

Matishov G.G., Matishov D.G., Moiseev D.V. Inflow of Atlantic-origin waters to the Barents Sea along glacial troughs // *Oceanologia*. 2009. Vol. 51, № 3. P. 293–312.

Nekhaev I.O. New records of gadilid molluscs from the southwestern Barents Sea (Scaphopoda: Gadilidae) // *Ruthenica*. 2015. Vol. 25(2). P. 69–71.

Oug E., Hoisoeter T. Soft-bottom macrofauna in the highlatitude ecosystem of Balsfjord, northern Norway: Species composition, community structure and temporal variability // *Sarsia*. 2000. Vol. 85, № 1. P. 1–13.

Sikorski A.V., Pavlova L.V. New species of *Scolelepis* (Polychaeta, Spionidae) from the Norwegian coast and Barents Sea with a brief review of the genus // *Fauna Norvegica*. 2015. Vol. 35. P. 9–19.

DOI: 10.37614/2307-5252.2020.11.4.006
УДК 595.384 (268.45)

А.Г. Дворецкий

Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, Россия

КАМЧАТСКИЙ КРАБ В ПРИБРЕЖЬЕ БАРЕНЦЕВА МОРЯ: ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ ММБИ

Аннотация

Камчатский краб, вселенный в Баренцево море в 1960-х гг. сформировал новую популяцию, промышленная эксплуатация которой ведется с 2004 г. Чужеродный статус и промысловая ценность обусловили интерес к биологии и экологии вида-вселенца. С 2000-х годов ученые Мурманского морского биологического института ведут исследования камчатского краба, которые позволяют оценить его роль в местных донных сообществах. Полученные сведения имеют прикладное и теоретическое значение для рыбопромысловой науки. За последние несколько лет получены новые данные, касающиеся популяционной динамики, симбиотических взаимоотношений, питания и размножения краба в прибрежье Баренцева моря. Результаты этих исследований обобщены в данной публикации.

Ключевые слова: камчатский краб, Баренцево море, популяционная динамика, симбионты, питание.

A.G. Dvoretsky

Murmansk Marine Biological Institute RAS, Murmansk, Russia

RED KING CRAB IN THE COASTAL BARENTS SEA: A REVIEW OF MMBI STUDIES

Abstract

In 1960th, red king crab was intentionally introduced into the Barents Sea. This species has formed a new self-sustaining population. In Russian waters, the

commercial fishery of red king crab was started in 2004. Non-indigenous status and high commercial value of the crab have led to growing interest in the study of its biology and ecology. Red king crab has been intensively studied by specialists of Murmansk Marine Biological Institute to evaluate the role of this crab in local benthic communities and provide a theoretic basis and important applications for fishery science. New data on the population dynamics, symbiotic relationships, feeding and reproduction of red king crab have been obtained from long-term studies in coastal waters of the Barents Sea. Significant results of these studies are presented in this review.

Keywords: red king crab, Barents Sea, population dynamics, symbionts, feeding.

Введение. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) – один из самых крупных видов промысловых ракообразных, естественный ареал которого северная часть Тихого океана (Кузьмин, Гудимова, 2002). Высокие товарные качества камчатского краба, а также обедненность фауны Баренцева моря крупными ракообразными, повлекли за собой идею об интродукции данного вида в новое место обитания (Dvoretsky, Dvoretsky, 2015a). Успешное трансокеаническое переселение *P. camtschaticus* из Японского и Охотского морей в побережье Кольского полуострова было осуществлено советскими учеными в 1960-х гг. Примерно через 30 лет было заявлено о формировании полноценной баренцевоморской популяции камчатского краба. Мониторинг численности, направленный на отслеживание процесса расселения и роста численности, проводимый специалистами Полярного института рыбного хозяйства и океанографии (г. Мурманск) и Института морских исследований (г. Берген, Норвегия), показал районы концентрации промысловых особей, изменение их локализации и промысловый потенциал, который к началу 2000-х гг. достиг показателей, позволяющих начать промысел краба (Dvoretsky, Dvoretsky, 2015a, 2018).

Промысловый лов камчатского краба начат в 2004 г. на Рыбачьей и Кильдинской банках и в Западном Прибрежном районе (Динамика ..., 2018). В последующие годы промысел постепенно распространялся на восток, охватывая Мурманское мелководье и Восточный Прибрежный район. Суммарный вылов камчатского краба за первые годы промысла (2004–2007) составил 28.895 тыс. т (Динамика ..., 2018). Сокращение запаса и вылова камчатского краба в 2008–2010 гг. повлекло введение более жестких мер регулирования промысла, в результате которых уловы краба восстановились и достигли примерно 10 тыс. т в год (Dvoretsky, Dvoretsky, 2018).

В побережье Баренцева моря происходит нерест камчатского краба и развитие молоди – основы для пополнения популяции (Dvoretsky, Dvoretsky, 2014, 2015a; Дворецкий, Дворецкий, 2018a). В связи с этим именно прибрежные акватории стали предметом усиленного внимания

ученых ММБИ. Исследования, начатые в 2000-х гг., были успешно продолжены в последнее десятилетие. Их целью было получение новых сведений, касающихся особенностей распределения камчатского краба, его питания, взаимосвязей с местной фауной (Павлова, 2001, 2007; Кузьмин, Гудимова, 2002; Кузьмин, Дворецкий, 2005; Дворецкий, 2015). Также рассматривались вопросы, касающиеся симбионтов и обрастателей краба (Кузьмин, 2002; Dvoretzky, Dvoretzky, 2010, 2011).

В настоящей работе представлены результаты исследований камчатского краба учеными ММБИ за последние несколько лет.

