

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
МУРМАНСКИЙ МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

На правах рукописи
УДК 595.384.8 (268.45)

ПАВЛОВА
Людмила Валерьевна

**ВЛИЯНИЕ МОЛОДИ КАМЧАТСКОГО КРАБА НА
ПРИБРЕЖНЫЕ БЕНТОСНЫЕ СООБЩЕСТВА
БАРЕНЦЕВА МОРЯ**

Специальность 25.00.28 - Океанология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук



Мурманск
2008

Работа выполнена в Мурманском морском биологическом институте
Кольского научного центра Российской академии наук в лаборатории
зообентоса отдела макрофитов и бентоса

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Бритаев Темир Аланович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Брызгин Валерий Фёдорович
доктор биологических наук
Карамушко Лариса Ивановна

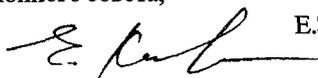
Ведущая организация: Государственное образовательное учреждение
высшего профессионального образования "Мурманский государственный
педагогический университет"

Защита состоится "14" ноября 2008 г. в "10³⁰" ч на заседании
специализированного диссертационного совета Д 002.140.01 при Мурманском
морском биологическом институте Кольского научного центра Российской
академии наук по адресу: 183010, г. Мурманск, ул. Владимирская, 17

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Мурманского морского
биологического института Кольского научного центра РАН

Автореферат разослан: "13" октября 2008 г.

Ученый секретарь
специализированного диссертационного совета,
кандидат географических наук



Е.Э. Кириллова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Камчатский краб (*Paralithodes camtschaticus* Tilesius, 1815) - один из основных морских промысловых беспозвоночных России. После успешной его интродукции в Баренцево море в 60-х годах XX века и последовавшего в 90-е годы резкого увеличения численности (Бойцов, 2003, Бойцов и др., 2004), особую актуальность приобрел вопрос об экологических последствиях акклиматизации краба в новом для него регионе. Этот вопрос обостряется в свете решения проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия морских природных ресурсов России, как в условиях глобального потепления, так и при промышленных разработках полезных ископаемых на шельфе Баренцева моря.

Данное исследование направлено на изучение проблемы взаимоотношения между камчатским крабом и баренцевоморской фауной. Способен ли краб органично вписаться в экосистемы Баренцева моря, увеличив их биоразнообразие и продуктивность, как полагают некоторые исследователи, или же он неизбежно изменит структуру биоценозов-реципиентов, основательно подорвав кормовую базу, как свою, так и рыб-бентофагов (Матишов, Денисов, 1999; Гудимов, Гудимова, 2000; Иванов, 2000; Кузьмин, Гудимова, 2002; Биологические инвазии..., 2004).

Один из путей решения вопроса о влиянии камчатского краба на донные сообщества Баренцева моря - определение места этих ракообразных в трофических цепях и установление количественных экологических параметров, которыми может быть описана их роль в экосистемах. Прибрежные мелководья, вследствие активного гидродинамического режима, являются наиболее продуктивными зонами моря (Константинов, 1986). В этой зоне сконцентрированы неполовозрелые крабы, численность которых в несколько раз превышает численность взрослых особей *P. camtschaticus* (Соколов, Милютин, 2006). Поэтому изучение трофической активности молоди камчатского краба, как в естественной среде, так и в экспериментальных условиях - наиболее рациональный шаг в направлении решения очерченной проблемы.

Цель и задачи исследования. Цель работы заключалась в изучении влияния молоди камчатского краба на прибрежные донные сообщества Баренцева моря.

В качестве полигонов для проведения исследований были выбраны два различных по гидрологическим условиям и геоморфологическим параметрам морских краевых бассейна - Кольский залив и губа Дальнезеленецкая.

Для полноценного достижения поставленной цели необходимо комплексное изучение особенностей распределения молоди краба в условиях данного региона и их трофических связей в конкретных донных сообществах. Поэтому задачи решались от общего к частному, в первую очередь изучение структуры местных донных сообществ и распределения в них крабов, а во вторую

- исследование спектра питания крабов в этих сообществах и опосредованного (через питание) влияния на их структуру.

Были определены следующие задачи исследования:

1. Изучить особенности распределения молоди камчатского краба в прибрежной зоне.

2. Исследовать структуру и распределение донных сообществ и оценить состояние кормовой базы молоди камчатского краба.

3. Определить особенности питания молоди краба в естественной среде (спектр питания, избирательность, возрастная динамика) и в экспериментальных условиях (суточный рацион, объем выедания бентоса, время прохождения пищи через пищеварительный тракт, суточную пищевую активность, избирательность).

4. Разработать метод определения объема выедания бентоса по содержанию пищевых комков крабов и рассчитать величину выедания бентоса молодью в естественных условиях.

5. Определить степень перекрывания пищевых спектров молоди камчатского краба с другими донными беспозвоночными и рыбами-бентофагами.

6. Оценить влияние некоторых абиотических факторов среды, таких как температура и соленость воды, на распределение и питание молоди камчатского краба.

7. Проанализировать полученные результаты и сопоставить их с состоянием бентосных сообществ до и после вселения краба.

Работа выполнена на базе Мурманского морского биологического института КНЦ РАН в сотрудничестве с Институтом проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (г. Москва) и Российским государственным гидрометеорологическим университетом (г. Санкт-Петербург).

Научная новизна и теоретическая значимость работы. Сведения, полученные в ходе исследований, являются вкладом в изучение биологии одного из наиболее ценных промысловых видов беспозвоночных (камчатского краба из Баренцева моря). Питание неполовозрелых крабов впервые проанализировано в сравнении со структурой и количественными показателями донных сообществ. Получены новые экспериментальные данные по объему выедания корма, суточному рациону, избирательности питания, скорости прохождения пищи через пищеварительный тракт и суточной ритмике питания неполовозрелых крабов с использованием естественного живого корма. Разработан метод реконструкции количества и биомассы съеденных донных беспозвоночных по их фрагментам из пищевых комков крабов, позволяющий более точно количественно оценивать трофические связи молоди краба, что необходимо для анализа потока энергии в пищевых цепях. Впервые оценен объем реального выедания бентоса молодью *P.*

camtschaticus в естественных условиях. Установлены конкурентные взаимоотношения молоди камчатского краба с некоторыми донными беспозвоночными и рыбами-бенитофагами.

Практическая значимость. Результаты работы имеют важное значение для совершенствования методов прогнозирования запасов камчатского краба, а также для анализа кормовой обеспеченности и запаса промысловых рыб в прибрежье. Экспериментальные данные о пищевых потребностях молодых крабов могут быть использованы при выработке оптимально сбалансированного состава кормов для аквакультуры этого вида. Данные о структуре бентосных сообществ в районах исследования могут служить основой для многолетнего мониторинга климатических изменений донной фауны в прибрежной зоне, а также могут быть использованы при проведении экологических экспертиз при строительстве и эксплуатации промышленных объектов.

Основные защищаемые положения.

1. Основную роль в питании крабов играет небольшое число массовых видов беспозвоночных с высокой скоростью годового оборота органического вещества.

2. Выедание бентоса молодью камчатского краба существенно превышает (в 1.3-2.0 раза) ее рацион.

3. Плотность поселения неполовозрелых крабов в прибрежной зоне Баренцева моря значительно (в 20-40 раз) уменьшается в направлении с запада на восток, а кормовая база в этом же направлении увеличивается.

4. Заметные изменения в структуре и функционировании донных сообществ с невысокой биомассой зообентоса наступают при плотности поселения неполовозрелых крабов, превышающей 0.1 экз./100 м².

Апробация работы. Результаты исследований и отдельные положения диссертации были представлены на Региональном семинаре "Оптимизация использования морских биоресурсов и комплексное управление прибрежной зоной Баренцева моря" (Мурманск, 1999 г.); на конференциях молодых ученых ММБИ (Мурманск, 2001, 2003-2007 гг.); на Международном семинаре "Роль климата и промысла в изменении структуры зообентоса шельфа" (Мурманск, 2003 г.); на рабочем семинаре лаборатории экологии и морфологии морских беспозвоночных ИПЭЭ РАН (Москва, 2003 г.); на Международной научно-практической конференции "Теория и практика комплексных морских исследований в интересах экономики и безопасности российского Севера" (Мурманск, 2005 г.); на Международной научной конференции "Водная экология на заре XXI века" (Санкт-Петербург, 2005 г.); на II международном симпозиуме "Чужеродные виды в Голарктике" (Борк, 2005 г.); на Международной конференции "Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами" (Мурманск,

2006 г.) и VII Всероссийской конференции по промысловым беспозвоночным (Мурманск, 2006 г.), на рабочем семинаре лаборатории экологии и морфологии морских беспозвоночных ИПЭЭ РАН (Москва, 2007 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликована 31 печатная работа: 14 тезисов, 17 статей, из них 4 - в журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 135 страницах машинописного текста и состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы, включающего 203 наименования, из них 159 на русском языке, 45 рисунков, 22 таблицы.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю д.б.н. Т.А. Бритаеву и научному консультанту к.б.н. А.В. Ржавскому (ИПЭЭ РАН) за помощь и ценные указания при проведении исследований и подготовке рукописной работы, а также руководству ММБИ, во главе с директором академиком Г.Г. Матишовым и д.б.н. П.Р. Макаревичем, за содействие в организации проведения исследований. Автор признателен за помощь в сборе материала к.г.н. с.н.с. ММБИ А.Н. Зуеву, вололазам Ю.А. Зуеву, Н.В. Зуевой, С.В. Голдину, А.В. Коршунову, А.А. Баникиву (РГТМУ), О.В. Савинкину, Т.И. Антохиной, И.Н. Марину, Е.С. Меховой (ИПЭЭ РАН), студентам С.Ю. Синельникову (МГУ, г. Москва), О.Ю. Иванову и Л.А. Ханнановой (КГУ, г. Казань), С.А. Кузьмину (ММБИ), при таксономической обработке материала - своим коллегам А.А. Фролову, Д.Р. Дикаевой, О.С. Любиной и Н.Н. Пантелеевой, д.б.н. В.С. Зензерову - за содействие в организации проведения исследований.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 03-04-48963-а, а также в рамках программ "Оценка последствий воздействий чужеродных видов на структуру, продуктивность и биоразнообразие экосистем России", "Научные основы сохранения биоразнообразия России" и "Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами".

