

РОЛЬ ОСВЕЩЕННОСТИ И ПОЛОЖЕНИЯ СУБСТРАТА В ПРОЦЕССЕ ОСЕДАНИЯ ГЛАУКОТОЭ КАМЧАТСКОГО КРАБА *PARALITHODES CAMTSCHATICUS* (TILESIUS, 1815) (DECAPODA: LITHODIDAE)

© 2012 г. Р. Р. Борисов, А. В. Паршин-Чудин, Н. П. Ковачева

ФГУП Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии, Москва 107140
e-mail: borisovrr@mail.ru

Статья принята к печати 2.02.2012 г.

Впервые изучено влияние освещенности и положения субстрата относительно поверхности воды и дна на процесс оседания глаукотоэ камчатского краба. Исследования выполнены в лабораторных условиях при естественном освещении, в качестве субстрата использовались полипропиленовые волокна. В первой половине стадии глаукотоэ плавали в толще воды преимущественно в дневное время. Суточной динамики в распределении глаукотоэ на субстратах не отмечено. Глаукотоэ предпочитали хорошо освещенные расположенные у поверхности воды субстраты. При переходе на первую ювенильную стадию особи мигрировали с субстратов на дно емкостей.

Ключевые слова: камчатский краб, глаукотоэ, поведение, культивирование ракообразных.

Role of illuminance and substrate location in settlement of glaucothoe of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (Decapoda: Lithodidae). R. R. Borisov, A. V. Parshin-Chudin, N. P. Kovatcheva (Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow 107140)

This study examines for the first time the effect of illuminance and the position of substrate relative to the water surface and bottom on the settlement of the red king crab postlarvae (glaucothoe). The tests were performed in the laboratory under daylight illumination; the substrates were polypropylene fibers. During the first half of the postlarval stage, the glaucothoe were observed floating in the water column mainly in the daytime. Daily dynamics in the distribution of glaucothoe on substrates were not found. Glaucothoe preferred well-illuminated substrates located close to the water surface. At transition to the first juvenile stage, specimens migrated from the substrates to the bottom of tanks. (Biologiya Morya, 2012, vol. 38, no. 5, pp. 389–394).

Key words: red king crab, glaucothoe, behavior, crustacean aquaculture.

Формирование поселений ювенильных особей – сложный процесс, зависящий от действия многих факторов. У десятиногих ракообразных ключевая роль в этом процессе принадлежит мегалопе (глаукотоэ) – послеличиночной стадии жизненного цикла. На данной стадии особи переходят от планктонного образа жизни к бентосному и мигрируют к местам обитания молоди. Стадия глаукотоэ камчатского краба не питается (Ковачева, 2002; Эпельбаум, 2002), единственной ее задачей является выбор места и субстрата для оседания. Молодь камчатского краба имеет положительный тигмотаксис и обычно предпочитает биотопы со сложной структурой таких биогенных субстратов, как гидроида, трубки полихет, мшанки и макрофиты (Sundberg, Clausen, 1977; Dew, 1991; Loher, Armstrong, 2000; Матюшкин, 2003; Stevens, 2003; Stevens, Swiney, 2005). На ювенильной стадии отдают предпочтение субстратам со сложной структурой и многие другие виды десятиногих ракообразных, например *Scylla serrata* (см.: Webley et al., 2009), *Carcinus maenas* (см.: Moksnes, 2002), *Cancer magister* (см.: Fernandez et al., 1993) и др. Предпочтение мест обитания со структурно-сложными субстратами, по-видимому, является поведенческим механизмом, по-

могающим избежать хищников (Stevens, Swiney, 2005; Daly et al., 2009). В аквакультуре камчатского краба использование структурирующих объем субстратов позволяет снизить каннибализм (Kovatcheva et al., 2006; Борисов и др., 2007; Epelbaum et al., 2007b; Daly et al., 2009).

