4631 (985/1139)	1262(550/733)	0
49	220 (117/0)	275 (118/5)	157 (75/8)	0	0	0
50	319 (169/0)	184 (133/0)	334 (152/3)	422 (116/31)	16 (46/25)	0
51	2487 (1236/54)	2303 (1072/88)	3772 (1475/448)	5928(1408/1332)	1504(755/861)	0
52	241 (126/1)	241 (77/16)	241 (34/25)	0	0	0
53	131 (60/0)	186 (78/0)	127 (66/1)	231 (55/11)	39 (46/0)	0
54	185 (182/31)	2147 (828/184)	4130 (1397/585)	2255 (539/491)	0	0

линьки для возраста 9+ в этих двух группах составляет 0,30 (табл. 3), а остальное приходится на группу 185, которой в выборке нет. Мы допустили, что для возраста 9+ сумма частот вероятности линьки в группах 142 и 164 мм равна 1, а по группам они распределяются пропорционально значениям, указанным в табл. 3: для группы 142 в возрасте 9+ вероятность линьки будет равна 0,07 (вместо указанной в табл. 3–0,02), а для группы 164–0,93 (0,28). Аналогичным образом были пересчитаны частоты для других возрастных классов (9+–11+), где потенциальное число размерно-возрастных групп может быть больше 2.

После получения восстановленной численности возрастных классов (табл. 3) встал вопрос об адекватности полученных результатов. Было выявлено несколько аспектов, по которым можно провести такую оценку. Во-первых, после оптимизации меняется не только соотношение возрастных классов в каждой размерно-возрастной группе, но и численность самих групп. Очевидно, что изменённые (далее – восстановленные) значения не должны сильно отличаться от исходных (стартовых) значений, установленных ранее без учёта вероятности линьки. Расчёт численности восстановленной размерно-возрастной группы (табл. 3: ВЧГ) выполнялся так же, как и расчёт ожидаемой численности возрастных классов (табл. 3: ОРК) с той разницей, что вместо стартовой численности класса на частоту вероятности линьки умножается соответствующее восстановленное значение. Полученная матрица суммировалась по строкам (возрастам) и категориям. Степень расхождения между ВЧГ и стартовой численностью размерно-возрастных групп можно оценить с помощью ошибки аппроксимации (AE) по формуле⁵:

$$AE = 100\% \times \frac{1}{k} \times \sum_{i=1}^k \left| \frac{n_i^f - n_i^e}{n_i^e} \right|, \quad (2)$$

где n_i^f – восстановленная численность размерно-возрастной группы (табл. 3: ВЧГ); n_i^e – стартовая численность той же группы (табл. 4); k – число размерно-возрастных групп. При $n_i^e = 0$, её заменяли на $n_i^e = 1$.

При ошибке аппроксимации менее 10% точность оценки высокая, при 10–20% хорошая, при 20–50% удовлетворительная, при 50% и выше – неудовлетворительная.⁶ При оценках ошибки мы столкнулись с вариантами, когда она достигала 1000%. Однако, при более внимательном рассмотрении выяснилось, что основной вклад в ошибку вносили малочислен-

ные группы. Чтобы избежать данного искажения, ошибку аппроксимации корректировали путём удаления из оценки групп, численность которых была менее 5% от общего значения (рис. 1). Правомерность такого действия оправдана, поскольку выявление самих исходных групп происходило на сильно зашумлённых выборках [Буяновский и др., 2023].

Вторым не менее важным аспектом проверки на адекватность является потенциальная возможность наилучшего решения при наличии отрицательных значений численности возрастных классов. Их можно избежать, задав при поиске решения соответствующее условие (см. выше). Тем не менее, решения, при которых численность одного из срединных возрастных классов приравнивается к 0, может быть принято только в том случае, если отсутствует соответствующая размерно-возрастная группа, или – если этот 0 последовательно смещается в многолетнем ряду наблюдений от младшего возраста к старшему. Во всех остальных вариантах решение нельзя считать приемлемым, независимо от точности аппроксимации. С учётом вероятностного характера оценок, мы считали нулевой любую численность возрастного класса, если она была менее 5% от численности любого старшего класса (при отсутствии допустимых условий, указанных выше). И точно так же мы считали допустимым наличие класса с нулевой численностью, если суммарная численность старших классов не превышала 5% от общей численности (см. пример в табл. 3).

При поиске решения мы также столкнулись с проблемой двух ступеней. Вначале находится одно решение, затем, при повторном поиске, параметры (численность отдельных возрастных классов) могут уточняться. Было бы логично остановиться на второй ступени, после которой изменений уже не происходит. Однако, иногда, именно после второго решения происходило обнуление возрастного класса, описанное выше. Если учесть, что в подавляющем большинстве случаев при переходе от первой ступени ко второй целевая функция уменьшалась менее, чем на 5%, то мы в итоге остановились на первой ступени.

С учётом всех вышеперечисленных обстоятельств осуществляли выбор числа первоначально вводимых возрастных классов, которое варьировало от 6 до 8. Поскольку численность каждого класса является переменной величиной, то за увеличение их числа должен быть предусмотрен «штраф», который можно оценить с помощью информационного критерия Акаике⁷:

⁵ <https://megaobuchalka.ru/4/7480.html>

⁶ <https://oshibkamaster.ru/chto-esli-oshibka-approksimaczi-bolshe-10/>

⁷ <https://wiki.loginom.ru/articles/aic.html>

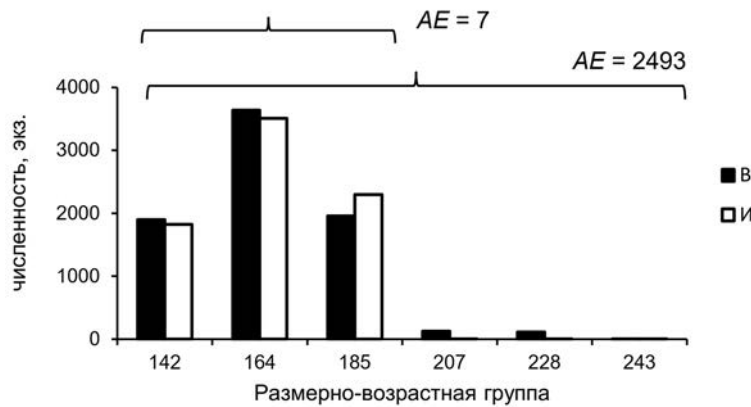


Рис. 1. Влияние малых выборок на ошибку аппроксимации (AE) на примере данных научного мониторинга 2011 г. В – восстановленная численность размерно-возрастной группы, И – стартовая численность. При включении в оценку групп малой численности AE сильно завышена, при их исключении точность аппроксимации увеличивается до высокой