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Состояние изученности проблемы (обзор литературы)

Глава состоит из трех разделов. В первом проанализированы сведения о распределении и биологии камчатского краба в нативном ареале и в новом месте обитания - Баренцевом море. По сравнению с Северной Пацификой, в Баренцевом море взрослые камчатские крабы еще не полностью освоили шельфовую зону, пригодную для их обитания. Благоприятные места обитания молоди краба в новом ареале ограничены узкой прибрежной полосой, площадь которой в 5 раз меньше, чем, например, у берегов Западной Камчатки. Поэтому существует вероятность, что рост популяции краба в Баренцевом море может лимитироваться на уровне молоди из-за ограниченной экологической емкости узкой прибрежной полосы (Соколов, Штрик, 2003).

Репродуктивные параметры и темпы роста камчатского краба в Баренцевом море схожи с таковыми в Тихом океане. Однако, для баренцевоморской популяции выявлены особенности в распространении личинок краба и в миграциях взрослых особей, связанные с особенностями прибрежного рельефа дна на юге Баренцева моря. Показано, что высокая мозаичность ландшафтов прибрежной зоны может способствовать снижению уровня элиминации молодых крабов хищниками (Переладов, 2005).

Во втором разделе рассматриваются пищевые взаимоотношения крабов и особенности их кормовой базы в Баренцевом море и Северной Пацифике. Спектр питания, хищники и пищевые конкуренты взрослых крабов в Тихоокеанском регионе достаточно хорошо исследованы, у молоди краба эти аспекты изучены намного хуже. Значительно меньше аналогичных сведений для Баренцева моря.

Кормовая база камчатского краба в Баренцевом море беднее, чем в Тихоокеанском регионе. На шельфе морей Северной Пацифики биомасса бентоса варьирует, в среднем, от 100 до 800 г/м² (Гордеева, 1951; Кобликов, 1982; Нейман, Соколова, 1990; Дулепова, 2002), а в Баренцевом море на большей площади дна она редко превышает 50-100 г/м² (Зенкевич, 1977; Фролова, 2000; Фролова и др., 2004). В прибрежье Баренцева моря на мягких грунтах биомасса бентоса варьирует от 40 до 500 г/м² (Анисимова, Фролова, 1994; Фролова и др., 1997; Фролова и др., 2003; Фролова и др., 2004; Ржавский и др., 2005), а на твердых достигает 500-3500 г/м² (Анисимова, Фролова, 1994; Бритаев и др., 2006).

В третьем разделе приводится краткий обзор экспериментальных исследований суточных рационов камчатского краба (Логвинович, 1945; Ефимкин, Микулич, 1987; Zhou et al., 1998; Sparboe et al., 2006). Информация об объеме выедания бентоса крабами представлена в литературе единичными публикациями (Jørgensen, 2005; Jørgensen, Primicerio, 2007).

Глава 2. Физико-географическая и океанологическая характеристика районов исследования

В главе приводится физико-географическая и океанологическая характеристика районов исследования - Кольского залива и губы Дальнезеленецкая на основании литературных источников (Воронков и др., 1948; Ушаков, 1948; Пригоровский, 1948; Люция, 1983; Потанин, Ларин, 1989; Дженюк и др., 1997; Дженюк, Савельева, 1997; и др.).

Глава 3. Материалы и методы

Сбор материала выполнялся в губе Дальнезеленецкая и на четырех полигонах в Кольском заливе (рис. 1). Камчатские крабы были собраны в верхней сублиторали, от уреза воды до глубины 30 м, с использованием

водолазного метода (Скарлато и др., 1964; Пропп, 1971), в губе Дальнезеленецкая - в летний период в 2002-2004 гг., в Кольском заливе - в разные сезоны в 2004-2006 гг. Отбор проб бентоса произведен на литорали Кольского залива в разные сезоны с 1999 по 2001 гг., а в сублиторали - с помощью дночерпателя Петерсена (Руководство..., 1983) и учетной рамки в разные сезоны в 2005-2006 гг.



Рис. 1. Районы исследования

Бентосные сборы в губе Дальнезеленецкая в 2002 г. повторяли съемку М.В. Проппа, выполненную в 1960-х годах. Камеральная обработка проб бентоса, выделение сообществ, определение трофической структуры были проведены с использованием общепринятых методик (Воробьев, 1949; Кузнецов, 1980; Руководство..., 1983). Запас зообентоса (b) определен в тоннах для общего и кормового (мелкого) зообентоса по формуле: $b = (\sum m_i S_i) / 10^6$, где m_i - биомасса ($г/м^2$) таксономической группы в i -ом сообществе, S_i - площадь ($м^2$), занимаемая этим донным сообществом в районе исследования. В качестве показателя скорости оборота органического вещества были рассчитаны P/V коэффициенты для некоторых массовых видов двусторчатых моллюсков, полихет и морских ежей из Кольского залива на основе анализа размерно-частотной структуры популяции по одноразовой выборке (Максимович, Погребов, 1986). Всего было обработано 40 литоральных и 106 сублиторальных проб зообентоса, произведен учет мегазообентоса (морские ежи и звезды) на площади более 1000 $м^2$. Видовая идентификация большинства проб зообентоса проведена автором.

Спектр питания молоди крабов был изучен по содержимому их желудков и кишечника. Всего обработано 459 проб (285 - из Кольского залива, 174 - из губы Дальнезеленецкая). Кормовые беспозвоночные были определены, преимущественно, до вида. Для характеристики питания рассчитывалась частота встречаемости кормовых объектов в пищевом комке (процентное соотношение числа пищеварительных трактов с данным

компонентом к общему числу пищеварительных трактов с пищей). Для последующей реконструкции объема суточного выедания корма было подсчитано количество съеденных организмов: морских ежей - по элементам жевательного аппарата, полихет - по передним концам тела, брюхоногих моллюсков - по оперкулума (при наличии в пищевом комке фрагментов раковины), офиур - по фрагментам дисков. Были измерены линейные размеры фрагментов животных: у морских ежей - ширина зубов или толщина панциря, у полихет - диаметр простомиума или перистомиума, у офиур - диаметр диска, у брюхоногих моллюсков - длина оперкулума. Биомасса съеденных беспозвоночных была восстановлена на основе предварительно полученных размерно-весовых зависимостей, для чего потребовалось провести морфометрию не менее 900 животных 7-ми массовых видов. Для восстановления биомассы двустворчатых моллюсков взвешивались осколки раковин. Затем масса осколков умножалась на 20, так как, по экспериментальным данным, масса проглоченных осколков не превышала 5% от сырой массы моллюсков. У слабо переваренных морских звезд взвешивали сохранившиеся фрагменты тела.

Степень перекрытия пищевого спектра краба с составом донных сообществ оценена с помощью индекса перекрытия Пианки. Количественная оценка избирательности питания произведена методом В.С. Ивлева (1977).