Для успешного выживания и развития особей важны не только физические и биологические характеристики субстрата, но и его расположение (глубина, удаленность от берега и т.д.). Совокупность этих факторов во многом определяет кормовые характеристики биотопа. Молодь камчатского краба первые два года жизни обитает в прибрежной зоне и ведет скрытный образ жизни (Матюшкин, 2003; Переладов, 2003). Таким образом, от локализации глаукотоэ в период линьки на первую ювенильную стадию зависит распределение молоди камчатского краба и, как следствие, его выживаемость в первые два года жизни.

Ранее в лабораторных экспериментах были изучены предпочтения глаукотоэ камчатского краба при выборе типа субстрата для оседания (Stevens, Kittaka, 1998; Stevens, 2003; Kovatcheva et al., 2006; Epelbaum et al., 2007b). Были опробованы субстраты абиотического и

биотического типа, естественного и искусственного происхождения. Проведенные исследования показали, что глаукотэ предпочитают субстраты со сложной структурой как естественного, так и искусственного происхождения. Глаукотэ камчатского краба демонстрирует ярко выраженные положительные фото- и геотаксис (Erelbaum et al., 2007a; Borisov et al., 2011). Однако в экспериментах основное внимание было уделено структурным и физическим свойствам субстратов, а влияние освещенности и положения субстрата относительно поверхности воды и дна на процесс оседания глаукотэ изучено не было. В то же время, эта информация представляется особенно важной, так как поможет ответить на вопрос, какие стимулы заставляют глаукотэ перемещаться в прибрежную зону и занимать определенные участки дна.

Цель данной работы – оценить влияние освещенности и положения субстрата относительно поверхности воды и дна на его выбор в качестве места для оседания глаукотэ камчатского краба. Полученные результаты позволят лучше понять механизмы расселения камчатского краба, а также усовершенствовать условия содержания глаукотэ при искусственном воспроизводстве данного вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты проводили на побережье Баренцева моря (пос. Дальние Зеленцы) на базе берегового бассейнового комплекса, принадлежащего ООО "Дальние Зеленцы", спроектированного сотрудниками лаборатории онтогенеза и методов восстановления численности ракообразных ФГУП "ВНИРО" для выполнения работ по искусственному воспроизводству камчатского краба (Ковачева и др., 2010).

В марте 2011 г. от самок с икрой, выловленных в губе Дальнезеленецкая Баренцева моря, были получены личинки для отработки биотехники искусственного воспроизводства камчатского краба. Личинки содержались в шести выростных емкостях объемом 0.45 м³ каждая при температуре воды 7–8°C. Кормили личинок живыми науплиями *Artemia* sp. Продолжительность личиночного периода в среднем составила 38 сут.

Для проведения эксперимента использовали четыре прямоугольные (350 × 350 × 400 мм) пластиковые емкости белого цвета с объемом воды 40 л. Низкая температура воды и отсутствие питания на стадии глаукотэ позволили отказаться

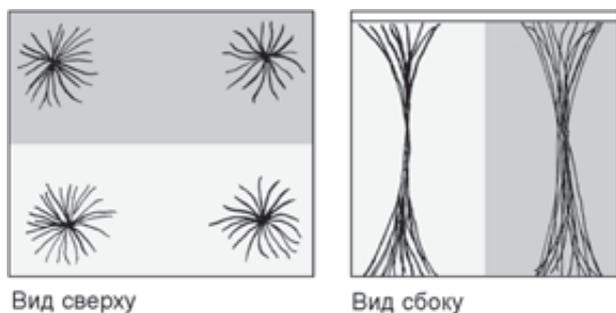


Рис 1. Схема размещения субстратов в экспериментальной емкости. Затененная часть емкости окрашена темнее.

от использования систем аэрации и биофльтрации, поэтому какие-либо течения в экспериментальных емкостях отсутствовали. В ходе исследования показатели концентрации растворенного кислорода и соединений азота находились в пределах нормы, температура воды составляла 8–9°C. В каждую экспериментальную емкость помещали по 100 экз. глаукотэ (возраст – 1-е–3-и сут после линьки со стадии зоза IV), отобранных случайным образом из выростной емкости. Количество особей в емкости оставалось постоянным, поскольку в случае гибели их заменяли новыми.