Fig. 1. Influence of the small data sets on the approximation (AE) error on the example of data from scientific monitoring in 2011. В – the restored number of the size-age group, И – the started number. When the size-age groups of small numbers are include in the estimation AE is strongly overestimated, and when these groups are excluded the accuracy of the approximation increases to a high level

$$AIC = 2m - 2\ln(AE), \quad (3)$$

где m – число первоначально введённых возрастных классов от 6 до 8; AE – ошибка аппроксимации, рассчитанная по формуле (2) и скорректированная с учётом малых выборок (рис. 1).

Вне зависимости от величины AIC , приоритетным был «критерий обнуления средних возрастных классов». Информационный критерий использовали только для выбора из тех вариантов, где обнуления не регистрировали.

В целом, предлагаемый алгоритм можно описать следующим образом (табл. 3). Вначале задаются стартовые значения численности возрастных классов, которые можно установить при расщеплении размерного ряда на размерно-возрастные группы без учёта вероятности линьки (табл. 4). Допускается, что численность каждого класса тождественна численности соответствующей размерно-возрастной группы.

В соответствии с моделью размерно-зависимой вероятности линьки (табл. 2) для каждой размерно-возрастной группы рассчитывается ожидаемая вероятность встречаемости крабов определённого возраста и определённой категории: перелинявших (Р) или пропустивших (П) линьку в текущем году (табл. 3: «Частоты возрастных классов»). Для каждой новой выборки эти частоты остаются постоянными.

Далее, опираясь на данные о стартовой численности возрастных классов и размерно-зависимых частотах вероятности линьки, рассчитывается значения численности каждого возрастного класса в каждой категории («ранней» и «поздней»). Эти значе-

ния суммируют по возрастам, вычисляя ожидаемую численность в размерно-возрастной группе (табл. 3: ОРК). Эмпирическое распределение частот (ЭРК) в той же выборке получается в соответствии с алгоритмом, описанным выше в п. 2. Сумма квадратов разностей между остатками ОРК и ЭРК представляет собой целевую функцию (табл. 3: ЦФ), которую можно минимизировать, меняя стартовую численность каждого возрастного класса. По достижении минимизации получают восстановленные значения численности каждого возрастного класса. Умножая их на соответствующие (не меняющиеся) частоты вероятности линьки, можно рассчитать восстановленную численность каждого возрастного класса в каждой категории каждой размерно-возрастной группы, и далее – восстановленные значения самих размерно-возрастных групп (ВЧГ). Последние нужны для оценки адекватности модели с помощью ошибки аппроксимации, вычисляемой по формуле (2) и корректируемой при наличии классов с низкой численностью.

Особенности применения вышеописанного алгоритма к разному числу размерно-возрастных групп описаны выше в п. 5. Выше также описаны особенности расчётов, связанные с обнулением срединных возрастных классов при их восстановлении, а также – выбор оптимального числа первоначально вводимых возрастных классов (от 6 до 8).

Корректировка модели. Результаты применения вышеописанного алгоритма к установлению возрастного состава заметно отличались по степени адекват-

ности, и поэтому, опираясь на принятые диапазоны (см. выше) мы ввели несколько градаций оценки:

- Отличная. Скорректированная ошибка аппроксимации 1–10%.
- Хорошая. Скорректированная ошибка аппроксимации 11–20%.
- Неплохая. Скорректированная ошибка аппроксимации 21–30%.
- Удовлетворительная. Скорректированная ошибка аппроксимации 31–40%.
- Слабо удовлетворительная. Скорректированная ошибка аппроксимации 41–50%.
- Плохая. Скорректированная ошибка аппроксимации больше 50%.
- Неприемлемая. Численность одного из срединных возрастных классов близка к 0 при отсутствии нулевых (или близких к нулевым) значений в размерном ряду.

В соответствии с этими градациями в категорию «неприемлемая» попали 6 выборок (массивов), а категорию «плохая» – 7 выборок, итого – около 25% (табл. 5). Такая высокая доля «брака» заставила нас задуматься об адекватности самой модели и корректировке её параметров. Для этого были использованы те самые выборки, которые попали в разряд «неприемлемых» и «плохих». Для них мы начали произвольно менять параметры модели так, чтобы они могли дать, как минимум, «слабо удовлетворительную» оценку. При изменении параметров руководствовались, во-первых, тем, чтобы они продолжали соответствовать наблюдаемому тренду, и, во-вторых – чтобы они были максимально близки к начальным значениям. В итоге для основных размерно-возрастных групп были подобраны следующие параметры вероятности

Таблица 5. Сравнение результатов оценки возрастного состава с помощью двух наборов параметров модели вероятности линьки

Table 5. Comparison of the age composition assessed with the help of two parameter sets of the molting probability model

Градация	Распределение выборок при параметрах	
	начальных	скорректированных
Отличная	13	36
Хорошая	13	11
Неплохая	8	2
Удовлетворительная	6	1
Слабо удовлетворительная	1	3
Плохая	7	1
Неприемлемая	6	0

линьки: 142–0,96 (вместо 0,93, указанных в табл. 2), 164–0,93 (0,75), 185–0,88 (0,45), 207–0,43 (0,18), для остальных групп параметры были оставлены без изменения. Результаты показали, что качество оценки заметно улучшилось, и поэтому модель с измененными параметрами была принята в качестве рабочей.