Экспериментальное изучение питания молоди *P. camtschaticus* было проведено на базе биологической станции ММБИ в п. Дальние Зеленцы в летний период 2003-2007 гг. Молодь краба содержали в пластиковых ваннах объемом 20-50 л по 2-5 экз. в условиях постоянного протока воды. В качестве корма были использованы живые бентосные беспозвоночные наиболее массовых в прибрежье таксономических групп, всего 28 видов. В опытах крабам предлагали 3 пищевых комплекса, которые включали: 1) полихет, двустворчатых и брюхоногих моллюсков, офиур, морских ежей и звезд, 2) те же группы, за исключением полихет, 3) двустворчатых и брюхоногих моллюсков, морских ежей и звезд. Каждый компонент комплекса давался в избытке, соотношение компонентов в пищевых комплексах всегда было равным по массе. Во время экспериментов были определены: объем суточного выедания корма (потребленная + потерянная пища) - как разница между предложенным и оставшимся живым кормом, потери пищи - прямым взвешиванием остатков, суточный рацион (потребленная пища) - как разница между объемом выедания и потерянной пищей. Отдельно взвешивались фекалии крабов. Учет съеденного и остатков корма производился 1 раз в сутки в одно и то же время. Данные в каждой ванне пересчитывались на 1 особь. По результатам многодневных наблюдений были рассчитаны среднее значение и стандартное отклонение. Всего было проведено 5 серий опытов по изучению суточного рациона и 18 серий экспериментов по определению объема суточного выедания бентоса, каждая продолжительностью 5-16 дней. В 2003 г. на группе

крабов с шириной карапакса 30 мм, получавших однообразный корм (мидий), в течение 26 дней было исследовано влияние колебаний температуры воды (максимальная амплитуда за время наблюдений достигала 11°C) на объем выедания бентоса. Суточную активность питания изучали в течение 3 дней на крабах с шириной карапакса 30 мм, содержащихся в двух ваннах по 5 экземпляров в каждой. В каждой ванне ежедневно отмечали количество крабов, занятых поеданием корма на момент наблюдения. Время прохождения пищи через пищеварительный тракт определяли 1) с помощью кормовых животных-маркеров и 2) скармливая крабам поочередно разные виды кормовых организмов, с последующим просмотром фекальных масс под бинокулярным микроскопом каждые 1-2 часа. Продолжительность опыта составляла 8-10 дней. Избирательность питания в эксперименте была определена методом В.С. Ивлева (1977).

Объем суточного выедания (f) бентоса крабом в естественных условиях был определен по формуле Байкова (Baikov, 1935): $f = 24n/t$, где n - восстановленная сырая биомасса съеденных беспозвоночных, г; t - время прохождения пищи по пищеварительному тракту (экспериментальные данные), в часах. Было принято, что в зимний период t увеличивается в 1.5 раза, по сравнению с летним периодом. Величина годового выедания бентоса (F) рассчитана для различных размерных групп молоди краба по формуле:

$$F = \frac{340fvN}{100},$$

где 340 - ориентировочное количество дней в году, в течение которых крабы питаются; f - объем суточного выедания беспозвоночных данной группы бентоса, г; v - частота встречаемости данной группы бентоса в питании краба конкретной размерной группы, %; N - численность конкретной размерной группы, экз.

Для исследования трофических взаимоотношений молоди камчатского краба с рыбами-бентофагами и другими донными беспозвоночными проанализировано питание 36 особей трески, 23 - сайды, 10 - ликши, по 3 - золотистого окуня и европейского керчака, а также 13 особей крабоида *Lithodes majus*. Степень перекрытия пищевых спектров молоди краба и рыб и *L. majus* оценена с помощью индекса перекрытия Пианки.

Глава 4. Распределение и размерно-возрастная структура молоди камчатского краба

Распределение молоди камчатского краба в районах исследования существенно различалось. В Кольском заливе неполовозрелые крабы образовывали более плотные скопления, чем в губе Дальнезеленецкая. Среднегодовая плотность поселения крабов на исследуемой акватории залива в 2006 г. составила 2 экз./100 м², однако из-за значительной протяженности

района исследования распределение плотности было неравномерным. В направлении от открытой части к куту залива она постепенно снижалась с 5.50 до 0.04 экз./100 м². В 2006 г. на исследованной акватории численность неполовозрелых крабов с шириной карапакса более 20 мм составляла, в среднем, в 80 тыс. особей, в течение года она варьировала от 30 тыс. до 200 тыс. особей. Поселения *P. camtschaticus* были сосредоточены в мелководной зоне, от нижнего горизонта литорали (в прилив) до глубины 26 м.

В губе Дальнезеленецкая в 2002-2004 гг. средняя плотность поселения ориентировочно составила 0.05-0.10 экз./100 м², а минимальная численность крабов была оценена в 1100-2600 экз. (Бритаев и др., 2006). В связи с активной миграцией молоди краба в пределах небольшой губы в распространении неполовозрелых особей не было выявлено каких-либо особенностей.

Размерный состав неполовозрелых камчатских крабов в районах исследования варьировал, что связано с нерегулярным пополнением молоди. В Кольском заливе в 2004 г. наиболее многочисленными были особи с шириной карапакса 50-70 мм, в 2005 г. - 40-60 мм, в 2006 г. - 20-40 мм. В целом, здесь обитали все размерные классы молоди краба: от сеголеток с шириной карапакса 3 мм до подростков с шириной карапакса 115 мм. В губе Дальнезеленецкая в 2002 г. по численности доминировали особи с шириной карапакса 50-70 мм, в 2003 г. - 20-40 мм, в 2004 г. - 40-70 мм. Крабы с шириной карапакса более 70 мм встречались здесь редко.

Полученная информация о плотности поселений неполовозрелых *P. camtschaticus* имеют сходство с литературными данными. Близкие цифры приводятся как для Кольского залива, так и для губы Дальнезеленецкая - 5 экз./100 м² и 0.15 экз./100 м² соответственно (Соколов, Милютин, 2006). Обилие молоди на Западном Мурмане обусловлено концентрацией здесь основного репродуктивного потенциала популяции камчатского краба (Герасимова и др., 1996; Соколов, Милютин, 2006). Численность молоди краба существенно варьирует, так как на нее влияют различные факторы (гидрологические условия, обеспеченность пищей, плодовитость взрослых самок и др.).

Глава 5. Донные сообщества

5.1. Особенности распределения сообществ мягких и твердых грунтов

В Кольском заливе большая часть мелководья занята мягкими илисто-песчаными грунтами, на которых широко распространено сообщество полихеты *Laonice cirrata* (до 90% площади мягкого субстрата) с биомассой 40 г/м². Видовое обилие, плотность поселения, агрегированность и биомасса зообентоса на мягких грунтах были наибольшими на глубине 7-11 м, а с увеличением глубины эти показатели снижались. Отмечено резкое уменьшение этих показателей, особенно биомассы бентоса, в направлении от кута к открытой части залива. Выявленное снижение обилия зообентоса на

мягких грунтах не связано с антропогенным загрязнением, уровень которого в исследуемых районах стабильный и незначительный (Кольский залив..., 1997; Юрьева, 2005). Более достоверна корреляция ($r = -0.922$) среднегодовой биомассы бентоса со среднегодовой плотностью поселения молодых крабов (рис. 2). В районе с плотностью поселения неполовозрелых крабов 2-5 экз./100 м² выявлено нарушение трофической структуры сообщества, выраженное в доминировании по биомассе плотоядных донных беспозвоночных.

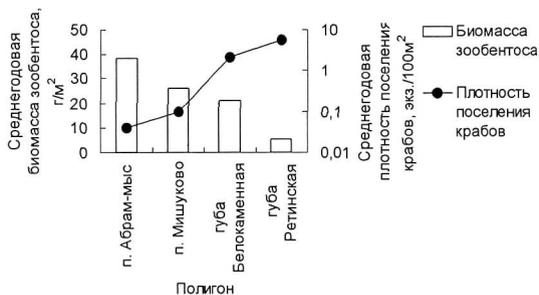


Рис. 2. Изменение плотности поселения молодежи камчатского краба и биомассы бентоса в сообществе *Laonice cirrata* от кутовой части к устью Кольского залива (2005-2006 гг.)

Площадь смешанных и твердых грунтов на обследованной акватории, в целом, невелика, однако в направлении от кута к открытой части залива она постепенно увеличивается. На смешанных грунтах развит биоценоз *Balanus crenatus* с биомассой 80 г/м². На твердом субстрате распространены: сообщество красной водоросли *Phycodris rubens*, представленное двумя комплексами (*Phycodris rubens*+*Mytilus edulis* и *Phycodris rubens*+*Pomatoceros triqueter* со сходной биомассой зообентоса - 65-67 г/м²), и сообщество бурых водорослей *Laminaria saccharina*+*Alaria esculenta* с биомассой зообентоса 210 г/м². В нижнем горизонте литорали распространены сообщества *Mytilus edulis*, *Macoma balthica* и *Fucus vesiculosus*+*Ascophyllum nodosum*+*M. edulis* с биомассой зообентоса 280-690 г/м². Донные сообщества верхней сублиторали Кольского залива сформированы видами бореального и бореально-арктического происхождения.

В губе Дальнезеленецкая на мягких грунтах развито сообщество *Macoma calcarea* с биомассой бентоса, в среднем, 48 г/м² (Ржавский и др., 2006). На твердых грунтах распространены сообщества бурой водоросли *Laminaria digitata* (биомасса зообентоса 2130 г/м²), известковых водорослей и морских ежей (*Lithothamnion sp.*+*Strongylocentrotus droebachiensis* с биомассой зообентоса 3580 г/м²), а также усонюгих раков *Balanus balanus* (810 г/м²). На твердых грунтах максимальные значения биомассы бентоса

наблюдались в самых верхних отделах верхней сублиторали (до 10 м), с увеличением глубины они снижались. Донные сообщества губы Дальнезеленецкая также были сформированы преимущественно бореальными и бореально-арктическими видами.