В качестве субстрата для оседания использовали полипропиленовые волокна белого цвета. Волокна были собраны в пучки, скрепленные посередине, и установлены в емкости вертикально на равном удалении от центра (рис. 1). Верхние концы волокон касались поверхности воды, а нижние дна емкости. Наблюдения проводили при естественном освещении, источником которого были окна помещения. Половина емкости была затенена таким образом, чтобы освещенность одних субстратов была в 2 раза выше, чем других, независимо от изменения общей освещенности в помещении, которая в 12 ч в среднем составляла 200 лк, а в 24 ч – 50 лк. Таким образом, в каждой емкости располагались четыре типа субстрата: освещенный у поверхности воды и у дна, затененный у поверхности и у дна. Площадь поверхности субстратов была одинаковой. Ежедневно в 12 и 24 ч учитывали количество глаукотэ, находящихся на разных типах субстрата, в толще воды и на дне емкости. Продолжительность эксперимента составила 23 сут. Эксперимент выполнен в четырех повторностях.

Статистическую обработку данных проводили в программе Statistica 6.0 (StatSoft Inc.). Для определения достоверности различий между количеством особей, отмеченных в дневное и ночное время, использовали непараметрический критерий Вилкоксона для двух связанных групп; при оценке достоверности изменения численности особей на субстрате использовали непараметрический критерий Фридмана для связанных групп. При сравнении заселенности разных типов субстрата применялся непараметрический U-критерий Манна-Уитни. Статистически значимым уровнем различий считали $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В экспериментальных емкостях линька со стадии глаукотэ на первую ювенильную стадию началась на 13-е сут и завершилась на 20-е сут с начала эксперимента. Таким образом, мы могли наблюдать не только предпочтения при выборе субстрата на стадии глаукотэ, но и изменение предпочтений при переходе на первую ювенильную стадию.

Распределение особей в дневное и ночное время различалось незначительно (рис. 2). Причина этого, возможно, в небольшой разнице освещенности в дневное и ночное время в период полярного дня. Основной вклад в суточную динамику вносили плавающие в толще воды и находившиеся на дне глаукотэ (рис. 2, 3). В течение первых семи суток количество плавающих особей в дневное время было достоверно выше, чем в ночное ($p = 0.00003$; критерий Вилкоксона), а сидящих на дне – достоверно ниже ($p = 0.03$; критерий Вилкоксона). Различия в количестве особей на всех типах субстрата в дневное и ноч-