Число возрастных классов. В рамках скорректированной модели можно выделить несколько вариантов оценки возрастного состава с помощью разного числа предварительно заданных возрастных классов. В 13 выборках различий в возрастном составе, оцениваемом с помощью 6 (в одном случае 7) и 8 возрастных классов, не было, в 3 случаях при использовании 8 классов оценки попали в разряд «неприемлемых» (при предварительном вводе 6 классов они соответствовали градации «отличная»). В одной выборке единственная приемлемая оценка была получена с использованием 8 классов. Из всех массивов данная выборка (территориальные воды между 36°00' и 40°00' в. д., 2017 г.) была самой маленькой (141 экз.), и влияние неопределенности на соотношение возрастных классов здесь могло быть очень большим. В остальных выборках возрастной состав мог быть установлен с предварительным заданием как 6, так и 8 классов, но во всех, без исключения, вариантах АIC для 8 классов был заметно выше. Следовательно, пока нет оснований, считать, что крабы старше 12 лет играют в возрастном составе какую-то заметную роль. Характерно, что единственная выборка, где для адекватного описания возрастного состава потребовалось задать 7 классов (максимальный возраст 13+), относится к началу 2002 г., когда активный промысел только начинался.

Возрастной состав отдельных выборок. Полученная модель позволила скорректировать данные о возрастном составе классов 7+ и старше. Для поселений Варангер-фьорда⁸ (рис. 2) поправка на вероятность линьки существенных изменений не внесла. Выделенные ранее [Буяновский и др., 2023] заметные⁹ поколения остались теми же и преобладали в уловах в течение 1–2 лет, за исключением поколения 2012 г., которое преобладало в 2017–2019 гг., а не в 2017–2020 гг., как считали ранее. Принципиальное различие заключалось в длительности регистрации поколения. Если не учитывать вероятность линьки, то исчезновение поколения из уловов происходило в возрасте 10+. Новые данные показывают, что, как

⁸ Сюда же отнесли массивы № 13, 15, пробы из которых были собраны на Рыбачьей Банке (табл. 1).

⁹ В цитируемой работе поколение считали заметным, если его доля в возрасте 5–9 лет была выше аналогичного медианного значения, вычисленного для всех поколений во всех районах.

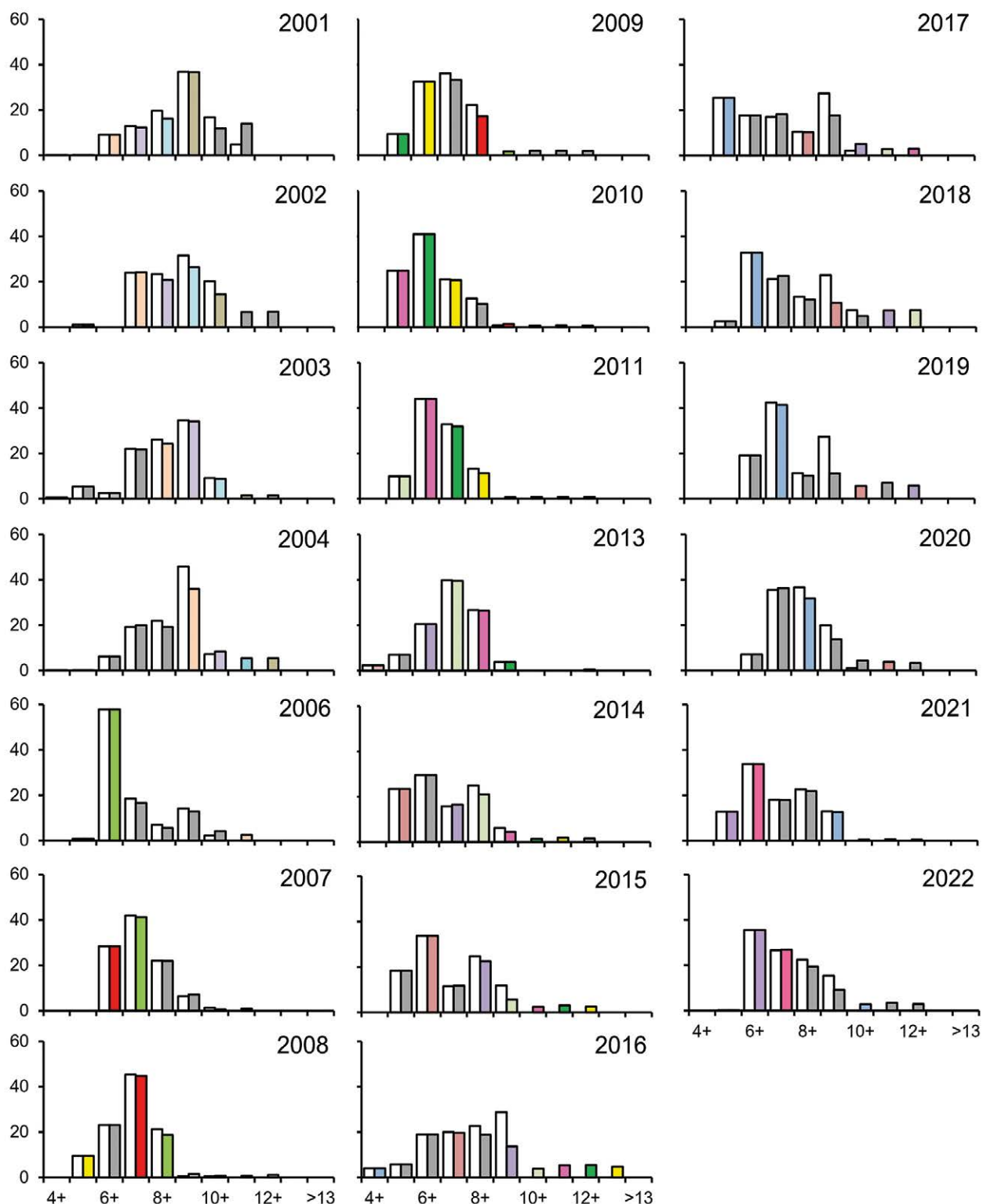


Рис. 2. Динамика возрастного состава самцов камчатского краба в Варангер-фьорде: белые столбики – доля возрастных классов, рассчитанная без учета вероятности линьки (табл. 4), цветные столбики – то же с учётом вероятности линьки; одним цветом, кроме серого, помечены поколения, которые при выделении без учёта вероятности линьки считали заметными (объяснения в тексте), серым цветом – прочие поколения