Материал получен в ходе береговых экспедиций в губах Восточного Мурмана и Кольском заливе. Отлов крабов осуществляли с использованием легководолазного снаряжения с глубины 3–45 м (Дворецкий, Дворецкий, 2018а). У животных определяли пол, размер, массу, стадию зрелости икры (у самок), стадию линьки (Пособие ..., 2006).

Отбор симбионтов и обрастателей проводили с использованием стандартной методики (Дворецкий, Дворецкий, 2012, 2018г).

Также у крабов отбирали желудочно-кишечные тракты для изучения особенностей питания согласно описанным ранее методикам (Павлова, 2008а,б, 2011, 2015, 2018). Индивидуальный суточный экологический рацион определяли по модифицированной формуле Байкова (Baikov, 1935), в основу которой положена масса целых кормовых беспозвоночных

Популяционные показатели. В губе Зеленецкая (Дальнезеленецкая) встречаемость особей разного пола в уловах камчатского краба отличается у неполовозрелых и половозрелых особей и имеет выраженные годовые (сезонные) колебания.

С 2002 по 2008 годы, когда исследования проводились преимущественно в августе, среди неполовозрелых крабов (ширина карапакса менее 100 мм) примерно поровну были представлены самцы и самки (Дворецкий, Дворецкий, 2010). И если в 2009 г. данная тенденция сохранилась (Dvoretzky, Dvoretzky, 2013а), то в 2010 г. было отмечено повышение доли самцов (Дворецкий, Дворецкий, 2018б). В 2011 и 2012 годах, которые стоят особняком из-за низкой доли неполовозрелых крабов, в уловах было отмечено преобладание самок (Дворецкий, Дворецкий, 2018б,в).

Среди половозрелых особей преобладали самки. В отдельные годы крупные самцы отсутствовали. Такая картина соотношения полов является довольно типичной для камчатского краба в различных районах его обитания. Молодь, как правило, концентрируется в прибрежной зоне в течение всего года, в то время как половозрелые особи мигрируют на мелководье в период спаривания, весной. Именно в этот сезон обычно не наблюдается каких-либо значимых отклонений соотношения полов в популяции от теоретического 1:1. Однако впоследствии самцы мигрируют на глубину, а самки остаются в прибрежной зоне и мигрируют в более глубоководные районы осенью (Матюшкин, 2003).

В 2002–2012 годах в губе Зеленецкая ширина карапакса самцов варьировала от 9.1 до 226.0 мм (в среднем 53.3 ± 1.7 мм), самок – от 7.9 до 181.7 мм (в среднем 94.4 ± 1.8 мм). Максимальная масса, отмеченная у самцов, составила 4325 г, у самок – 6182 г.

Наиболее часто в уловах крабов из губы Зеленецкая встречались особи второй стадии личиночного цикла. Их доля обычно превышала 90 % (Dvoretzky, Dvoretzky, 2013a; Дворецкий, Дворецкий, 2018б,в). В 2005 году отмечено довольно много крабов на первой стадии линьки, что объясняется присутствием значительного количества часто линяющих мелких крабов.

Уровень травматизма конечностей в исследованиях 2002–2012 гг. у неполовозрелых самцов камчатского краба варьировал в пределах от 30.2 до 47.1 %. Общий уровень травматизма молоди за весь период – 42.9 %. В результате этого аутоотомия у крупных самцов составила 25–100 %, в среднем – 51.8 %. За весь период исследований уровень травматизма половозрелых самок в среднем не выше 61.2 % (39.5–95.5 %) (Дворецкий, Дворецкий, 2018а).

Уровень аутоотомии камчатского краба в губе Зеленецкая в 2002–2007 гг. составил 45.5 %, а в 2009–2012 гг. – 58.5 %. Эти величины различаются с высокой степенью достоверности. В качестве причин, которые привели к увеличению травматизма конечностей у краба в губе можно указать повышение антропогенной нагрузки на акваторию и хищничество, прежде всего со стороны рыб (трески, пикши, зубатки) (Соколов, Милютин, 2008а; Dvoretzky, Dvoretzky, 2009).

Как показали наши исследования, на протяжении 2002–2007 гг. местная группировка *P. camtschaticus* находилась в относительно стабильном состоянии (Dvoretzky, Dvoretzky, 2013а). Численность краба колебалась в пределах от 4000 до 7500 экз., что в целом соответствовало среднегодовым значениям (Соколов, Милютин, 2006, 2007, 2008б). В 2008 году наблюдали резкое снижение численности камчатского краба в губе Зеленецкая (350 экз.), что, по-видимому, связано с антропогенным воздействием (Дворецкий, Дворецкий, 2010). В 2009 году произошло восстановление запаса (Дворецкий, Дворецкий, 2013а). Вероятно, этому способствовал запрет на промысел вида в прибрежье Баренцева моря. В 2010 году численность камчатского краба достигла максимума, в 2011 и 2012 гг. показатели общего запаса снизились до среднемноголетних значений, однако, структура популяции изменилась – произошло уменьшение численности неполовозрелых особей (Дворецкий, Дворецкий, 2014, 2018б,в).

Анализ многолетних изменений индексов численности камчатского краба в водах Баренцева моря позволил установить, что на общую численность краба наиболее сильно влияет температура воды в весенне-летний период, а также индексы глобальной атмосферной циркуляции для апреля и мая (Dvoretzky, Dvoretzky, 2016). Примечательно, что значимая

прямая зависимость численности зарегистрирована между индексами НАО в феврале и августе со сдвигом на 9 и 10 лет и промысловым запасом камчатского краба текущего года. Для объяснения подобной картины необходимо учесть, что основу промыслового запаса составляют половозрелые самцы в возрасте 10 лет и выше. Следовательно, благоприятные температурные условия, скорее всего, оказывают положительное влияние на выживаемость и жизнеспособность молоди краба, что находит свое отражение после 9–10-летнего периода, когда эти крабы формируют промысловый запас (Dvoretzky, Dvoretzky, 2016).