5.2. Запас макрозообентоса

На исследуемой площади дна Кольского залива, составляющей 9.35 млн. м², запас зообентоса ориентировочно был оценен в 900 т., запас мелкого зообентоса (без крупных морских ежей и звезд) - 570 т. На исследуемой акватории губы Дальнезеленецкая, на площади около 1.1 млн. м², общий запас зообентоса составлял 2300 т., более половины его приходилось на крупных морских ежей. Запас только мелкого кормового бентоса был в 5 раз меньше (430 т). Так как исследуемые акватории различались по размерам, запас зообентоса был приведен к одинаковой площади дна. В результате оказалось, что в губе Дальнезеленецкая он был, в среднем, в 20 раз больше, чем в Кольском заливе.

Повсеместно основу запаса составляли двустворчатые моллюски и морские ежи. В губе Дальнезеленецкая, как и в Кольском заливе, крайне незначительны запасы брюхоногих моллюсков, а офиур и панцирных моллюсков - выше.

5.3. Скорость оборота биомассы массовых видов беспозвоночных

Анализ размерно-возрастной структуры поселений массовых видов макробентоса, используемых в пищу молодью краба, таких как полихет *Pectinaria hyperborea* и двустворчатых моллюсков *Macoma calcarea* и *Parvicardium pinnulatum*, выявил значительную долю сеголеток - 80-95% от общей численности особей. Получены данные о растянутых сроках размножения этих видов. Эти особенности биологии полихет и моллюсков свидетельствуют о высокой скорости оборота органического вещества на мелководьях. Поселения полихет *P. hyperborea* за год увеличивают биомассу более чем в 4 раза ($P/B=4.7$), моллюсков *M. calcarea* - более чем в 3 раза ($P/B=3.7$) и *P. pinnulatum* - более чем в 2 раза ($P/B=2.5$). В поселении морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis*, без учета сеголеток, не охваченных количественными сборами, за год происходит полный оборот биомассы ($P/B=1.0$).

Обилие молодежи отмечено в поселениях и других массовых видов беспозвоночных, служащих кормом молодежи камчатского краба: брюхоногих моллюсков *p. Margarites*, *Epheria vincta*, двустворчатых моллюсков *Hiatella arctica*, *p. Heteranomia*, *Ciliatocardium ciliatum* и др.

Таким образом, в губе Дальнезеленецкая на твердых грунтах выше биоразнообразие и биомасса бентоса, которая в 20 раз больше, чем в сходных сообществах твердых грунтов Кольского залива. Более низкие показатели обилия бентоса твердых грунтов на обследованной акватории залива, вероятно, являются следствием эффекта изоляции расстоянием от моря (Дерюгин, 1915; Семенов, 1988). На мягких грунтах в районах исследования биомасса бентоса довольно сходная. Разные участки Кольского залива оказались неравнозначными по обилию бентоса. В направлении от кута к открытой части залива на мягких грунтах биомасса бентоса снижалась, в этом же направлении увеличивалась плотность поселения молоди камчатского краба и их трофическая активность. Наиболее значительное изменение структуры бентоса мягких грунтов произошло в местах с наибольшей численностью молоди краба. Основу запаса бентоса на обследованных акваториях губы Дальнезеленецкая и Кольского залива формируют двустворчатые моллюски и морские ежи. Повсеместно в поселениях массовых видов беспозвоночных велика доля молоди, что обеспечивает быстрый оборот органического вещества на мелководьях.

Глава 6. Особенности питания молоди камчатского краба

6.1. Питание молоди камчатского краба в естественной среде обитания

6.1.1. Пищевой спектр и избирательность питания молоди краба в разных сообществах. Спектр питания молодых крабов зависел как от района исследования, так и структуры сообщества, в котором они кормились. В Кольском заливе пищевой спектр включал различные виды свободноживущих и прикрепленных фораминифер, 48 таксонов донных беспозвоночных эпи- и инфавны (из них 38 идентифицировано до видового ранга), а также рыбу. В целом, из беспозвоночных молодые камчатские крабы наиболее часто потребляли двустворчатых (частота встречаемости 82%) и брюхоногих моллюсков (55%), полихет (53%), иглокожих (44%) и ракообразных (35%). Частота встречаемости рыбы не превышала 6%. Несмотря на достаточно широкий пищевой спектр, в каждом сообществе Кольского залива наиболее важную роль в питании крабов играли всего несколько массовых видов беспозвоночных.

В сообществе *Laonice cirrata* откармливались все размерные группы крабов. Их рацион состоял из полихет (частота встречаемости 58%), двустворчатых моллюсков (35%), морских звезд (35%), морских ежей (24%), брюхоногих моллюсков (12%), офиур (4%), всего не менее 16 видов преимущественно инфавных беспозвоночных. По частоте встречаемости доминировали полихеты *Pectinaria hyperborea* (37%) и морские звезды *Asterias rubens* (35%). Морские ежи *Strongylocentrotus droebachiensis*, двустворчатые моллюски *Parvicardium pinnulatum* и полихеты *Alitta virens*

потреблялись молодыми крабами с частотой 23%, двустворчатые моллюски *Ciliatocardium ciliatum* - с частотой 14%. Встречаемость других двустворчатых и брюхоногих моллюсков, а также офиур *Ophiura robusta*, не превышала 1-4%.

В комплексе *Phycodris rubens*+*Pomatoceros triqueter* обычно кормились особи с шириной карапакса 20-40 мм. Здесь в их рацион входили двустворчатые (частота встречаемости 70%) и брюхоногие моллюски (62%), хитоны (46%), ракообразные (46%), фораминиферы (30%) и морские ежи (8%), всего не менее 16 видов беспозвоночных. Наиболее часто крабы питались молодью двустворчатого моллюска *Heteranomia squamula* (46%) и панцирными моллюсками из сем. Tonicellidae и *Stenosemus albus* (45%). Часто поедались ими также брюхоногие моллюски *Onoba aculeus* (31%), молодь усонюгих раков *Balanus balanus* (23%) и фораминиферы-обрастатели (30%).

В комплексе *Phycodris rubens*+*Mytilus edulis* на вертикальных стенах пирсов молодь *P. camtschaticus* с шириной карапакса 20-50 мм питалась двустворчатыми (частота встречаемости 74%) и брюхоногими моллюсками (54%), ракообразными (25%), полихетами (21%), морскими ежами (19%), звездами (13%), фораминиферами (6%), гидроидами (4%), всего не менее 22 видов донных беспозвоночных. Наиболее часто крабы поедали моллюсков *Mytilus edulis* (68%) и *Hiatella arctica* (28%), *Littorina spp.* (51%), молодь морского ежа *S. droebachiensis* (19%), усонюгих раков *Balanus crenatus* (17%).

В сообществе ламинариевых водорослей и примыкающих к нему биоценозах нижнего горизонта литорали откармливались различные возрастные группы молоди краба. Здесь основу их питания составляли двустворчатые моллюски (частота встречаемости 90%), брюхоногие моллюски (63%), ракообразные (43%), полихеты (26%), фораминиферы (7%) и хитоны (3%), всего не менее 42 видов. По частоте встречаемости доминировали моллюски *Mytilus edulis* (77%) и *Hiatella arctica* (26%), *Littorina spp.* (43%), усонюгие раки *B. crenatus* (32%). Встречаемость в рационе крабов прочих представителей зообентоса варьировала в пределах 0.8-10.0%.

В губе Дальнезеленецкая пищевой спектр молоди камчатского краба, вследствие более высокой частоты встречаемости беспозвоночных в донных сообществах, был в 2 раза шире, чем в Кольском заливе, и насчитывал 79 видов беспозвоночных. Максимальное разнообразие пищевого спектра отмечено на мягком грунте в сообществе *Macoma calcarea*. Основу откорма молоди краба в сообществах губы составляли двустворчатые (частота встречаемости 69%) и брюхоногие моллюски (66%), а также офиуры (46%). Как и в Кольском заливе, несколько массовых видов донных беспозвоночных потреблялись крабами наиболее часто по сравнению с другими кормовыми объектами.

Особь с шириной карапакса 20-40 мм обычно питались на вертикальных скалах или валуннике в сообществе *Balanus balanus*. Здесь основным кормом служили двустворчатые моллюски (частота встречаемости 93%), ракообразные (66%), брюхоногие моллюски (60%) и иглокожие (50%), всего не менее 42 видов беспозвоночных. Как всегда, выделялось несколько видов, наиболее часто

поедаемых крабами. Из двустворчатых моллюсков это, прежде всего, молодь *Mytilus edulis* (частота встречаемости 71%), *Hiatella arctica* (64%), *Heteranomia squamula* (38%) и *Musculus discors* (30%), из ракообразных - *Verruca stroemia* (43%), из иглокожих - *Ophiopholis aculeata* (38%), из брюхоногих моллюсков - *Margarites groenlandicus groenlandicus* (30%). Часто в пищевых комках молодых крабов присутствовали в небольшом количестве фораминиферы-обработатели (70%) и водоросли, преимущественно, *Ptylota plumosa* (70%).

В сообществе ламинариевых и литотамниевых водорослей, а также на сносах талломов ламинариевых водорослей, питание крабов с шириной карапакса 15-90 мм было разнообразнее в видовом отношении. Его основу составляли брюхоногие (частота встречаемости 60%) и двустворчатые моллюски (51%), офиуры (43%) и ракообразные (25%), всего не менее 44 видов беспозвоночных. Наиболее часто крабы потребляли офиур *Ophiopholis aculeata* (частота встречаемости 39%), молодь *Mytilus edulis* (35%), фораминифер (27%), моллюсков *Margarites helicinus* и *M. groenlandicus groenlandicus* (по 23%).