Fig. 2. Dynamics of the red king crab males age composition in the Varanger-fjord: White columns – the share of age classes, calculated without taking into account the molting probability (Table 4), colored columns – the same with taking into account the molting probability; each color, except gray, shows the generations, which when selected without taking into account the molting probability were considered noticeable (explanation in the text), gray color shows other generations

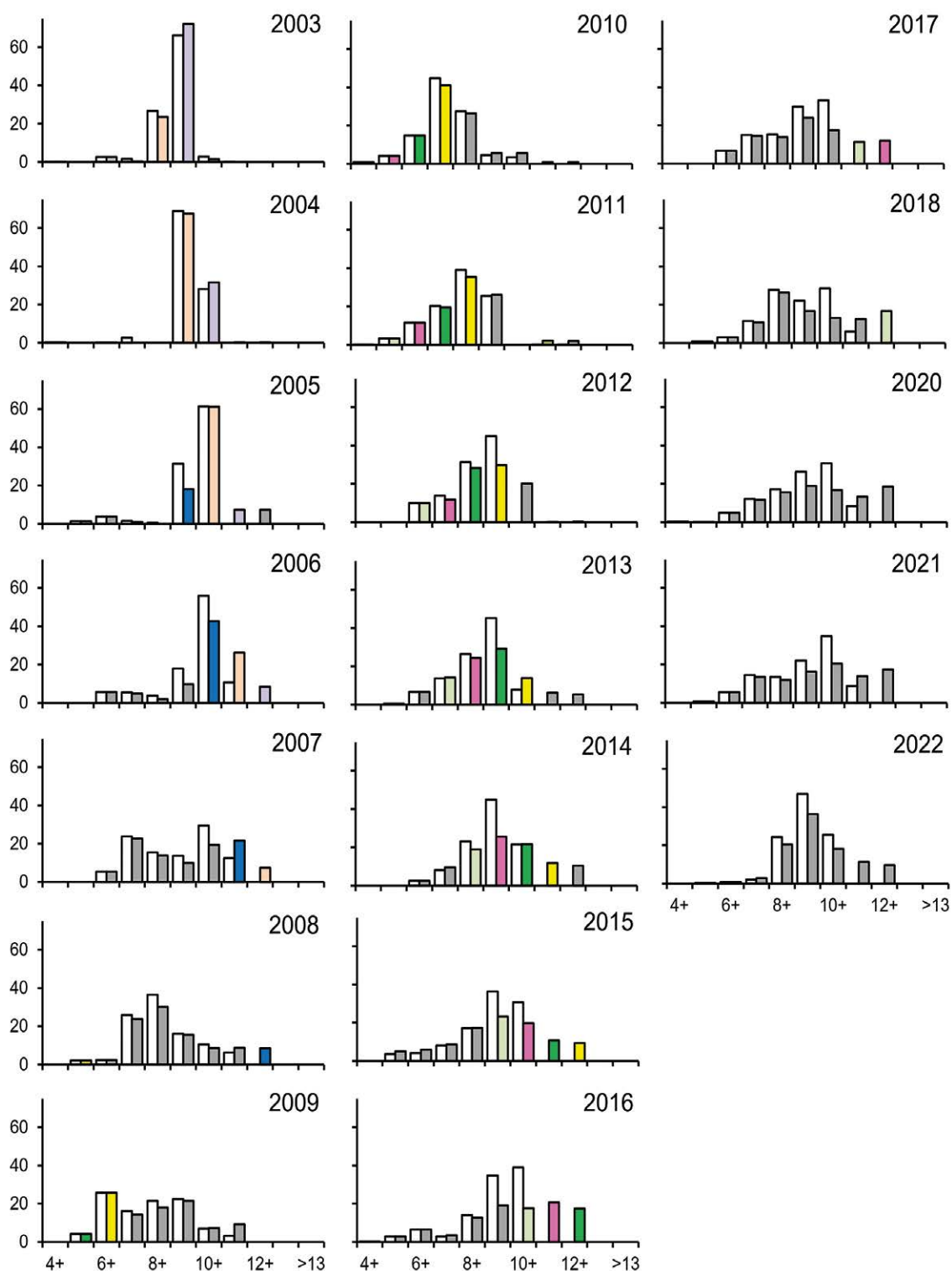


Рис. 3. Динамика возрастного состава самцов камчатского краба по данным научного мониторинга промысловых уловов. Белые столбики – доля возрастных классов, рассчитанная без учёта вероятности линьки (табл. 4), цветные столбики – с учётом вероятности линьки; одним цветом, кроме серого, помечены поколения, которые при выделении без учёта вероятности линьки считали заметными (объяснения в тексте), серым цветом – прочие поколения

Fig. 3. Dynamics of the age composition of male Kamchatka crab according to scientific monitoring of commercial catches. White columns – the share of age classes, calculated without taking into account the molting probability (Table 4), colored columns – the same with taking into account the molting probability; each color, except gray, shows the generations, which when selected without taking into account the molting probability were considered noticeable (explanation in the text), gray color shows other generations