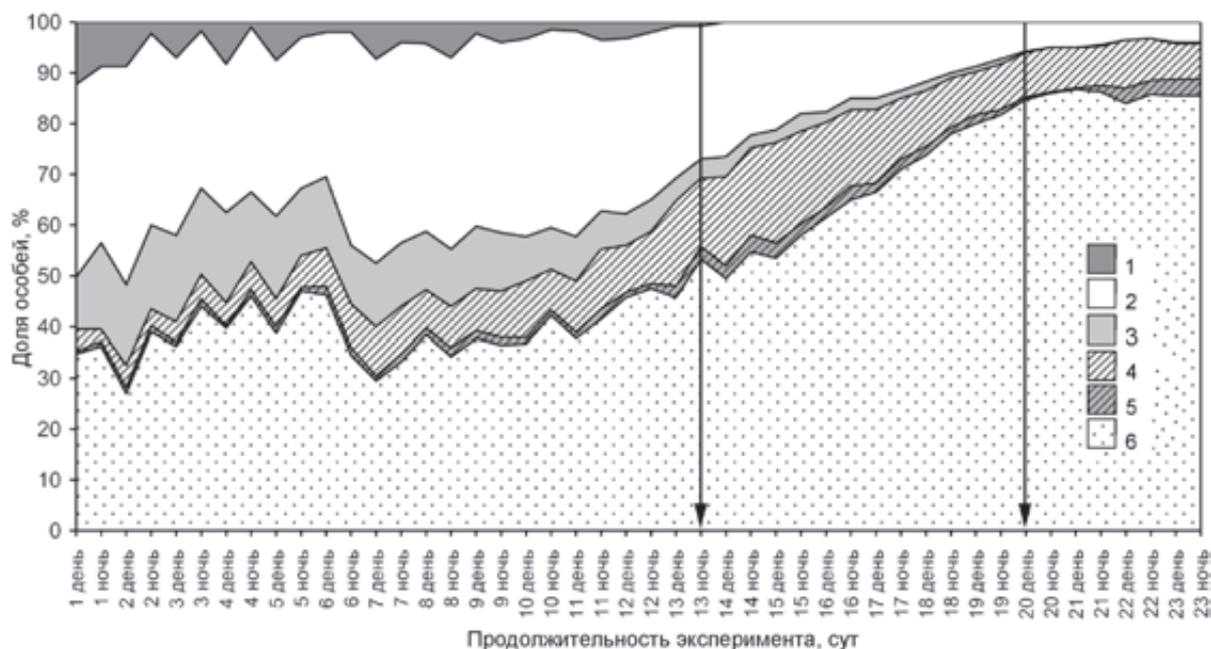


Рис. 2. Динамика распределения особей в экспериментальных емкостях. 1 – толща воды; 2 – освещенный субстрат у поверхности; 3 – затененный субстрат у поверхности; 4 – освещенный субстрат у дна; 5 – затененный субстрат у дна; 6 – дно. Здесь и на рис. 4 и 5 стрелками отмечены начало и конец линьки глаукотоз на стадию молоди.

ное время для первых семи суток были недостоверны (рис. 4, 5).

Через неделю после начала эксперимента количество плавающих особей начало снижаться, а четкая суточная динамика исчезла (рис. 3). В период с 8-х по 13-е сут достоверной разницы между количеством плавающих в дневное и ночное время глаукотоз не наблюдалось ($p = 0.37$; критерий Вилкоксона). Подавляющее большинство плавающих особей держалось у поверхности воды. Последние плавающие глаукотоз были отмечены на 14-е сут эксперимента.

Несмотря на то, что площадь дна была больше площади субстратов, до начала линьки на первую ювенильную стадию (13-е сут эксперимента) более 50% особей находились на субстратах (рис. 2). Доля особей, занимавших субстрат, в этот период изменялась незначительно ($p < 0.44$; критерий Фридмана). Снижение числа особей на субстратах началось в конце стадии глаукотоз и завершилось с переходом всех особей на первую ювенильную стадию. Изменение количества особей на субстратах с 13-х по 20-е сут эксперимента было достоверным ($p < 0.0003$; критерий Фридмана) (рис. 2).

Наиболее предпочтительными оказались освещенные субстраты, расположенные у поверхности воды, количество особей на которых в течение первых 13 сут эксперимента, за исключением 4, 5 и 6-х сут, было достоверно выше, чем на других типах субстрата (рис. 2) ($p \leq 0.04$; U-критерий Манна-Уитни). Количество особей, выбравших верхние освещенные субстраты, на 4–6-е сут эксперимента было в среднем выше, чем на других типах субстрата, но различие с верхними затененными субстратами было недостоверно ($p \geq 0.08$; U-критерий

Манна-Уитни). Среди субстратов, различавшихся освещенностью, предпочтение на протяжении всего эксперимента глаукотоз отдавали хорошо освещенным субстратам (рис. 4).

Глаукотоз предпочитали субстраты, расположенные у поверхности воды. В первые 10 сут эксперимента доля особей, занимавших верхние субстраты, изменялась незначительно ($p < 0.53$; критерий Фридмана) и в среднем составила для освещенных субстратов 36%, а для затененных – 14% от общего количества особей в емкостях. В период с 10-х по 15-е сут увеличилось число особей на нижних субстратах ($p < 0.005$; критерий Фридмана) и снизилось на верхних ($p < 0.003$; критерий Фридмана) (рис. 5), после чего наблюдалась миграция особей с обоих типов субстрата на дно (рис. 2).