Еще более разнообразным пищевой спектр был на мягком грунте. Здесь основу рациона крабов с шириной карапакса 20-70 мм составляло значительное количество видов инфаунных двустворчатых моллюсков (частота встречаемости 91%), полихет (82%) и брюхоногих моллюсков (74%), всего не менее 54 видов. На мягком грунте молодь камчатского краба чаще всех потребляла полихет *Pectinaria hyperborea* и *P. granulata* (частота встречаемости 67%), брюхоногого моллюска *Onoba aculeus* (53%), двустворчатых моллюсков *Crenella decussata* (53%), *Leionucula bellotii* (46%), *Parvicardium pinnulatum* (40%) и *Ciliatocardium ciliatum* (34%).

Неполовозрелые крабы, таким образом, демонстрировали такую же пищевую стратегию, как и взрослые особи *P. camtschaticus*, у которых в рационе обычно доминировал один или несколько кормовых объектов, видовой состав которых зависел от района обитания (Jewett, Feder, 1982).

В губе Дальнезеленецкая спектр питания крабов на твердых грунтах несколько сильнее перекрывался с составом бентоса, чем в Кольском заливе. Так, в губе сходство пищевого спектра крабов с составом сообществ составляло 0.54-0.59, а в Кольском заливе оно варьировало в более широких пределах - от 0.38 до 0.50. На мягких грунтах в губе Дальнезеленецкая и в Кольском заливе степень перекрывания спектра питания с составом бентоса была сходной (0.35-0.39).

Зеленые, красные и бурые водоросли встречались в пищевых спектрах у 22% крабов из Кольского залива и у 60% из губы Дальнезеленецкая и иногда доминировали в пищевых комках по массе. Однако их роль в питании камчатского краба не определена, т.к. свидетельств переваривания водорослей в пищеварительном тракте крабов не получено. Нередко на съеденных крабами фрагментах макрофитов обнаруживались прикрепленные животные -

полихеты-спирорбиды, фораминиферы, мшанки, что, вероятно, и являлось причиной поедания крабами водорослей.

Помимо животных и растительных объектов, в состав пищевых комков молодых *P. camtschaticus* входили песок, ил, детрит. Почти у половины крабов из Кольского залива и у 11% крабов из губы Дальнезеленецкая в желудках были найдены остатки рыболовных сетей, лесок, ниток и пр. Они представляли собой плотно сбитый клубок, занимающий от 10 до 60% объема кардиального отдела желудка, и, несомненно, ухудшали качество питания крабов, так как у неполовозрелых особей, в отличие от взрослых, выведения мусора с фекалиями не отмечено.

Избирательность в питании в природе у молодых крабов, как и у многих гидробионтов, зависит, прежде всего, от доступности жертв. Крабы небольших размеров, как правило, проявляли положительную избирательность в отношении доступных им мелких моллюсков, полихет и обитающих на поверхности грунта редких морских звезд. По мере роста *P. camtschaticus* избираемость этих объектов, за исключением морских звезд, снижалась. В отношении морских ежей, образующих разреженные поселения на грунте, положительную избирательность проявляли более крупные особи краба.

6.1.2. Возрастная динамика питания молодежи краба. В онтогенезе камчатского краба ассортимент поедаемого корма расширялся. В губе Дальнезеленецкая по мере роста крабов число видов беспозвоночных в пищевом комке одного краба постепенно увеличивалось с 4.9 видов у годовиков до 8.7 видов у трехлетних особей. В Кольском заливе число кормовых видов увеличивалось с 3.3 (годовики) до 4.7 (четырёхлетние), а затем уменьшалось до 3.6 у пятилетних крабов. Это снижение - следствие недостатка кормовых беспозвоночных более крупного размера. Несоизмеримость размеров жертв и краба сказывалась и на частоте поедания корма. По мере роста крабы практически переставали питаться мелкими организмами (например, фораминиферами, мелкими офиурами) и начинали чаще поедать более крупных беспозвоночных. Увеличивалось потребление мертвой рыбы и отходов рыбного промысла как дополнительного источника белковой пищи. Частота потребления полихет, двусторчатых и брюхоногих моллюсков в Кольском заливе с возрастом крабов существенно не менялась. В губе Дальнезеленецкая по мере роста *P. camtschaticus* частота встречаемости в рационе этих объектов, а также морских ежей, асцидий и рыбы увеличивалась, офиур - оставалась постоянной, а фораминифер, гидроидов, ракообразных и мшанок - уменьшалась.

Полученные данные по питанию молодых *P. camtschaticus* в природе свидетельствуют, что их рацион варьирует в различных донных сообществах, а его основу составляет небольшое число массовых видов, потребляемых крабами чаще и в большем количестве по сравнению с другими донными беспозвоночными. Набор этих видов меняется в зависимости от состава конкретного сообщества. В целом, в сообществах мягких грунтов основу

питания крабов составляют двусторчатые моллюски и полихеты, на твердых грунтах - двусторчатые и брюхоногие моллюски, ракообразные, иглокожие и хитоны. По мере роста неполовозрелых крабов в их рационе происходят изменения, которые способствуют снижению пищевой конкуренции среди особей разного размера и позволяют более полно использовать имеющуюся кормовую базу.

6.2. Особенности питания молоди камчатского краба в аквариальных условиях

6.2.1. Выедание и потребление бентоса. Объем суточного выедания бентоса молодью *P. camtschaticus* с шириной карапакса 20 и 40 мм составил соответственно 14.0 и 19.6% от массы тела, 45 и 55 мм - 9.4 и 9.7%, 70 и 80 мм - 8.0 и 8.2%. По мере роста крабов абсолютные значения объема выедания закономерно возрастали от 0.7 до 24.0 г/экз. (рис. 3).

Зависимости объема суточного выедания бентоса (f) от ширины карапакса (CW) и массы тела (m) краба выражались степенными уравнениями регрессии: $f=0.0011CW^{2.2761}$ ($R^2=0.936$); $f=0.2878m^{0.775}$ ($R^2=0.943$).

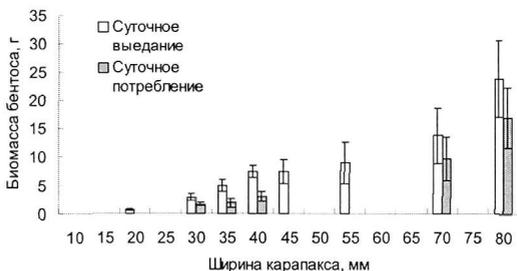


Рис. 3. Зависимость величины выедания и потребления бентоса молодью камчатского краба от размера особей. Указано стандартное отклонение

В опыте объем суточного потребления бентоса, или суточный рацион (r), у крабов с шириной карапакса 30 и 40 мм составил 7% и 9% от массы тела соответственно, с шириной карапакса 70 и 80 мм - 6%. По мере роста крабов суточное потребление корма увеличивалось от 1.9 до 16.8 г (рис. 3). Зависимости между суточным рационом и размером краба или массой тела описывались степенными уравнениями регрессии: $r=0.0005CW^{2.351}$ ($R^2=0.988$); $r=0.144m^{0.8081}$ ($R^2=0.986$).

В опыте объем выедания бентоса превосходил суточный рацион в 1.3-2 раза из-за неполного съедания корма (рис. 3). Все крабы избирательно выедали мягкие ткани у двусторчатых и брюхоногих моллюсков, а также у морских

ежей, отбрасывая твердые части (куски раковин или панцирей). У особей с шириной карапакса 35-40 мм потери составляли около 50-60% от массы уничтоженного корма, так как крабы небольшого размера чаще травмировали и не доедали кормовых беспозвоночных. По мере роста крабов потери корма снижались. Особи с шириной карапакса 70-80 мм полностью или с минимальными потерями съедали таких животных, как полихеты, морские звезды, мелкие морские ежи, офиуры. Потери у них составляли, в среднем, 25% от объема суточного выедания кормовых объектов.

6.2.2. Избирательность в питании. Во время экспериментов было установлено, что, помимо наблюдаемой в природе выборочности питания в отношении доступности и размера корма, молодь камчатского краба проявляла избирательность в зависимости от качества кормовых объектов. Так, положительную избирательность крабы всех возрастов проявляли в отношении офиур (показатель селективности $E = 0.1 - 0.4$). В отношении двустворчатых и брюхоногих моллюсков и, в меньшей мере, полихет характер селективности оказался неустойчивым. В отношении морских ежей и звезд неполовозрелые крабы демонстрировали отрицательную избирательность ($E = -0.2 - -1$).

На избирательность питания молоди камчатского краба мог иногда влиять состав кормовой базы. Так, при исключении из рациона полихет селективность крабов существенно не изменялась, а при исключении офиур у крабов несколько снижалась отрицательная избирательность других источников кальция - морских ежей и звезд ($E = -0.2 - -0.7$).