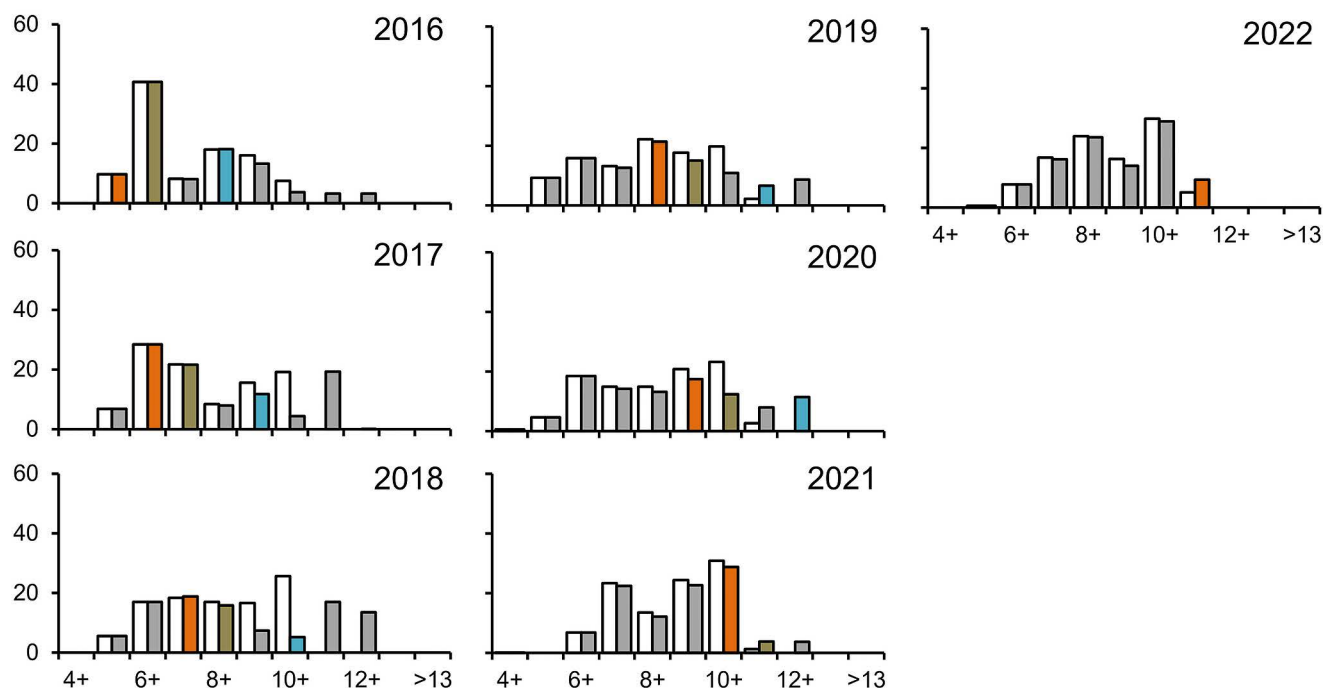


Рис. 4. Динамика возрастного состава самцов камчатского краба по данным учетных съёмов на шельфе. Белые столбики – доля возрастных классов, рассчитанная без учёта вероятности линьки (табл. 4), цветные – с учётом вероятности линьки; одним цветом, кроме серого, помечены поколения, которые при выделении без учёта вероятности линьки считали заметными (объяснения в тексте), серым цветом – прочие поколения

Fig. 4. Dynamics of the age composition of male Kamchatka crab on the research surveys data. White columns – the share of age classes, calculated without taking into account the molting probability (Table 4), colored columns – the same with taking into account the molting probability; each color, except gray, shows the generations, which when selected without taking into account the molting probability were considered noticeable (explanation in the text), gray color shows other generations

минимум до возраста 12+ поколение сохраняется, хотя к 10-летнему возрасту его численность заметно уменьшается. Так же следует отметить, что ряд поколений, которые без учёта вероятности линьки показывали повышенную численность в возрасте 9+ (например, в 2018–2019 гг.), оказались не такими многочисленными, поскольку включали в себя особей старшего возраста.

Те же закономерности были отмечены при анализе динамики возрастного состава промысловых уловов (рис. 3).¹⁰ Заметными были те же поколения, что и выявленные ранее, без учёта вероятности линьки. В 2003–2004 гг. заметными были поколения, родившиеся в 1994–1995 гг. В 2007 г. в возрастном составе произошли серьёзные изменения, когда существенно выросла доля молодых поколений. Так же, как и ранее, отчётливо выделялось поколение рождения 2003 г., которое преобладало в 2009–2012 гг.

Учёт вероятности линьки, так же, как и в Варангер-фьорде, позволил установить, что поколения сохраня-

ются в уловах более длительный период – не менее 8 лет. В отличие от Варангер-фьорда некоторые поколения оставались преобладающими в возрасте 10+–12+. В целом, можно отметить, что, начиная с 2016 г. доля особей возраста 11+–12+ заметно выросла.

Все вышесказанное можно отнести и к данным учётных съёмов (рис. 4), для которых сведения о возрастном составе наиболее актуальны, так как впоследствии могут быть использованы для настройки когортных моделей. Не было отмечено заметного влияния поправки на вероятность линьки и для выборок из других районов.

Таким образом, все ранее высказанные соображения о динамике высокоурожайных поколений и их количестве [Буяновский и др., 2023] были подтверждены. В то же время, вопрос об их длительности пребывания в уловах должен быть пересмотрен в сторону увеличения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Терминология. Прежде, чем анализировать вероятность линьки камчатского краба в разных районах, необходимо подчеркнуть, что под данным понятием

¹⁰ Для уменьшения разнообразия судов, где работали наблюдатели, в данные рис. 3–4 не были включены массивы № 4, 6, 11, 14, 18, 21 (табл. 1); их использовали только для настройки параметров модели.

подразумевается именно вероятность того, поиняет краб в текущем году или не поиняет. Установить это можно только путём повторного отлова меченых крабов или по данным содержания в искусственных условиях в течение длительного времени. В этой связи использование данного термина для характеристики зависимости доли «ранних» (или «поздних, что – одно и то же) крабов от их размера, устанавливаемой по результатам уловов [Лысенко, 2001], не совсем корректно, даже несмотря на то, что такая кривая очень сходна с таковой для вероятности линьки. В действительности, соотношение разных категорий в уловах определяется не только вероятностью линьки, но и возрастным составом. Поэтому, в рамках одной и той же модели, мы, например, регистрировали, что в разных выборках доля «ранних» крабов в околомодалной размерной группе 202–212 мм могла быть как выше, так и ниже, чем в более младшей группе 180–190 мм (табл. 4). Вместе с тем, поскольку в подобных работах авторы [Matsuura, Takeshita, 1990; Лысенко, 2001] пользуются среднесноголетними данными, можно допустить, что зависимость доли определённой категории от размера отражает реальную вероятность линьки.