С учетом того, что общая численность прямо зависит от температуры воды текущего и предшествующего года, можно с высокой долей уверенности предполагать, что не последнюю роль играет выживаемость личиночных стадий и молоди камчатского краба. Поскольку встречаемость личинок краба в планктоне ограничена апрелем–июнем, представляется вполне закономерным, что общая численность в значительной степени зависит от температурных условий и характеристик глобальной атмосферной циркуляции в марте–июне. Мы установили, что после замерзания Кольского залива зимой 2010/11 г., в летний период в губе Зеленецкая отмечено резкое снижение численности ювенильных крабов. При этом между температурой и индексом Северо-Атлантического колебания для марта–июня отмечена прямая связь, что может быть интерпретировано следующим образом: чем выше индекс Северо-Атлантического колебания, тем выше степень притока теплых атлантических вод в Баренцевом море, и, следовательно, выше средняя температура воды в прибрежной ветви Мурманского течения (Dvoretzky, Dvoretzky, 2016).

Помимо прямого положительного влияния температуры на выживаемость краба, стоит учитывать и ее опосредованное воздействие. В частности, отмечена прямая зависимость биомассы бореальных видов бентоса и температуры воды (Влияние ..., 2007; Гидробиологические ..., 2011). Поскольку основу рациона камчатского краба составляют именно такие представители донной фауны, можно утверждать, что при потеплении возрастает их численность и доступность как кормового ресурса для камчатского краба.

Нельзя не отметить и взаимосвязь пелагической и донной биоты. В периоды потепления, когда в арктических морях количество льда уменьшается, продолжительность вегетационного периода первичных продуцентов возрастает. В целом это ведет к повышению суммарной биомассы микроводорослей, особенно в тех районах, где летом, благодаря океанографическим процессам, происходит возобновление запасов биогенов в водной толще. Повышение первичной продукции ведет не только к увеличению биомассы потребителей фитопланктона, но и к повышению количества отмершей органики, которая достигает дна. За счет этого дополнительного источника питания происходит развитие

донной фауны, но итоговое повышение биомассы распространенных бентических организмов происходит не сразу, а с некоторой задержкой, которая может составлять 3–7 лет (Влияние ..., 2007). Именно за счет подобного механизма может происходить регулирование запаса кормовых объектов, которые потребляет камчатский краб. В прибрежных районах важную роль в функционировании пелагической экосистемы играет береговой сток. Выявлено, что в годы положительных аномалий индекса Северо-Атлантического колебания в летне-осенний период наблюдается увеличение общего количества осадков, за счет этого биогенный сток в прибрежную зону морских акваторий возрастает. Этот процесс ведет к усиленному развитию фитопланктона в следующем году. По этой причине в заливах и бухтах формируются благоприятные условия для развития личинок камчатского краба (Dvoretzky, Dvoretzky, 2016).

На основе данных многолетних исследований рассчитаны размеры, при которых 50 % самок в отдельных локальных группировках камчатского краба достигают половозрелости и вступают в размножение (Dvoretzky, Dvoretzky, 2015b).

В губе Сайда размер, при котором 50 % самок в популяции имеют наружную икру, составляет 104.0 мм по длине карапакса, в губе Долгая – 104.2 мм, в губе Зеленецкая – 110.6 мм (Dvoretzky, Dvoretzky, 2015b), а в пересчете на ширину карапакса – 111.0, 113.0 и 119.1 мм, что соответствует диапазону величин (110–130 мм), приводимых для самок камчатского краба Баренцева моря другими исследователями (Герасимова и др., 1996; Кузьмин, Гудимова, 2002), или превышает величину, отмеченную в других районах его обитания. Например, в Беринговом море длина карапакса, при которой 50 % самок достигают половой зрелости, варьирует в очень широких пределах – от 86 до 102 мм. В заливе Анива размер 50 %-й морфометрической половозрелости составлял 120 мм по ширине карапакса (Клитин, 2003), а у самок в районе западнокамчатского шельфа – 89 мм (Лысенко, Гайдаев, 2005).

Выявленные пространственные вариации размера наступления 50 %-й половозрелости самок в прибрежье Кольского полуострова (постепенное снижение при продвижении на запад) связаны с изменением температурного режима акваторий, а также с количеством и доступностью пищевых объектов и их видовым составом. При повышении температуры воды увеличиваются темпы роста камчатского краба, как и других видов ракообразных, следовательно, самки созревают быстрее (Dvoretzky, Dvoretzky, 2015b).

Симбиотическая фауна. Исследования симбионтов и обрастателей камчатского краба в губе Зеленецкая в начале–середине июля 2009–2014 гг. позволили выявить более 60 таксонов (Дворецкий, Дворецкий, 2013б, 2016, 2018а,в, 2019а).

Наиболее часто на крабах встречали амфипод *Ischyrocerus commensalis* и *Ischyrocerus anguipes* (Dvoretzky, Dvoretzky, 2011), а также копепод *Tisbe furcata* и *Harpacticus uniremis*. Копеподы ранее на крабах в

исследуемом районе не встречались (Dvoretzky, Dvoretzky, 2010, 2013b), хотя известно, что указанные организмы часто заселяют различные живые субстраты по всему Мировому океану (Dvoretzky, 2012; Huys, 2016).