6.2.3. Суточная активность крабов. Наблюдения за суточной активностью крабов были проведены в период полярного дня. Они не выявили синхронизации периодов покоя и активности, однако было замечено, что ночью крабы питались в 2-3 раза чаще, чем днем. По литературным данным, в тихоокеанском регионе при нормальном чередовании светлого и темного времени суток у молодых крабов 2-4 летнего возраста наблюдались более четкие суточные ритмы питания. Пик активности приходился на ночное время, а днем молодь обычно держалась в скоплениях и, предположительно, не питалась (Павлов, 2003). Таким образом, на мелководьях Баренцева моря в период полярного дня суточные ритмы питания молоди краба выражены менее четко, чем в условиях с нормальным чередованием дня и ночи.

6.2.4. Скорость прохождения пищи по пищеварительному тракту краба. Определение скорости продвижения пищи по пищеварительному тракту краба необходимо при расчетах суточных рационов и объема выедания корма в естественной среде обитания. Было установлено, что у регулярно питающейся молоди камчатского краба при температуре воды 8-13°C переваривание пищи занимало несколько часов. Так, у крабов с шириной карапакса 30-35 мм при регулярном питании и температуре воды 11-13°C разовая порция корма в массе эвакуировалась из кишечника, в среднем, через 3-4 ч. В отдельных случаях офиура *Ophiopholis aculeata* начинала выводиться из кишечника краба через 1.5-3.0 ч после поедания. У особей с шириной карапакса 80 мм корм-маркер выводился

из организма через 10-11 ч. Предварительное голодание опытных животных в течение 1-3 дней приводило к увеличению времени нахождения пищи в пищеварительном тракте крабов этих размеров до суток и более. Стабилизация режима питания происходила в течение первых 2-4 дней.

Бентос побережья Мурмана достаточно продуктивен, и молодь камчатского краба, обитающая на мелководьях, не испытывает недостатка корма, поэтому экспериментальные данные по скорости продвижения пищи по пищеварительному тракту допустимо экстраполировать на естественную среду обитания. В дальнейших расчетах объема суточного выедания было принято, что у особей с шириной карапакса 20-30 мм содержимое желудочно-кишечного тракта полностью заменяется новой порцией примерно за 4 ч, с шириной карапакса 40-60 мм - за 6-8 ч, с шириной карапакса 70-90 мм - за 10-12 ч.

Обобщая результаты экспериментов, можно отметить, что трофическая активность у молоди камчатского краба потенциально высокая. Она обусловлена рядом биологических особенностей этого вида: многократным питанием в течение суток, значительным количеством теряемого корма, продвижением пищи по пищеварительному тракту за 4-12 ч. Неполовозрелым крабам свойственна избирательность в питании, зависящая и от пищевого качества корма. В онтогенезе камчатского краба происходит как смена пищевых предпочтений, так и повышение эффективности использования пищи, сопровождающейся уменьшением количества теряемого корма. Неполовозрелые крабы проявляют достаточную трофическую пластичность, позволяющую им адаптироваться к различным изменениям кормовой базы.

6.3. Объем выедания бентоса в естественной среде

6.3.1. Объем суточного выедания бентоса. При реконструкции объема выедания крабом бентоса в естественных условиях были восстановлены количество и биомасса массовых видов полихет, брюхоногих и двустворчатых моллюсков, офиур, ежей, звезд. Неучтенными остались некоторые виды полихет, ракообразных, двустворчатых моллюсков, асцидий, а также все фораминиферы, гидроиды, мшанки и рыба, что делает результаты реконструкции несколько заниженными. Тем не менее, полученные данные (рис. 4) дают представление об объеме суточного выедания бентоса у разных размерных групп крабов. В целом, выедание варьировало от 6 до 20% от массы тела краба, в зависимости от размеров. Однако связь выедания с размерами - не линейная (рис. 4). В естественной среде на объем суточного выедания бентоса молодью камчатского краба влиял размер кормовых животных. Дефицит в природе мелких донных беспозвоночных приводил к увеличению объема выедания бентоса (рис. 4). Так, в Кольском заливе потребление крабами крупных кормовых объектов, например, морских ежей промыслового размера, способствовало увеличению реального суточного выедания в 2 и

более раз по сравнению с экспериментальными данными. Объем суточного выедания у особей с шириной карапакса более 80 мм достигал 140-150 г.

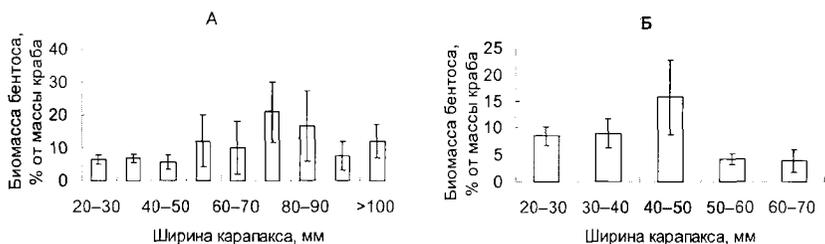


Рис. 4. Объем суточного выедания бентоса молодью камчатского краба в естественной среде по данным реконструкции (в % от массы тела).

А - Кольский залив, Б - губа Дальнезеленецкая. Указан размер ошибки средней

6.3.2. Годовое выедание бентоса. В 2006 г. выедание мелкого зообентоса молодью камчатского краба на обследованной акватории Кольского залива было оценено в 20% от его биомассы. Вместе с подвижными и крупными морскими ежами и звездами годовое выедание ориентировочно достигало 40% от известного суммарного запаса бентоса. Из-за неравномерного распределения плотности крабов по Кольскому заливу, на севере исследуемой акватории с 1 м² за год выедалось донных беспозвоночных более чем в 100 раз больше, чем на юге (рис. 5). Следовательно, в южной части залива нагрузка со стороны краба на бентос была практически неощутима, а в среднем колене (особенно на границе между средним и северным коленами) - значительна, несмотря на достаточно высокую скорость возобновления биомассы массовых видов. В губе Дальнезеленецкая годовое выедание бентоса молодью камчатского краба было ориентировочно оценено в 0.2-0.7% от запаса кормового бентоса.

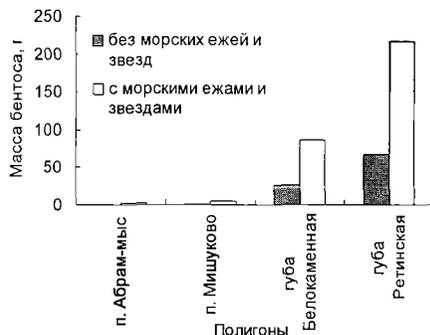


Рис. 5. Изменение объема годового выедания бентоса с 1 м² молодью камчатского краба от кута к устью Кольского залива (2006 г.)

Выедание разных таксономических групп зообентоса происходило неравномерно как в абсолютном выражении, так и относительно их запаса (рис. 6). В Кольском заливе молодь камчатского краба в большей степени уничтожала двустворчатых моллюсков и морских ежей, а кормовую базу полихет, ракообразных и морских звезд использовала сравнительно слабо. В губе Дальнезеленецкая крабы в большей степени выедали ракообразных, двустворчатых, брюхоногих моллюсков и офиур, в меньшей - полихет, морских ежей и звезд. В обоих районах исследования наиболее сильно относительно своего запаса выедались брюхоногие моллюски.

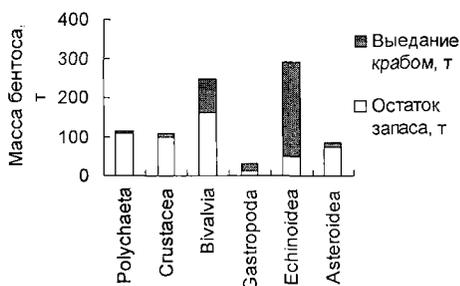


Рис. 6. Степень выедания основных групп зообентоса относительно их запаса (Кольский залив)

Таким образом, объем бентоса, выедаемого молодь камчатского краба в районах исследования, существенно различался. В губе Дальнезеленецкая, благодаря низкой плотности поселения неполовозрелых крабов и высокой биомассе зообентоса в донных сообществах твердых грунтов, выедание бентоса было практически не ощутимо. В Кольском заливе уничтожение крабами населения донной фауны беспозвоночных происходило очень неравномерно. На участках дна со среднегодовой плотностью поселения крабов около 5 экз./100 м² годовое выедание бентоса было соизмеримо с его запасом. В связи с этим можно предположить, что поселения молоди краба с такой среднегодовой плотностью способны подорвать собственную и рыбную кормовую базу в донных сообществах с невысокой биомассой бентоса. Такие сообщества в прибрежье Баренцева моря распространены преимущественно на мягких грунтах.

6.4. Избыточность питания

В природе явление избыточности питания распространено у многих гидробионтов (черви, ракообразные, двустворчатые моллюски, рыбы) в условиях изобилия пищи. При этом суточные рационы возрастают, а усвояемость пищи резко снижается. Во время исследования питания неполовозрелых крабов из Кольского залива и губы Дальнезеленецкая у части

особей (10%) было обнаружено неполное переваривание пищи. Это выразалось в отсутствии у них признаков переваривания мягких тканей жертв в заднем отделе кишечника. Отсутствие деструкции мягких тканей наиболее хорошо было заметно у морских звезд и офиур. Избыточное питание наблюдалось и в эксперименте при содержании крабов в условиях доступности корма. В фекальных массах были обнаружены не только слабо переваренные офиуры и морские звезды, но и не переваренные мягкие ткани двустворчатых и брюхоногих моллюсков.