Выбор модели. Первоначально за основу была взята модель, построенная по данным мечения и повторного отлова крабов в западной части Варангер-фьорда в 1994–2000 гг. [Nilssen, Sundet, 2006]. Она оказалась слабоэффективной (табл. 5), и потребовалась корректировка параметров, показавшая, что крабы линяют более активно. Одна из причин худшей адекватности первоначальных параметров может заключаться в ошибке измерения, поскольку определение стадии линьки производится визуально. Тем не менее, сравнительно большое число выборок, обработанных разными наблюдателями, предварительно изучившими несложную методику классификации, заставляет нас считать, что причины расхождения носят объективный характер. Одна из них может заключаться в том, что в конце 1990-х гг. краб всё ещё проходил адаптацию, осваивая новые акватории [Краб в Баренцевом ..., 2021]. В этих условиях вполне естественно большое количество стрессовых ситуаций, при которых частота линек может замедляться. По мере освоения новых биотопов с богатой кормовой базой линьки могут становиться более регулярными даже во вполне зрелом возрасте.

В какой-то степени, это предположение подтверждается данными по эффективности модели с первоначальным набором параметров в разных районах. Западнее 36° в. д. (преимущественно – в Варангер-фьорде) доля выборок с аппроксимацией

от неприемлемой до слабо удовлетворительной составляла 9%, а доля выборок с хорошей или отличной аппроксимацией – 77%. Восточнее указанной длины эти значения составляли соответственно 38 и 28%. Это может означать, что выход из первоначальных мест выпуска (включающих Варангер-фьорд, по данным из которого был вычислен первоначальный набор параметров модели) мог привести к попаданию в оптимальные условия, вследствие которых доля крабов, пропускающих линьку, существенно уменьшилась. Обсуждая вопрос о функциональной структуре популяции, мы неоднократно касались темы дивергенции между западными и восточными группировками [Бизилов и др., 2018; Стеско, Буяновский, 2021; Буяновский и др., 2023], и, возможно, что ожидающие своего подтверждения пространственные различия в вероятности линьки также являются элементом этой дивергенции. Нельзя также исключить влияние селективности промысла, когда, согласно многочисленным устным сообщениям, определённые категории крабов промыслового размера после подъёма на борт возвращают обратно в море.

В нативном ареале также отмечены пространственные различия как в вероятности линьки [Weber, Miyahara, 1962; McCaughan, Powell, 1977], так и в зависимости доли «ранних» крабов от их размера по данным биологического анализа уловов [Matsuura, Takeshita, 1990; Лысенко, 2001]. В наибольшей степени скорректированные параметры модели близки к значениям, полученным для уловов из Кихчикского миграционного района обитания, расположенного между 53–54° с. ш. (табл. 6). При этом для Хайрюзовского миграционного района, расположенного там же, у Западной Камчатки между 57–58° с. ш. вероятность линьки крупных крабов значительно ниже. То же относится и к Бристольскому заливу Берингова моря и заливу Аляска, где эти показатели заметно ниже, даже по сравнению с первоначальными параметрами модели, выведенной для западной части Варангер-фьорда (табл. 2).

Продолжительность жизни. Ранее [Буяновский и др., 2023], выполнив расщепление размерного ряда на смесь нормальных распределений, мы оценили возраст самой старшей когорты в 12+, хотя для большинства выборок он был равен 10+. Введение поправок на вероятность линьки позволило увеличить этот показатель, сделав возраст 12+ наиболее часто встречаемым, (рис. 2–4). Если же при стартовом вводе использовать не 6, а 8 классов, то возраст самой старшей когорты увеличится до 14+ с перспективой дальнейшего увеличения по мере наращивания стартового числа возрастных классов.

Таблица 6. Зависимость доли «ранних» крабов от их размеров в разных частях ареала
Table 6. Dependence of the share of crabs molted in the current year on their sizes in different parts of area

Показатель / район	Размеры, мм				Источник
	ДК	141	159	176	
ШК	164	185	207	228	
Бристольский залив ¹	0,70	0,30	0,05	–	Weber, Miyahara, 1962
залив Аляска ¹	0,89	0,51	0,20	~ 0	McCaughran, Powell, 1977
о. Адак, Алеутские о-ва ¹	0,60 ³	~ 0	~ 0	–	Vining et al., 2002
Западная Камчатка, севернее 57° с. ш. ²	0,40	0,10	~ 0	–	Matsuura, Takeshita, 1990; Лысенко, 2001
Там же, 53–54° с. ш. ²	0,93	0,78	0,51	~ 0	Лысенко, 2001
Там же, южнее 53° с. ш. ²	0,99	0,99	0,84	–	
Баренцево море (модель 2) ¹	0,93	0,88	0,43	0,03	Наши данные

Примечание: ¹ – вероятность линьки; ² – зависимость доли «ранних» крабов от их размера по данным из уловов; ³ – по данным мечения в 1971 г., когда вероятность линьки была наибольшей

В целом, при стартовом числе в 8 классов доля особей возраста 13+–14+ варьировала от 0 до 19%, составляя, в среднем, 7%, то есть была достаточной, чтобы не считать её исчезающе малой. Однако, данный аргумент можно считать единственным в пользу принятия правомерности увеличения стартового числа возрастных классов от 6 до 8.

Значения целевой функции в подавляющем большинстве выборок при стартовом числе в 8 классов были не меньше таковой при стартовом вводе 6 классов, а значения АИС для 8 классов были всегда больше, чем для 6. Кроме того, серьёзные подозрения вызывает несогласованность появления классов 13+ и 14+ в последовательных выборках. Например, в уловах из Варангер-фьорда в 2016 и 2018 гг. эти классы были, а в 2017 г. – нет. То же относится и к данным по научному мониторингу: в 2009 и 2011 гг. классов 13+ и 14+ в уловах не было, а в 2010 г. они были. Всё это свидетельствует о том, что введение в стартовое число двух дополнительных возрастных классов не уменьшает неопределённость, а скорее наоборот. Таким образом, наш материал указывает на значение предельного возраста, равное 12+, но это противоречит всем традиционным представлениям.