Знания о видовом составе организмов, обитающих в сообществах обрастателей или симбиотических ассоциациях актуальны в связи с необходимостью изучения и сохранения биологического разнообразия морских экосистем. Количество видов, обитающих в том или ином районе Мирового океана, – ключевая характеристика биологического разнообразия, и без учета организмов-симбионтов эта величина становится заниженной.

Для половозрелых крабов не выявлено значимых вариаций в экстенсивности заселения гидроидами *Obelia longissima* и немертинами. Достоверные различия отмечены для полихет *Harmothoe imbricata*, когда в 2012 г. показатель был существенно выше, чем в 2011 г. Частота встречаемости рыбец-пиявки *Johanssonia arctica* в 2009 г. была существенно ниже, чем в 2010–2012 гг. Двустворчатый моллюск *Mytilus edulis* не встречался на крабах в 2011 г. Достаточно резкие колебания экстенсивности отмечены для копепод *Harpacticus uniremis* и *Tisbe furcata* (Dvoretzky, Dvoretzky, 2013b). Амфиподы *Ischyrocerus commensalis* встречались на всех половозрелых крабах, тогда как для *Ischyrocerus anguipes* показатели в 2009 и 2012 гг. были ниже, чем в 2010 и 2011 гг. Усоногие раки *Balanus crenatus* не встречались на крабах в 2012 г., в другие годы их экстенсивность была подвержена значительным колебаниям (Дворецкий, Дворецкий, 2016, 2018в).

Сравнительный анализ средней интенсивности заселения камчатских крабов не выявил достоверных межгодовых колебаний для большинства видов, имеющих относительно низкие значения данного показателя (*Nemertini* g. sp. 1, *Harmothoe imbricata*, *Johanssonia arctica*, *Mytilus edulis* и *Ischyrocerus anguipes* на половозрелых крабах, а также *Ischyrocerus anguipes* и *Ischyrocerus commensalis* на неполовозрелых крабах). Такой же результат отмечен на крупных крабах для массового боклоплава *Ischyrocerus commensalis*.

Наиболее выраженные колебания средней интенсивности заселения характерны для копепод *Harpacticus uniremis* и *Tisbe furcata* (Dvoretzky, Dvoretzky, 2013b).

Анализ межгодовой экстенсивности заселения камчатского краба симбионтами и обрастателями при помощи процедуры анализа вкладов отдельных видов в различие сообществ (SIMPER test) показал ряд закономерностей. Для взрослых и неполовозрелых крабов установлено, что видовой состав обрастателей в июле 2009–2012 гг. изменялся в среднем от 32.6 до 52.9 %. Наибольшие различия были отмечены для 2009 и 2011 гг. Самое высокое сходство прослеживалось при сравнении 2011 и 2012 гг. (Дворецкий, Дворецкий, 2018а).

В июле 2009 и 2010 гг. основной вклад в заселенность на теле крабов обеспечивали усоногие ракообразные *Balanus crenatus* (13.4 %),

в остальные годы исследований – копеподы *Tisbe furcata* (15.1–19.6 %) и *Harpacticus uniremis* (11.9–17.3 %). Среди других представителей, которые определяли сезонные различия июльских сообществ обрастателей камчатского краба, следует указать амфипод *Ischyrocerus anguipes* (5.6–11.7 %) и *Ischyrocerus commensalis* (6.2–10.1 %), а также рыбью пиявку *Johanssonia arctica* (6.0–10.0 %), мелких веслоногих рачков *Ectinosoma normani* (8.8–10.0 %), *Dactylopusia vulgaris* (6.2–8.4 %) и *Mesochra pygmaea* (5.3–6.0 %).

Для сравнения отметим, что в губе Зеленецкая нами был исследован видовой состав и индексы заселенности эпибионтами и комменсалами аборигенного представителя сем. Lithodidae – северного литода *Lithodes maja* (Дворецкий, Дворецкий, 2019б). На всех выловленных особях были найдены организмы-сожители. Видовой список ассоциированных организмов насчитывает 26 таксономических единиц. Из обрастателей наиболее часто встречались гидроиды *Obelia longissima* (94.6 %), а также сидячие полихеты *Placostegus tridentatus* (64.9 %) и *Circeis armoricana* (59.5 %). Массовые комменсалы были представлены амфиподами *Ischyrocerus commensalis* (94.6 %) и *Ischyrocerus anguipes* (48.6 %), а также подвижными многощетинковыми червями *Harmothoe imbricata* (70.3 %).

Видовой состав эпибионтов и комменсалов *Lithodes maja* был сходен с тем, что отмечен ранее для камчатского краба. Отличия в показателях заселенности двух видов крабов-литодид (более высокая встречаемость обрастателей на *Lithodes maja*), а также разница в особенностях локализации некоторых подвижных форм, объясняются вариациями в размерах тела хозяев (*Lithodes maja* мельче *Paralithodes camtschaticus*) и различиями в особенностях структуры экзоскелета (*Lithodes maja* имеет более шершавую поверхность панциря по сравнению с *Paralithodes camtschaticus* вследствие более выраженной ошипованности на ранних стадиях онтогенеза) (Дворецкий, Дворецкий, 2019б).

В ходе изучения желудочно-кишечных трактов у баренцевоморских камчатских крабов впервые были обнаружены крупные простейшие, внутрикишечные симбионты, принадлежащие к отряду Eccrinida (Mesomycetozoa, Protozoa) (Павлова, 2018).