Избыточность питания, отмеченная у части молодых камчатских крабов в природе, свидетельствует об их хорошей обеспеченности кормом. Кроме того, она означает, что в местах с богатой кормовой базой камчатские крабы будут истреблять бентос интенсивнее. Выделение в окружающую среду большого количества слабо переваренных остатков по иному ставит вопрос о роли крабов в круговороте биогенов и о создании благоприятных условий для деструкторов органического вещества.

Глава 6.5. Трофические взаимоотношения молоди камчатского краба с рыбами-бентофагами и беспозвоночными

Проведенные нами исследования пищевых спектров таких рыб, как треска, сайда, пикша, золотистый окунь и европейский керчак из тех же районов выявили некоторое перекрывание их рационов с молодью камчатского краба. Наибольшее сходство пищевого спектра (0.38) наблюдалось у краба и пикши. Совпадал и размерно-возрастной состав жертв: пикша также потребляла мелкие формы или молодь моллюсков, офиур и морских ежей. Общими пищевыми объектами для сайды и краба были полихеты, мелкие двустворчатые и брюхоногие моллюски (сходство пищевого спектра 0.23). Встречаемость полихет оказалась выше у рыб длиной 20-30 см, а двустворчатых и брюхоногих моллюсков - у более мелких рыб. С золотистым окунем и европейским керчаком пищевая конкуренция у неполовозрелых крабов возможна из-за полихет и брюхоногих моллюсков, с треской - из-за полихет и офиур (сходство пищевого спектра 0.11), причем более мелкие рыбы (менее 20 см) потребляли полихет чаще, чем более крупные. Другим предпочитаемым крабами кормом - офиурами - чаще питались крупные особи трески.

Значительное сходство пищевого спектра (0.50) обнаружено у молоди краба с местным крабобидом *Lithodes majus*. Важную роль в питании *L. majus* играют практически те же группы зообентоса, что и у камчатского краба: брюхоногие моллюски (58%), иглокожие (58%), двустворчатые моллюски (частота встречаемости 42%), ракообразные (33%), панцирные моллюски (16%). Реже потреблялись полихеты (8%), чаще - гидроида (17%).

По литературным данным, пищевая конкуренция возможна у ранней молоди камчатского краба с обитающими в тех же биотопах крабами рода *Huys*, раками-отшельниками, креветками семейств Hippolitidae и Crangonidae (Матюшкин, 2003). Конкуренция возможна также с морской камбалой из-за двустворчатых, брюхоногих моллюсков и полихет (Булычева, 1948; Ковцов,

1986), молодью камбалы-ерша - из-за полихет, двустворчатых моллюсков, офиур (Берестовский и др., 1997), полосатой зубаткой - из-за иглокожих, моллюсков и ракообразных (Барсуков, Шевелев, 1986).

Сами неполовозрелые крабы могут стать жертвами тресковых рыб, у которых различные ракообразные играют важную роль в питании. Однако уровень хищничества рыб зависит, видимо, не только от количества *P. camtschaticus* доступного размера, но и от личочных циклов молоди краба. Во время массовых линек потребление перелинявшей молоди с мягким панцирем на короткий срок резко возрастало, иногда до 100%, особенно во внутренних частях губ. Таких крабов даже крупного размера (с шириной карапакса 50-60 мм) способны разрывать стаи тресковой молоди длиной 20-30 см (Е.Г. Берестовский, личное сообщение). Когда массовая линька заканчивается, неполовозрелые *P. camtschaticus* практически исчезают из рациона молоди рыб. У крупной трески питание неполовозрелыми камчатскими крабами может быть более регулярным. Так, у рыб длиной более 40-50 см, пойманных у входа в губу Дальнезеленецкая (август 2006 г.), частота встречаемости молоди краба с шириной карапакса 9-12 мм была около 50%. Однако крупные особи трески обычно не заходят во внутренние части губ и заливов.

Из литературных источников известно, что в Баренцевом море планктонные личинки камчатского краба неоднократно отмечались в рационе сайды с частотой 0.4-3.8% (Долгов, 2002). Фрагменты молоди камчатского краба иногда находили также в желудках полосатой зубатки *Anarhichas lupus* и звездчатого ската *Raja radiata* (Герасимова, Кочанов, 1997; Герасимова, Кузьмин, 1994; Кузьмин, Гудимова, 2002).

Таким образом, наибольшего обострения конкурентных отношений молоди краба с бентосоядными рыбами можно ожидать в верхней сублиторали и нижней литорали северной части Кольского залива. Здесь, при высокой численности молоди краба и интенсивном выедании бентоса, неполовозрелые *P. camtschaticus* могут занять трофическую нишу местных рыб. В губе Дальнезеленецкая, где поселения неполовозрелых крабов более разреженные, пищевая конкуренция между ними и другими бентофагами выражена слабее. Сама молодь *P. camtschaticus* также оказалась включенной в трофические цепи рыб-бентофагов. Однако есть основания предполагать, что в прибрежье выедание молоди камчатского краба все же незначительно, вследствие сезонных миграций рыб и непостоянного питания бентосом основных потребителей крабов (трески).

Глава 7. Влияние основных гидрологических факторов на распределение и питание молоди камчатского краба

Из абиотических факторов наибольшее влияние на распределение и пищевую активность крабов могут оказывать соленость и температура воды. В Кольском заливе распресненные поверхностные воды ограничивают вертикальное распределение молоди камчатского краба только в южной части исследуемой акватории, куда впадают две реки. Здесь крабы никогда не

встречались на глубине менее 5-7 м и, поэтому, не могли использовать кормовую базу продуктивных сообществ нижней литорали и верхнего горизонта сублиторали. Периодически, во время речных паводков, толщина верхнего распресненного слоя воды увеличивалась с 1-2 м до 3-4 м и в северной части исследуемой акватории. Постепенное уменьшение плотности поселения неполовозрелых камчатских крабов от открытой части залива к куту не связано ни с соленостью, ни с температурой, а объясняется двумя другими факторами: снижением в этом направлении доли твердых субстратов, благоприятных для поселения молоди крабов, и ростом изоляции расстоянием от открытого моря.

В мелководной губе Дальнезеленецкая динамика гидрологических факторов выражена намного слабее. Структура и характеристики вод в ней сходны с таковыми открытых районов побережья. Отсутствие значительного распреснения, интенсивный водообмен с морем обеспечивают стабильность условий окружающей среды (Семенов, 1988). В распределении молоди камчатского краба здесь не прослеживалось каких-либо особенностей.

Из гидрологических факторов температура воды оказывает наиболее существенное влияние на интенсивность питания гидробионтов. В ходе исследований пищевая активность крабов была отмечена в широком диапазоне температуры воды - от 1.0 °С (в природе) до 20.5 °С (в эксперименте). Известно, что размер суточного рациона крабов, как и многих других гидробионтов, напрямую зависит от температуры воды (Логвинович, 1947). Однако в аквариальных условиях температура воды практически не влияла на величину выедания корма ($r = -0.208$). Объем выедания бентоса определялся размерами кормовых организмов, способом их "разделки" и количеством теряемого крабами корма, а не температурой.

В естественных условиях также не было выявлено достоверной зависимости объема выедания крабами бентоса от температуры воды ($r = |0.170-0.495|$). Даже в пределах одной размерной группы в сходных температурных условиях объем выедания бентоса очень широко варьировал. Как и в опыте, он в значительной мере зависел от видового состава кормовой базы и размера жертв.

Глава 8. Роль молоди камчатского краба в прибрежных бентосных сообществах

Как показали проведенные исследования, трофическая активность молоди камчатского краба весьма высока и обусловлена особенностями биологии и пищевого поведения: превышением объема выедания бентоса над его потреблением (в 1.3-2 раза) из-за потерь части массы корма, неполным перевариванием корма (при его избытке), многократным питанием в течение суток и быстрым перевариванием пищи (за 4-12 ч), пищевой пластичностью. Степень выедания бентоса молодью краба, по-видимому, не сильно различается в разные сезоны. Температура воды влияет на скорость переваривания/

продвижения пищи по пищеварительному тракту. Однако в прибрежье, особенно у берегов Западного Мурмана (где плотность поселения неполовозрелых крабов особенно велика), разница температуры у дна в летний и зимний периоды слишком незначительна (амплитуда около 3-5°C), чтобы существенно повлиять на эти процессы.