Камчатского краба принято считать долголетним видом, живущим в Баренцевом море от до 33 лет [Моисеев и др., 2023]. Все оценки для региона или смоделированы по результатам измерения повторно отловленных меченых животных [Windsland et al., 2014], или получены на основе ретроспективного анализа сроков заселения и максимальных размеров в разные годы. Для нативной популяции предположительный возраст 20+ был установлен для одного

краба, которого содержали в искусственных условиях [Matsuura, Takeshita, 1990]. В остальных случаях предельный возраст оценивали или по соответствию размеров уравнению Берталанфи, или на основе заранее заданного прироста линьки [Виноградов, 1941; Weber, Miyahara, 1961; Лысенко, Гайдаев, 2005]. Единственная попытка расщепления размерного ряда на смесь заранее неизвестного числа нормальных распределений была сделана на данных по аяно-шантарской популяции, где в диапазоне ШК 60–150 мм (для данного района – это размер, близкий к максимальному) было выделено 9 возрастных классов [Черниенко, 2010].

Если пока не рассматривать косвенные оценки, основанные на соответствии роста уравнению Берталанфи, то основное противоречие в определении предельного возраста связано с данными по наблюдению за отдельными животными [Matsuura, Takeshita, 1990; Моисеев и др., 2023], согласно которым краб живёт не менее 20 лет, и результатами расщепления размерных рядов на смесь нормальных распределений [Черниенко, 2010; Буяновский и др., 2023], согласно которым эта величина значительно меньше.

Преодоление противоречия видится в конкретизации предмета исследования. Работая с размерными рядами, мы всегда имеем дело с группой животных, для идентификации которых требуется определённый пороговый объём выборки. Как только этот объём становится ниже порогового, мы перестаём регистрировать поколение в улове, что не мешает, однако, его отдельным представителям жить ещё многие годы. Поскольку поколение, которое не регистрируется в улове, теряет свою промысловую значимость,

то в условиях интенсивного лова старших возрастных классов (с 2004 г., когда был разрешён промысел), возраст 12+, вероятно, можно назвать предельным возрастом поколения в Баренцевом море. Максимальный же возраст отдельных особей в регионе вполне может достигать 31–33 лет [Моисеев и др., 2023]. В этом случае понятными становятся и модельные оценки (в том числе по уравнению Берталанфи), которые иллюстрируют «групповой рост абстрактных индивидуумов».

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вероятность линьки надо обязательно учитывать при оценке и прогнозе возрастного состава крабов. В настоящей работе была подобрана модель, параметры которой отличаются от вычисленных ранее. Для большинства выборок, использованных в качестве материала, модель позволила адекватно (с хорошей или отличной аппроксимацией) оценить возрастной состав уловов самцов камчатского краба. При этом, по сравнению с предыдущими оценками [Буяновский и др., 2023], учёт вероятности линьки не привёл к существенному пересмотру оценок: все заметные поколения остались такими же, как ранее, но наиболее часто регистрируемые сроки пребывания поколения в уловах с 10 до 12 лет.

Скорректированные параметры модели укладываются в границы вероятности линьки для крабов разных размеров, установленных для разных популяций. Тем не менее, варианты совершенствования модели далеко не исчерпаны, и нельзя исключить, что внедрение в расчёты интенсивных методов [Бабаян, 2000] позволит заметно улучшить её качество.

Сравнительно длинные ряды полученных данных открывают перспективу перехода к когортным моделям [см. например: Максименко, Лысенко, 2002], которые считаются наиболее точными при оценке и прогнозе запаса [Бабаян, 2000; Шибаяев, 2007], и которые для камчатского краба пока не применяются.

Благодарности

Выражаем искреннюю признательность всем сборщикам материала, указанного в табл. 1, а также — капитанам и экипажам судов. Мы также очень признательны И.С. Черниенко (Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО») и А.И. Михайлову (ФГБНУ «ВНИРО»), чьи рекомендации позволили окончательно выстроить весь алгоритм. Мы также признательны нашим рецензентам, чьи критические замечания позволили улучшить статью.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБНУ «ВНИРО» по теме «Исследования водных биоресурсов морей России и внутренних водоёмов и разработка мер, направленных на восстановление численности видов, испытывающих значительную антропогенную нагрузку в 2024 г.».

ЛИТЕРАТУРА

- Бабаян В.К. 2000. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ). М.: Изд-во ВНИРО. 192 с.
- Бизиков В.А., Сидоров Л.К., Алексеев Д.О., Буяновский А.И. 2018. Динамика численности и размерного состава камчатского краба в Баренцевом море в период 2003–2016 гг. // Труды ВНИРО. Т. 172. С. 91–127.
- 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., Стесько А.В., Горянина С.В., Сидоров Л.К. 2023. Динамика возрастного состава самцов камчатского краба в Баренцевом море // Труды ВНИРО. Т. 191. С. 5–24.
- Виноградов Л.Г. 1941. Камчатский краб. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 94 с.
- Дворецкий А.Г. 2011. Модель роста камчатского краба в Баренцевом море // Труды ЗИН РАН. Т. 315 (1). С. 75–84.
- Изучение экосистем рыбохозяйственных водоёмов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. 2004. М.: Изд-во ВНИРО. 300 с.
- Лысенко В.Н. 2001. Особенности линьки камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на западнокамчатском шельфе // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 111–119.
- Лысенко В.Н., Гайдаев В.Э. 2005. Рост камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в северной части Западно-Камчатского шельфа // Известия ТИНРО. Т. 143. С. 119–127.
- Максименко В.П., Лысенко В.Н. 2002. Оценка промыслового запаса и возможного вылова синего краба северо-восточной части Охотского моря методом виртуально-популяционного анализа // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. Вып. 6. С. 131–134.