Микроорганизмы с неразветвленным талломом заселяли дистальную треть кишечника краба, а особенно густо росли вблизи анального отверстия. Максимальная длина таллома варьировала от 4 мм у молоди до 40 мм у взрослых особей, длина же большинства слоевищ была намного меньше. Клетка-присоска – в форме цилиндра, однако расширяется к основанию. Диаметр основания изменялся от 13 до 94 мкм, а высота клетки-присоски – от 8 до 63 мкм. Талломы диаметром от 70 до 182 мкм (в средней части) образовывали споры первичной инвазии, служащие для заражения других хозяев, размером 24–38×8–15 мкм. Талломы диаметром 21–63 мкм формировали споры вторичной инвазии (266–308×28–49 мкм или 217–252×35–52 мкм), прорастающие в кишечнике своего же хозяина.

Дисковидная форма спор первичной инвазии обнаруженных эккриновых схожа с описаниями представителей рода *Arundinula*, но по морфометрическим признакам споры не соответствуют известным описаниям видов, приводимым в литературе (Павлова, 2018).

Симбионты *Escrinida* были найдены у крабов в 2005 г. в поселениях из губы Зеленецкая. Через 2 года эккриновых обнаружили и в Кольском заливе. Встречаемость в поселениях крабов сначала была невысока (7–12 %), но после 2008 г. эккриновые стали встречаться чаще. Среди взрослых крабов Кольского залива и губ Зеленецкая и Ярнышная частота встречаемости в 2009 г. достигала 40–80 %. В губах Долгая и Териберская в этом же году эккриновые были зарегистрированы у 40 % крабов. В последующем частота встречаемости этих симбионтов в пределах 20–25 % (Павлова, 2018).

Распространение эккриновых среди камчатских крабов могло произойти в результате роста численности хозяев с начала 2000-х гг. Этот же период характеризовался преобладанием теплых аномалий в баренцевоморских водных массах, что также могло повлиять на выживаемость спор и на динамику заселения крабов (Павлова, 2018).

Питание. Исследования спектра питания камчатского краба, который является эврифагом, показали, что основу его рациона составляют представители бентосных беспозвоночных, но он может поедать также водоросли и рыбу (Павлова, 2008а, 2011). Камчатский краб предпочитает исключительно свежую пищу, и, даже переходя к некрофагии (например, при питании отходами рыбного промысла), он потребляет только свежие трупы или отходы рыб.

В Кольском заливе степень наполнения желудка пищей у половозрелых крабов колеблется от 5 до 60 % (Павлова, 2008а, 2011). В состав пищевого комка входят разнообразные компоненты, в том числе не менее 25 видов беспозвоночных животных. Состав рациона зависит от глубины, на которой проходит откорм крабов: чем она меньше, тем шире спектр потребляемых объектов. Так, на малых глубинах в рационе крабов чаще встречаются водоросли и представители фауны верхней сублиторали, ассоциированные с зарослями макрофитов (мшанки, иглокожие, брюхоногие и панцирные моллюски), а также икра бычковых рыб (Павлова, 2008а, 2011). Чем глубже, тем больше детрита, мусора и трупов мелких рыб (преимущественно, представителей сем. *Gadidae*) отмечается в желудочно-кишечном тракте крабов (Павлова, 2008а, 2011). По частоте встречаемости в питании крупных крабов доминируют представители иглокожих, полихет, двустворчатых моллюсков и в меньшей степени брюхоногих моллюсков и ракообразных. У молоди в питании доминируют полихеты *Pectinaria hyperborea* и непостоянный, мигрирующий компонент биоценоза морская звезда *Asterias rubens*. Морской еж *Strongylocentrotus droebachiensis*, двустворчатый моллюск *Parvicardium pinnulatum* и полихета *Alitta virens* встречаются реже.

В губе Зеленецкая половозрелые самки и самцы камчатского краба наиболее часто питаются двустворчатыми и брюхоногими моллюсками, морскими ежами, звездами, офиурами, ракообразными и полихетами (Павлова, 2008а, 2011). Основной откорм неполовозрелых особей проходит на мягком грунте и талломах ламинариевых водорослей. По частоте встречаемости в рационе молоди доминируют многощетинковые черви *P. hyperborea*, мелкие брюхоногие моллюски *Margarites helycinus* и *Onoba aculeus*, двустворчатые моллюски *Crenella decussata*, *Leionucula bellotti* и *Mytilus edulis* (Павлова, 2008а,б). Состав пищевого спектра краба зависит от характера грунта. В илисто-песчаных биотопах в желудках крабов чаще встречаются моллюски и седентарные полихеты, а на твердых грунтах – преимущественно моллюски (Павлова, 2008а, 2011).

В то же время, несмотря на высокую численность и биомассу прикрепленных полихет в донных сообществах, поиск этих мелких беспозвоночных крабам энергетически невыгоден, поэтому в отношении прикрепленных видов семейств Serpullidae и Spiroboridae камчатские крабы проявляют особо высокую отрицательную селективность (Павлова, 2014). Двустворчатые и брюхоногие моллюски, напротив, часто выедаются крабами в больших количествах, чем они представлены в бентосе. Следует отметить, что в отношении прикрепленных видов Bivalvia, таких как моллюски рода *Heteranomia*, камчатские крабы нередко проявляют отрицательную селективность. Отрицательная селективность камчатских крабов отмечена и в отношении асцидий и актиний. Иголкокожих (морских ежей и звезд) крабы начинают избирательно выедать при достижении размера более 60–70 мм по ширине карапакса. Полученные результаты свидетельствуют о потенциальной способности камчатских крабов при их высокой численности на некоторое время менять структуру донных сообществ за счет избирательного выедания или отклонения определенных групп или видов бентосных беспозвоночных (Павлова, 2014).