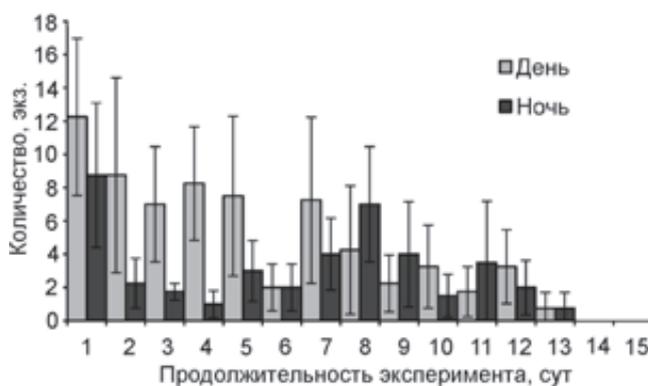


Рис. 3. Суточная динамика количества плавающих в толще воды глаукотоз в эксперименте. Здесь и на рис. 4 и 5 вертикальные линии – стандартное отклонение.

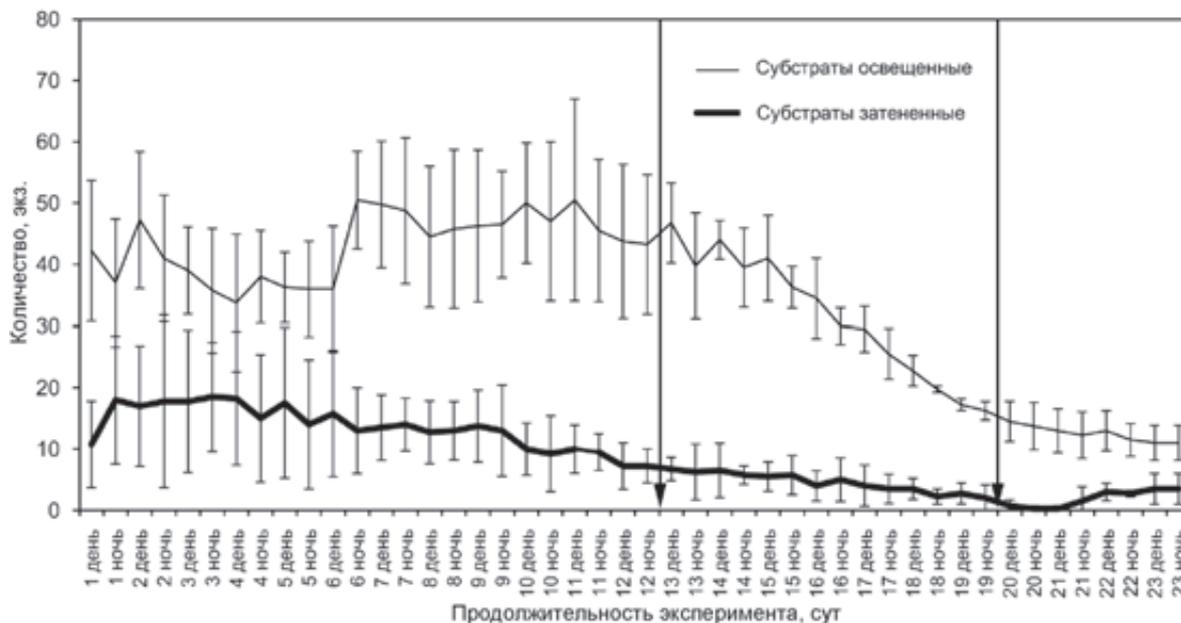


Рис. 4. Динамика численности особей на освещенных и затененных субстратах. Численность особей на субстратах, расположенных у поверхности и у дна, суммирована.