- Моисеев С.И. 2003. Промыслово-биологические исследования камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в январе-марте 2002 г. в прибрежной зоне Варангер-фиорда (Баренцево море) // Труды ВНИРО. Т. 142. С. 151–177.
- Моисеев С.И., Сенников А.М., Моисеева С.А. 2023. Оценка максимальной продолжительности жизни и естественной смертности камчатского краба на примере баренцево-морской популяции // Труды ВНИРО. Т. 194. С. 7–26.
- Пинчуков М.Г., Беренбойм Б.И. 2003. Линька и рост камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море (Издание 2-е дополненное). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 94–99
- Стесько А.В., Буяновский А.И. 2021. Функциональная структура популяции камчатского краба // Камчатский краб в Баренцевом море. Издание 3-е, переработанное и дополненное. М: Изд-во ВНИРО. С. 123–162.
- Черниенко И.С. 2010. Рост камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в северо-западной части Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 163. С. 185–198.
- Шибяев С.В. 2007. Промысловая ихтиология. С.-Пб.: Проспект Науки. 400 с.
- Matsuura, S., Takeshita K. 1990. Longevity of red king crab *Paralithodes camtschatica* revealed by long-term rearing study // Proceedings of the Intern. Symp. on King and Tanner Crabs. November 28–39, 1989 Anchorage, Alaska USA. Fairbanks: University of Alaska Press. P. 181–191.
- McCaughran D.A., Powell G.C. 1977. Growth model for Alaska king crab (*Paralithodes camtschatica*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 34. P. 989–995.
- Nilssen E.M., Sundet J.H. 2006. The introduced species red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea II. Growth increments and molting probability // Fisheries Research V. 82. P. 319–326.
- Vining I., Blau S.F., Pengilly D. 2002. Growth of red king crabs from the central Aleutian Islands, Alaska // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs. Fairbanks: University of Alaska Press. P. 39–50.
- Weber D.D., Miyahara T. 1962. Growth of the adult male king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // Fishery Bulletin. V. 62. P. 53–75.
- Windsland K., Hvingel C., Nilssen E.M., Sundet J.H. 2014. Dispersal of the introduced red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in Norwegian waters: a tag-recapture study // ICES Journal of Marine Science. V. 71(7)/ P. 1966–1976. DOI: 10.1093/icesjms/fst241.
- supplemented. Moscow: VNIRO Publish. P. 262–282. (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.).
- Vinogradov L.G. 1941. The red king crab. Vladivostok: TINRO Publish. 94 p.
- Dvoreckiy A.G. 2011. Model of the red king crab growth in the Barents Sea // Proc. of the Zoological Institute of the RAS. V. 315 (1). P. 75–84. (In Russ.).
- Study of ecosystems of fishery reservoirs, collection and processing of data on aquatic biological resources, equipment and technology for their extraction and processing. 2004. Moscow: VNIRO Publish. 300 p. (In Russ.).
- Lysenko V.N. 2001. Patterns of molting of the red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) on the Western Kamchatka shelf // Study of biology of commercial crustaceans and algae of Russian seas. Moscow: VNIRO Publish. P. 111–119. (In Russ.).
- Lysenko V.N., Gajdaev V.E. 2005. Growth of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* in the northern part of the West Kamchatka shelf // Izvestiya TINRO. V. 143. P. 119–127. (In Russ.).
- Maksimenko V.P., Lysenko V.N. 2002. Virtual-population analytic assessments of fishery stock abundance and possible landings of blue crab in the north-east part of the Sea of Okhotsk // Issledovaniya vodnyh biologicheskikh resursov Kamchatki i Severo-Zapadnoj chasti Tihogo okeana. Iss. 6. P. 131–134. (In Russ.).
- Moiseev S.I. 2003. Commercial and biological researches of the red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in January – March 2002 in the coastal zone of Varanger Fiord (Barents Sea) // Trudy VNIRO. V. 142. P. 151–177. (In Russ.).
- Moiseev S.I., Sennikov A.M., Moiseeva S.A. 2023. Estimating of the maximum life expectancy and natural mortality of the red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) on the example of the Barents Sea population // Trudy VNIRO. V. 194. P. 7–26. (In Russ.).
- Pinchukov M.G., Berenboym B.I. 2003. Molt and growth of the red king crab in the Barnts Sea // The red king crab females in the Barents Sea (2nd edition supplemented)/ Murmansk: PINRO Press. P. 94–99 (in Russ.).
- Stesko A.V., Buyanovsky A.I. 2021. Functional structure of the red king crab population // The red king crab in the Barents Sea. 3rd edition, revised and supplemented. Moscow: VNIRO Publish. P. 123–162. (In Russ.).
- Chernienko I.S. 2010. Growth of the king crab *Paralithodes camtschaticus* in the northwestern part of the Sea of Okhotsk // Izvestiya TINRO. V. 163. P. 185–198. (In Russ.).
- Shibaev S.V. 2007. Commercial ichthyology. S.-Petersburg.: Prospekt Nauki. 400 p. (In Russ.).
- Matsuura, S., Takeshita K. 1990. Longevity of red king crab *Paralithodes camtschatica* revealed by long-term rearing study // Proceedings of the Intern. Symp. on King and Tanner Crabs. November 28–39, 1989 Anchorage, Alaska USA. Fairbanks: University of Alaska Press. P. 181–191.

REFERENCES

- Babayan V.K. 2000. Precautionary approach to assessment of total allowable catch (TAC). Moscow: VNIRO Publish. 192 p. (In Russ.)
- Bizikov V.A., Sidorov L.K., Alekseev D.O., Buyanovsky A.I. 2018. Changes in abundance and size composition of the Red King Crab in the Barents Sea during the period from 2003 till 2016. // Trudy VNIRO. V. 172. P. 91–127. (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

- McCaughran D. A., Powell G. C. 1977. Growth model for Alaska king crab (*Paralithodes camtschatica*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 34. P. 989–995
- Nilssen E.M., Sundet J.H. 2006. The introduced species red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea II. Growth increments and moulting probability // Fisheries Research V. 82. P. 319–326.
- Vining I., Blau S.F., Pengilly D. 2002. Growth of red king crabs from the central Aleutian Islands, Alaska // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs. Fairbanks: University of Alaska Press. P. 39–50.
- Weber D.D, Miyahara T. 1962. Growth of the adult male king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // Fishery Bulletin. V. 62. P. 53–75.
- Windsland K., Hvingel C., Nilssen E.M, Sundet J. H. 2014. Dispersal of the introduced red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in Norwegian waters: a tag-recapture study // ICES Journal of Marine Science. V. 71(7)/ P. 1966–1976. DOI: 10.1093/icesjms/fst241.

Поступила в редакцию 13.05.2024 г.
Принята после рецензии 05.07.2024 г.