В ходе исследований индивидуального суточного экологического рациона камчатского краба, установлено, что продолжительность прохождения корма через желудочно-кишечный тракт данных животных не превышает нескольких часов. Разовая порция корма выводится в среднем через 4, 8, 9 и 10 ч у особей с шириной карапакса 30–35, 70–80, 90–100 и 130–140 мм соответственно. Быстрые темпы переваривания пищи и многократное питание в течение суток ведут к значительной элиминации бентоса. Суточный экологический рацион в природе у неполовозрелых крабов составляет в среднем 9–20 % от их собственной массы, у взрослых самцов и самок – 2–16 %. Достоверной связи между его величиной и размерами или массой крабов не прослеживается (Павлова, 2015). В природе величина суточного экологического рациона значительно варьирует даже у особей одного размера/массы. В составе пищевых комков *P. camtschaticus* отмечается не менее 140 видов донных

беспозвоночных, включая фораминифер, гидроидов, полихет, ракообразных, двустворчатых, брюхоногих и панцирных моллюсков, иглокожих, мшанок и асцидий. Однако в значительных количествах выеданию подвергаются только двустворчатые моллюски и морские ежи, в меньших количествах – полихеты и брюхоногие моллюски. Остальные группы бентоса, несмотря на то, что в некоторых биотопах они являются массовыми (например, губки, мшанки или асцидии в биоценозах твердых грунтов), составляют малую долю в рационе камчатских крабов. Результаты реконструкции экологического рациона краба подтверждены данными экспериментальных исследований (Павлова и др., 2007).

Если в экспериментах скорость потребления пищи крабами достоверно уменьшалась с увеличением их массы, то в отношении выедания бентоса подобной закономерности не выявлено. В природе величина суточного экологического рациона зависит от видового состава, размера кормовых животных и используют ли крабы альтернативные источники пищи, кроме зообентоса. Это могут быть рыба, водоросли или наилки с поверхности дна, часто встречающийся в пищеварительных трактах особей с шириной карапакса менее 40 мм. При увеличении доли этих компонентов в рационе крабов соответственно снижается выедание донных беспозвоночных.

Следует отметить, что в Кольском заливе величина суточного экологического рациона изменялась у одних и тех же размерно-возрастных категорий камчатского краба сильнее, чем в губах Восточного Мурмана. Изменчивость данного показателя была обусловлена нарушениями в кормовой базе, которые были вызваны самим крабом. В оптимальных условиях крабы предпочитают кормовые объекты определенного размера, обычно небольшого, не требующего значительных энергетических затрат на разделку. При высокой численности *P. camtschaticus* на некоторых участках дна залива с мягким или смешанным грунтом исчезали или становились редкими беспозвоночные среднего и мелкого размера (Павлова, 2015). При этом в питании крабов, особенно молоди, начинали количественно преобладать как относительно крупные животные (мидии длиной 30–50 мм и ежи рода *Strongylocentrotus* диаметром 60–70 мм), так и ювенильные беспозвоночные. В результате этого средние значения рациона могли составлять или половину массы тела краба, или единицы процентов от массы тела. В исследованных губах Восточного Мурмана (Зеленецкая и Ярнышная) плотность распределения камчатских крабов была в десятки раз меньше, а трофическая емкость донных сообществ – больше. Здесь состав и величина рациона *P. camtschaticus* были более стабильными. Результаты, полученные для крабов из губ Восточного Мурмана, вполне допустимо экстраполировать на другие стабильно функционирующие участки побережья со схожими биотопами и невысокой численностью этих беспозвоночных (Павлова, 2015).

Таким образом, в условиях, когда отсутствует возможность организации полноценного изучения бентоса в местах обитания камчатских крабов, оценить состояние донных сообществ можно также через величину и структуру экологического рациона вселенцев. В ненарушенных донных биоценозах изменения в этих показателях питания с течением времени будут незначительными, а при возросшем трофическом прессинге о возникшем неблагополучии с кормовой базой будут сигнализировать изменения в количестве и соотношении выедаемых кормовых объектов, как наблюдалось в Кольском заливе (Павлова, 2008б).

Заключение. В ходе исследований, выполненных специалистами ММБИ за последние несколько лет, были получены новые данные, которые позволили расширить представления о динамике численности камчатского краба в новом месте обитания в связи с колебаниями климатических условий. Была прослежена взаимосвязь между такой важной популяционной величиной как размер наступления половозрелости самок и географической широтой, определяющей условия обитания локальных группировок камчатского краба в прибрежье Баренцева моря. Существенно расширен список видов симбионтов и обрастателей камчатского краба. Показано, что эпифауна вида-вселенца отличается от сообщества ассоциированных организмов, которое формируется у аборигенного представителя семейства литодид из-за разницы в биологии двух видов крабов. В пищеварительном тракте камчатского краба впервые обнаружены симбиотические простейшие, принадлежащие к отряду Eucrinida. Данная находка служит примером того, как увеличение температуры воды влияет на симбиотическую фауну ракообразных. Существенно расширены сведения, касающиеся рационов питания камчатского краба в прибрежье. На основе этих данных можно по-новому оценивать влияние вида-вселенца на местные донные биоценозы.

Несмотря на все достижения, следует отметить, что еще многие аспекты биологии камчатского краба до сих пор остаются малоизученными. В связи с этим, изучение экологии и биологии данного вида будет продолжено. Перспективными видятся экспериментальные работы, связанные с аквакультурой вида, а также исследования, направленные на изучение биохимического состава органов и тканей камчатского краба.