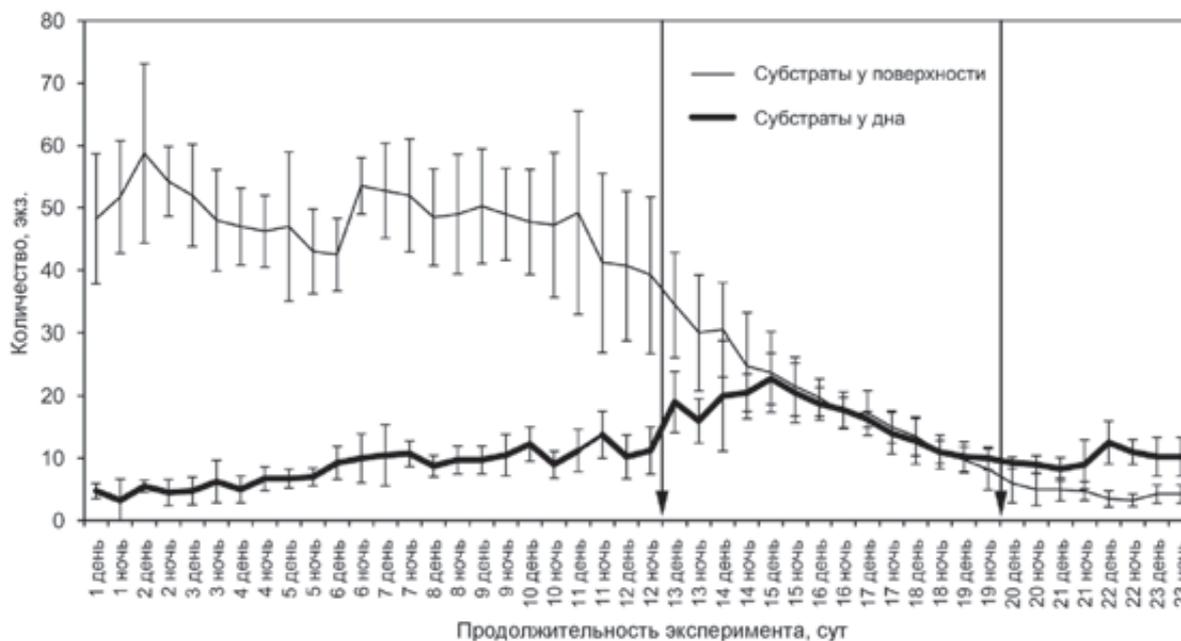


Рис. 5. Динамика численности особей на субстратах, расположенных у поверхности и у дна. Численность особей на освещенных и затененных субстратах суммирована.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты показали, что глауктоэ предпочитают наиболее освещенные расположенные у поверхности воды субстраты. Ранее у глауктоэ было выявлено наличие положительного фототаксиса (Erelbaum et al., 2007a; Borisov et al., 2011) и показано его превалирование над положительным геотаксисом (Borisov et al., 2011). Плавающие особи отмечены нами преимущественно у поверхности воды, что также под-

тверждает преобладание фототаксиса над геотаксисом. Этим можно объяснить наибольшее предпочтение особями именно верхних освещенных субстратов в эксперименте. Очевидно, фототаксис является основным фактором, обуславливающим распределение глауктоэ при оседании. Обобщая ранее известные данные о предпочтении глауктоэ камчатского краба субстратов со сложной структурой (Stevens, Kittaka, 1998; Stevens, 2003) и полученные нами результаты, можно сделать вывод, что наиболее подходящими являются хорошо освещенные

структурированные субстраты. В естественной среде такими субстратами являются гидроиды, красные водоросли и мшанки, обитающие на хорошо прогреваемых и освещаемых участках мелководья. Именно на этих хорошо освещенных естественных субстратах были отмечены высокие концентрации (до 2000–3000 экз/м²) первых стадий молоди (Переладов, 2003). К группе предпочтительных субстратов также можно отнести расположенные в толще воды и плавающие у поверхности объекты. Активное оседание молоди камчатского краба на искусственных коллекторах позволило использовать эту особенность при искусственном воспроизводстве камчатского краба (Donaldson et al., 1992; Масленников и др., 1999; Федосеев, Григорьева, 2001, 2002, 2004, 2006). Возможно, плавающие субстраты могут служить дополнительным средством расселения камчатского краба.

Факторами, определяющими распределение глаукотоз по глубине в прибрежной зоне, кроме освещенности могут быть соленость и температура воды. Так, например, в Баренцевом море верхний предел распространения первых стадий молоди ограничивается наличием опресненного слоя воды до 1.0–1.5 м, а нижний предел распространения – наличием резкого термоклина на глубине 12–13 м (Переладов, 2003).