Степень воздействия молоди крабов на бентос зависит от их плотности поселения, размерного состава и структуры конкретного сообщества. В губе Дальнезеленецкая, при низкой плотности поселения и малом количестве крабов-подростков, неполовозрелые *P. camtschaticus* достаточно органично вписались в продуктивные сообщества твердых грунтов. Здесь отмечено незначительное выедание бентоса относительно его запаса, слабая конкуренция за пищевые ресурсы с местными бентофагами. Обилие молоди в поселениях массовых видов кормовых беспозвоночных создает крабам благоприятные условия для питания. Сама молодь *P. camtschaticus* служит здесь пищей тресковым рыбам. Состояние кормовой базы неполовозрелых крабов в губе Дальнезеленецкая стабильное, структура донных сообществ не нарушена. Сравнительный анализ состояния донных сообществ губы Дальнезеленецкая в настоящее время и в 1960-х годах, до вспышки численности популяции камчатского краба, не выявил в них значительных изменений. Биомасса макрофитов и зообентоса в некоторых биоценозах по сравнению с 60-ми годами даже увеличилась (табл.). Рост биомассы бентоса в сообществах ламинариевых и известковых водорослей вызван, в первую очередь, увеличением массы самих макрофитов и ассоциированных с ними беспозвоночных. Это увеличение обилия бентоса обусловлено потеплением прибрежных вод, во время которого у бореальных и бореально-арктических видов, из которых состоят прибрежные донные сообщества, расширяется ареал и увеличивается численность и биомасса (Галкин, 1986; Денисенко, 2006).

Таблица

Многолетняя динамика биомассы бентоса в сообществах твердых грунтов губы Дальнезеленецкая

| Сообщество | 1960-е годы (Пропп, 1971) | | 2002 год | |
|--|---------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|
| | Биомасса макрофитов, г/м ² | Биомасса зообентоса, г/м ² | Биомасса макрофитов, г/м ² | Биомасса зообентоса, г/м ² |
| <i>Laminaria digitata</i> | 8140 | 250 | 10680 | 2130 |
| <i>Lithothamnion</i> sp. + <i>Strongylocentrotus droebachiensis</i> | 550 | 740 | 1610* | 3580 |
| <i>Balanus balanus</i> | 50 | 1095 | 250 | 810** |

* - биомасса водоросли *Lithothamnion* sp. указана примерно

** - биомасса занижена, так как вид-доминант был собран не полностью

Сравнительный анализ состояния бентоса мягких грунтов в Кольском заливе (район губы Белокаменная) в настоящее время и в 1991 г. (Современное экологическое... , 1992) выявил снижение биомассы зообентоса в 5 раз (в группе двусторчатых моллюсков - почти в 10 раз). В настоящее время в Кольском заливе плотность поселения неполовозрелых крабов во много раз выше, чем в губах Восточного Мурмана, здесь представлены все возрастные группы молоди. При высокой плотности поселения молоди краба (более 2-5 экз./100 м²) быстро истощается кормовой запас в местах с невысокой биомассой бентоса (рис. 2). Из-за неравномерного выедания разных групп бентоса (рис. б) может изменяться естественная структура донных биоценозов, а также нарушаться трофическая структура. Такие изменения будут происходить, когда выедание бентоса станет соизмеримым с его запасом, несмотря на достаточно быстрый оборот органического вещества на мелководьях и быстрое восполнение запасов массовых видов.

Отдельно следует остановиться на способности неполовозрелых крабов быть источником дополнительных пищевых ресурсов для других видов - консументов следующего порядка и деструкторов органического вещества. В процессе питания крабы с экскрементами выделяют в окружающую среду плохо переваренные или практически не переваренные ткани своих жертв. В еще большем количестве органика поступает в окружающую среду с теряемыми мягкими тканями кормовых беспозвоночных, масса которых может достигать 7% от массы выеденного бентоса (Павлова и др., 2007). По-видимому, в местах массового скопления и питания крабов плотоядные беспозвоночные получают дополнительные пищевые ресурсы, что может привести к увеличению их численности.

Таким образом, воздействие молоди камчатского краба на донные сообщества Баренцева моря неоднозначно. Во многих районах Мурманского побережья численность молоди *P. camtschaticus* еще не достигла уровня, при котором прибрежные экосистемы не смогут восстанавливаться после трофической нагрузки со стороны камчатского краба. При малой численности (менее 0.1 экз./100 м²) неполовозрелые камчатские крабы существенно не меняют структуру и распределение донных сообществ. В районах с высокой плотностью поселения молоди *P. camtschaticus* (более 2-5 экз./100 м²) и невысокой биомассой бентоса (менее 50-100 г/м²) истощается запас кормовых видов, меняется структура сообществ, обостряются конкурентные взаимоотношения с другими бентофагами.

Выводы

1. Плотность поселения молоди камчатского краба в прибрежной зоне снижается по направлению с запада на восток. В Кольском заливе она в среднем была в 20-40 раз выше, чем в губе Дальнезеленецкая (0.05-0.10 экз./100 м²), и уменьшалась по направлению от устья к кутовой части (с 5.50 до 0.04 экз./100 м²). В губе Дальнезеленецкая градиент плотности не выражен.

2. Биомасса бентоса на твердых грунтах обследованной акватории Кольского залива в 20 раз ниже, чем в сходных сообществах губы Дальнезеленецкая. Биомасса бентоса мягких грунтов Кольского залива снижалась при увеличении плотности поселения молоди камчатского краба.

3. Главную роль в питании крабов играет небольшое число массовых видов. Основу рациона крабов в сообществах мягких грунтов составляют двустворчатые моллюски и полихеты, твердых - двустворчатые и брюхоногие моллюски, хитоны, ракообразные, иглокожие.

4. Особенности репродуктивных стратегий (растянутый период размножения, интенсивное пополнение) основных кормовых объектов молоди краба (*Pectinaria hyperborea*, *Macoma calcarea*, *Parvicardium pinnulatum*,) обеспечивают высокую скорость оборота их органического вещества (P/B=2.5-4.7) и быстрое восполнение запаса этих видов в местах массового откорма неполовозрелых камчатских крабов.

5. Выедание бентоса молодью краба превышает ее рацион. Так, в экспериментальных условиях выедание превышало потребление в 1.3-2.0 раза. Количество теряемого корма снижалось по мере роста крабов. Пища проходила через пищеварительный тракт молоди за 4-12 ч., в зависимости от размеров молоди.

6. Разработан оригинальный метод, позволяющий восстанавливать биомассу выедаемого корма по остаткам из пищевого тракта крабов.

7. Годовое выедание зообентоса молодью камчатского краба на обследованной акватории Кольского залива составило около 40% от суммарного запаса. Причем у выхода из Кольского залива объем выедания бентоса в 100 раз выше, чем в кустовой части. В губе Дальнезеленецкая молодью краба за год выедалось менее 1% от запаса бентоса.

8. Молодь камчатского краба составляет пищевую конкуренцию некоторым видам рыб и беспозвоночных. Наибольшее перекрытие пищевых спектров отмечено с пикшей (0.38) и местным крабидом *Lithodes majus* (0.50).

9. Выраженное постоянное или сезонное распреснение поверхностных вод Кольского залива препятствует распространению молоди краба в продуктивные верхние отделы сублиторали и нижний горизонт литорали южного и, в меньшей степени, среднего колена Кольского залива. Сезонные изменения температурного режима придонных вод не оказывают прямого влияния на объем выедания бентоса молодью краба.

10. Степень влияния молоди камчатского краба на донные сообщества зависит от плотности ее поселений. При высокой плотности (более 0.1 экз./100 м²) это влияние значительно и может приводить к изменению структуры донных сообществ. При низкой плотности поселения (менее 0.1 экз./100 м²) не происходит заметных изменений структуры и функционирования донных сообществ даже с невысокой биомассой зообентоса.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации:

1. Гудимов А.В., Гудимова Е.Н., Павлова Л.В. Влияние камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* на макробентос Мурманского побережья, первая оценка на примере морских ежей рода *Strongylocentrotus* // Докл. АН. 2003. Т. 393. № 2. С. 281-283.

2. Павлова Л.В., Кузьмин С.А., Ржавский А.В., Бритаев Т.А., 2004. О биологии и питании молоди камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в губе Дальнезеленечская (Баренцево море) // Изучение зообентоса шельфа. Информационное обеспечение экосистемных исследований. Апатиты: Изд. КНЦ РАН. 2004. С. 49-59.

3. Павлова Л.В. Влияние молоди камчатского краба на донные сообщества прибрежной зоны Баренцева моря // Тез. докл. II международного симпозиума "Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). Рыбинск-Борок. 2005. С. 92-93.

4. Павлова Л.В. Особенности распределения и биологии камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на мелководьях Кольского залива // Материалы XXV юбилейной конференции молодых ученых ММБИ. Мурманск. 2007. С. 161-167.

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

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

7. Бритаев Т.А., Ржавский А.В., Павлова Л.В., Кузьмин С.А., Дворецкий А.Г. Современное состояние донных сообществ и поселений макрозообентоса на мелководье Баренцева моря и роль антропогенного фактора в их динамике // Динамика морских экосистем и современные проблемы сохранения биологического потенциала морей России. Изд. Владивосток: Дальнаука. 2007. С. 314-356.

8. Павлова Л.В. Влияние молоди камчатского краба на зообентос Кольского залива (Баренцево море) // Докл. АН. 2008. Т. 422. № 1. С. 138-141.

14

Отпечатано в издательском центре ММБИ КНЦ РАН.
Заказ № 06-08. Тираж 100 экз. Тел. 25-39-81