Литература

Влияние климатических изменений на зообентос Баренцева моря (на примере нескольких массовых видов) / Е.А. Фролова, О.С. Любина, Д.Р. Дикаева и др. // Докл. РАН. 2007. Т. 416, № 1. С. 139–141.

Гидробиологические индикаторы циклических изменений климата Западной Арктики в XX–XXI вв. / Г.Г. Матишов, Д.В. Моисеев, О.С. Любина и др. // Вестн. Южного науч. центра РАН. 2011. Т. 7, № 2. С. 54–68.

Динамика численности и размерного состава камчатского краба в Баренцевом море в период 2003–2016 гг. / В.А. Бизиков, Л.К. Сидоров, Д.О. Алексеев, А.И. Буяновский // Тр. ВНИРО. 2018. Т. 172. С. 91–127.

Дворецкий А.Г. Вклад ученых Мурманского морского биологического института в изучение камчатского краба Баренцева моря // Вестн. Кольского науч. центра РАН. 2015. № 2. С. 33–39.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Динамика популяционных показателей камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в губе Дальнезеленецкая Баренцева моря в 2002–2008 гг. // Вопросы рыболовства. 2010. Т. 11, № 1(41). С. 100–111.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Эпифауна крабов-литодид в Баренцевом море. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2012. 410 с.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Некоторые черты биологии камчатского краба в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море) в летний период // Рыбное хоз-во. 2013а. № 5. С. 79–84.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Сообщество обрастателей камчатского краба в губе Дальнезеленецкая (Восточный Мурман, Баренцево море): сравнительный анализ сезонных особенностей // Тр. Карел. науч. центра РАН. 2013б. Т. 13, № 2. С. 78–85.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Особенности биологии камчатского краба в прибрежье Баренцева моря в летний период // Вестн. Санкт-Петербург. гос. ун-та. 2014. Сер. 3, вып. 1. С. 5–13.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Исследование сообщества обрастателей камчатского краба в губе Дальнезеленецкая в 2011 году // Рыбное хоз-во. 2016. № 2. С. 57–59.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Экология камчатского краба в прибрежье Баренцева моря. Ростов н/Д.: Изд-во ЮНЦ РАН, 2018а. 592 с.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Исследования группировки камчатского краба в прибрежье Баренцева моря в летний период 2011 г. // Тр. Карадаг. науч. ст. РАН. 2018б. Вып. 1(5). С. 3–9.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Исследования камчатского краба в прибрежье Восточного Мурмана Баренцева моря в 2012 году // Рыбное хоз-во. 2018в. № 1. С. 32–35.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Структура сообществ симбионтов камчатского краба в прибрежье Баренцева моря в 2012 г. // Тр. ВНИРО. 2018г. Т. 172. С. 160–171.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Исследования эпибионтов камчатского краба в губе Дальнезеленецкая летом 2013 года // Рыбное хоз-во. 2019а. № 1. С. 43–46.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Эпибионты и комменсалы северного литода (*Lithodes maja*, Decapoda, Lithodidae) в Баренцевом море // Зоол. журн. 2019б. Т. 98, № 4. С. 365–370.

Клитин А.К. Камчатский краб у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала. М.: Нацрыбресурсы, 2003. 253 с.

Кузьмин С.А., Гудимова Е.Н. Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2002. 236 с.

Кузьмин С.А., Дворецкий А.Г. Разработка технологий искусственного воспроизводства камчатского краба в условиях Заполярья // Современные информационные и биологические технологии в освоении ресурсов шельфовых морей. М.: Наука, 2005. С. 280–287.

Лысенко В.Н., Гайдаев В.Э. Рост камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в северной части западнокамчатского шельфа // Изв. ТИНРО. 2005. Т. 143. С. 119–127.

Матюшкин В.Б. Сезонные миграции камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2003. С. 70–78.

Павлова Л.В. Питание камчатского краба в Кольском заливе // Материалы конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института, проводимой в рамках Всероссийской акции “Дни защиты от экологической опасности” (г. Мурманск, апрель 2001 г.). Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2001. С. 70–79.

Павлова Л.В. Экспериментальные исследования питания молоди камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) из Баренцева моря // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 6. С. 684–690.

Павлова Л.В. Трофические связи камчатского краба и его воздействие на донные биоценозы // Биология и физиология камчатского краба побережья Баренцева моря. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2008а. С. 77–104.

Павлова Л.В. Влияние молоди камчатского краба на зообентос Кольского залива (Баренцево море) // Докл. РАН. 2008б. Т. 422, № 1. С. 138–141

Павлова Л.В. Исследование влияния молоди камчатского краба на донные сообщества Баренцева моря // Комплексные исследования больших морских экосистем России. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2011. С. 234–258.

Павлова Л.В. Питание // Морские экосистемы и сообщества в условиях современных климатических изменений. СПб.: Реноме, 2014. С. 177–197.

Павлова Л.В. Экологический рацион камчатского краба в прибрежной мелководной зоне Баренцева моря // Докл. РАН. 2015. Т. 463, № 2. С. 244–249.

Павлова Л.В. Первая находка представителей отряда Ecsrinida в пищеварительном тракте крабоидов из Баренцева моря // Докл. РАН. 2018. Т. 483, № 5. С. 580–583

Павлова Л.В., Бритаев Т.А., Ржавский А.В. Выедание бентоса молодью камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus* Tilesius, 1815) в побережье Баренцева моря по данным экспериментальных исследований // Докл. РАН. 2007. Т. 414, № 4. С. 566–569

Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России / С.А. Низяев, С.Д. Букин, А.К. Клитин и др. Южно-Сахалинск: Изд. СахНИРО, 2006. 114 с.