Мы, так же как Стивенс и Киттака (Stevens, Kittaka, 1998), наблюдали суточную динамику количества плавающих особей. При этом суточная динамика в распределении глаукотоз на субстратах отсутствовала. Следовательно, можно заключить, что на стадии глаукотоз особи активно перемещаются в дневное время в поисках наиболее освещенных субстратов, а при снижении общей освещенности ночью не покидают занятые ими днем субстраты. Такое поведение позволяет расходовать энергию на плавание только в светлое время суток, когда имеются благоприятные для поиска субстратов условия, и избежать хищников в ночное время.

Снижение плавательной активности особей в последние дни стадии глаукотоз связано, по-видимому, с морфологическими изменениями перед линькой на первую ювенильную стадию. Происходящая в дальнейшем миграция с верхних субстратов ко дну может иллюстрировать процесс, происходящий в естественной среде, когда молодь постепенно покидает поверхность субстратов и занимает более укромные и защищенные места на дне.

Выбор наиболее освещенных субстратов на стадии глаукотоз связан с распределением молоди и является важным приспособлением, обеспечивающим успешность ее развития в дальнейшем.

При отсутствии подходящего субстрата для оседания на стадии глаукотоз и мегалопы у многих видов десятиногих ракообразных увеличиваются продолжительность стадии и смертность (O'Connor, 1991; Harvey, 1993; Stevens, Kittaka, 1998; Barria et al., 2010). В связи с этим при проведении работ по искусственному воспроизводству камчатского краба необходимо использовать

субстраты для оседания. Для успешного оседания глаукотоз освещенность установленных субстратов должна быть выше, чем других частей выростной емкости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисов Р.Р., Эпельбаум А.Б., Кряхова Н.В. и др. Каннибализм у камчатского краба при выращивании в искусственных условиях // Биол. моря. 2007. Т. 33, № 4. С. 267–271.
- Ковачева Н.П. Биотехнология искусственного воспроизводства камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в системе с замкнутым циклом водоснабжения // Сб. материалов междунаро. научно-практ. конференции 19–21 сентября 2001 г. Южно-Сахалинск. 2002. С. 300–308.
- Ковачева Н.П., Лебедев Р.О., Паршин-Чудин А.В. и др. Успешный опыт искусственного воспроизводства камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* на побережье Баренцева моря // Рыб. хоз-во. 2010. № 4. С. 70–73.
- Масленников С.И., Кашин И.А., Левин В.С. Промысел и воспроизводство камчатского краба у берегов Приморья // Вестн. ДВО РАН. 1999. № 3. С. 100–106.
- Матюшкин В.Б. Ранняя молодь камчатского краба в районах Западного Мурмана // Камчатский краб в Баренцевом море. 2-е изд., доп. и перераб. Мурманск: Изд-во ПИПРО. 2003. С. 140–152.
- Переладов М.В. Некоторые особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на прибрежных мелководьях Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 2003. Т. 142. С. 103–119.
- Федосеев В.Я., Григорьева Н.И. Культивирование камчатского краба *Paralithodes camtschatica* (Tilesius, 1815) в заливе Посьета (залив Петра Великого, Японское море) // Изв. ТИНРО. 2001. Т. 128, № 2. С. 495–500.
- Федосеев В.Я., Григорьева Н.И. Способы выращивания крабов // Рыб. хоз-во. 2002. № 1. С. 46–48.
- Федосеев В.Я., Григорьева Н.И. Опыт совместного культивирования крабов и приморского гребешка в зал. Посьета (зал. Петра Великого, Японское море) // Вопр. рыболовства. 2004. Т. 5, № 4. С. 740–752.
- Федосеев В.Я., Григорьева Н.И. Технологическая схема сбора личинок и подращивания мальков крабов в естественных водоемах // Рыб. хоз-во. 2006. № 4. С. 54–55.
- Эпельбаум А.Б. Афагия глаукотоз камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) // VI Всероссийская конф. по промысловым беспозвоночным: Тез. докл. М.: Изд-во ВНИРО. 2002. С. 67–69.
- Barria E.M., Pradenas M.A., Jara C.G. Effects of substratum and conspecific adults on the development and metamorphosis of *Acanthocyclus hassleri* (Brachyura: Bellidae) megalopae under laboratory conditions // Rev. Biol. Mar. Oceanogr. 2010. Vol. 45, no. 3. P. 407–414.
- Borisov R.R., Kovatcheva N.P., Chertoprud E.S., Tertitskaya A.G. Phototaxis and geotaxis in the early ontogenesis of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* // Abstr. of the 9th Int. Conf. on Lobster Biology and Management. Bergen, Norway. 2011. P. 84–85.
- Daly B., Swingle J.S., Eckert G.L. Effects of diet, stocking density, and substrate on survival and growth of hatchery-cultured red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) juveniles in Alaska, USA // Aquaculture. 2009. Vol. 293. P. 68–73.
- Dew B. Characterization of preferred habitat for juvenile red king crab in three Kodiak bays // Final report to the Kodiak Island