Соколов В.И., Милютин Д.М. Распределение, численность и размерный состав камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в верхней сублиторали Кольского полуострова Баренцева моря в летний период // Зоол. журн. 2006. Т. 85, № 2. С. 158–170.

Соколов В.И., Милютин Д.М. Динамика численности и особенности распределения камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 2007. Т. 147. С. 158–172.

Соколов В.И., Милютин Д.М. Статистические закономерности травматизма конечностей камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в районе интродукции (Баренцево море) // Зоол. журн. 2008а. Т. 87, № 6. С. 158–170.

Соколов В.И., Милютин Д.М. Современное состояние популяции камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*, Decapoda, Lithodidae) в Баренцевом море // Зоол. журн. 2008б. Т. 87, № 2. С. 141–155.

Baikov A.D. How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions // Trans. Amer. Fish. Soc. 1935. Vol. 65. P. 326–345.

Dvoretsky A.G. Epibionts of the great spider crab, *Hyas araneus* (Linnaeus, 1758), in the Barents Sea // Polar Biol. 2012. Vol. 35. P. 625–631.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Limb autotomy patterns in *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815), an invasive crab, in the coastal Barents Sea // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2009. Vol. 377. P. 20–27.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Epifauna associated with an introduced crab in the Barents Sea: a 5-year study // ICES J. Mar. Sci. 2010. Vol. 67. P. 204–214.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Population biology of *Ischyrocerus commensalis*, a crab-associated amphipod, in the southern Barents Sea: a multi-annual summer study // Mar. Ecol. 2011. Vol. 32, № 4. P. 498–508.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Population dynamics of the invasive lithodid crab, *Paralithodes camtschaticus*, in a typical bay of the Barents Sea // ICES J. Mar. Sci. 2013a. Vol. 70. P. 1255–1262.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Copepods associated with the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) in the Barents Sea // Zool. Stud. 2013b. Vol. 52, № 17. P. 1–7.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Size-at-age of juvenile red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the coastal Barents Sea // Cah. Biol. Mar. 2014. Vol. 55, № 1. P. 43–48.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Commercial fish and shellfish in the Barents Sea: Have introduced crab species affected the population trajectories of commercial fish? // Rev. Fish Biol. Fisheries. 2015a. Vol. 25, № 2. P. 297–322.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Size at maturity of female red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, from the costal zone of Kola Peninsula (southern Barents Sea) // Cah. Biol. Mar. 2015b. Vol. 56, № 1. P. 49–54.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Inter-annual dynamics of the Barents Sea red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) stock indices in relation to environmental factors // Polar Sci. 2016. Vol. 10, № 4. P. 541–552.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) fisheries in Russian waters: historical review and present status // Rev. Fish Biol. Fisheries. 2018. Vol. 28, № 2. P. 331–353.

Huys R. Harpacticoid copepods – their symbiotic associations and biogenic substrata: a review // Zootaxa. 2016. Vol. 4174, № 1. P. 448–729.

**Г.М. Воскобойников, М.В. Макаров, С.В. Малавенда,
Д.В. Пуговкин, И.В. Рыжик, М.В. Клиндух, Д.О. Салахов**
Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, Россия

АДАПТАЦИЯ, РЕГУЛЯЦИЯ РОСТА, РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ВОДОРосЛЕЙ-МАКРОФИТОВ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Аннотация

Представлены результаты альгологических исследований в Мурманском морском биологическом институте за 2015–2019 гг. Анализ экспедиционных сборов выявил 79 видов водорослей-макрофитов, редко встречающихся на побережье Мурмана, из них 10 видов Chlorophyta, 33 – Phaeophyceae, 36 – Rhodophyta. Отмечен резкий рост встречаемости *Ulva lactuca* L. на Мурманском побережье Баренцева моря в 2009–2019 г. в связи с положительными климатическими аномалиями, вызванными увеличением поступления атлантических вод. Впервые показано, что различные морфологические формы бурой водоросли *Fucus distichus*, обитающие на литорали Мурманского побережья Баренцева моря являются генетически однородными. Описана морфология эмбриогенеза, раннего онтогенеза *F. distichus*. Определено, что гидростатическое давление от 4 атм негативно влияет на развитие спор *Alaria esculenta* и *Palmaria palmata* и может определять нижнюю границу произрастания водорослей. Показано, что изменение активности ферментов антиоксидантной системы *P. palmata* (каталазы и супероксиддисмутазы) в зависимости от температуры среды обитания является одним из механизмов адаптации водорослей к произрастанию в приливоотливной зоне и сезонным флуктуациям температуры. Выявлено негативное влияние красной водоросли *P. palmata* на рост *F. distichus*, *F. serratus* и положительное влияние фукусов на рост *P. palmata*. Определено сезонное изменение концентрации четырех витаминов группы В (рибофлавина, пиридоксина, пантотеновой и никотиновой кислот) у *P. palmata*, они принимают участие в спорообразовании и могут выступать как антиоксиданты. У “молодых” многоклеточных спорофитов *Saccharina latissima* отмечено присутствие в клетках развитого фотосинтетического ретикулума и высокого парциального объема митохондрий, энергетических структур, по-видимому, обеспечивающих интенсивный процесс деления клеток на данной стадии онтогенеза. Продемонстрировано участие флоротаннинов в регенерации таллома фукусовых водорослей. Получены оригинальные данные о количественном и качественном составе культивируемых и некультивируемых эпифитных бактерий фукусовых водорослей из чистых и загрязненных нефтепродуктами прибрежных акваторий Баренцева моря. Впервые представлена доказательная база, что природные симбиотические ассоциации морских водорослей-макрофитов и углеводородокисляющих