- Borough, National Marine Fisheries Service. Kodiak: Alaska Fisheries Science Center. 1991. 49 p.
- Donaldson W.E., Beyersdorfer S.C., Pengilly D., Blau S.F. Growth of red king crab, *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815), in artificial habitat collectors at Kodiak, Alaska // J. Shellfish Res. 1992. Vol. 11, no. 1. P. 85–89.
- Epelbaum A.B., Borisov R.R., Kovatcheva N.P. Ontogeny of light response in the early life history of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Anomura: Lithodidae) // Mar. Freshwater Behav. Phys. 2007a. Vol. 40, no. 1. P. 33–42.
- Epelbaum A.B., Borisov R.R., Parshin-Chudin A.V., Kovatcheva N.P. Russian study examines behavior of red king crab postlarvae // Glob. Aquacult. Advocate. 2007b. Vol. 10, no. 2. P. 82–83.
- Fernandez M., Iribarne O., Armstrong D.A. Habitat selection by young of the year Dungeness crab *Cancer magister* and predation risk in intertidal habitats // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1993. Vol. 92. P. 171–177.
- Harvey A.W. Larval settlement and metamorphosis in the sand crab *Emerita talpoida* (Crustacea: Decapoda: Anomura) // Mar. Biol. 1993. Vol. 117. P. 575–581.
- Kovatcheva N.P., Epelbaum A.B., Kalinin A.V. et al. Early life history stages of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815): biology and culture. Moscow: VNIRO Publishing, 2006. 116 p.
- Loher T., Armstrong D.A. Effects of habitat complexity and relative larval supply on the establishment of early benthic phase red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) populations in Auke Bay, Alaska // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2000. Vol. 245. P. 83–109.
- Moksnes P.O. The relative importance of habitat-specific settlement, predation and juvenile dispersal for distribution and abundance of young juvenile shore crabs *Carcinus maenas* L. // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2002. Vol. 271. P. 41–73.
- O'Connor N.J. Flexibility in timing of the metamorphic molt by fiddler crab megalopae *Uca pugilator* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1991. Vol. 68. P. 243–247.
- Stevens B.G. Settlement, substratum preference, and survival of red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) glaucothoe on natural substrata in the laboratory // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2003. Vol. 283. P. 63–78.
- Stevens B.G., Kittaka J. Postlarval settling behavior, substrate preference, and time to metamorphosis for red king crab *Paralithodes camtschaticus* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1998. Vol. 167. P. 197–206.
- Stevens B.G., Swiney K.M. Post-settlement effects of habitat type and predator size on cannibalism of glaucothoe and juveniles of red king crab *Paralithodes camtschaticus* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2005. Vol. 321. P. 1–11.
- Sundberg K.A., Clausen D. Post-larval king crab (*Paralithodes camtschaticus*) distribution and abundance in Kachemak Bay and lower Cook Inlet, Alaska // Environmental studies of Kachemak Bay and lower Cook Inlet. Anchorage: Alaska Department of Fish and Game. 1977. Vol. 5. P. 1–36.
- Webley J.A.C., Connolly R.M., Young R.A. Habitat selectivity of megalopae and juvenile mud crabs (*Scylla serrata*): implications for recruitment mechanism // Mar. Biol. 2009. Vol. 166. P. 891–899.