

УДК 595.384.2(268.45)

**Некоторые особенности распределения и поведения
камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*)
на прибрежных мелководьях Баренцева моря**

М.В. Переладов (ВНИРО)

**Some aspects of distribution and behavior of red king crab
(*Paralithodes camtschaticus*), on the Barents sea shallow coastal water**

M.V. Pereladov (VNIRO)

During 2001–2002 several SCUBA sublitoral surveys were conveyed on the Russian part of Varanger fiord. The main aims of those surveys were to describe the structure of coastal benthos and to study distribution and behavior of red king crab (RKC). All size RKC species were registered on the all substrates from sand and silt to vertical walls in all type of biotope during all seasons at the depth from 0 to 60 and deeper (juveniles) and at the depth from 3 to 60 and deeper (adults). Juvenile RKC with carapax width 3–4 mm were registered on the sea weeds on the depth from 3 to 18 m during summer. RKC juveniles with carapax width 10–25 mm were registered on all types of sublitoral biotopes if adequate shelters are available (rock caverns, shells, sea urchins). RKC with carapax width 40–60 mm were registered mainly on gravel slopes and vertical walls in high-density aggregations. RKC subadult with carapax width 80–100 mm were registered sporadically on sand and gravel grounds covered by seaweeds debris. Adult RKC distribution was determinated by hydrological condition and was not depended upon type of substrates. Feeding behavior was registered on all types of benthos associations from shallow kelp to silted sand and vertical walls.

Проведенная в 1960-е годы интродукция камчатского краба в Баренцево море привела к его успешной акклиматизации (Орлов, 1997; Кузьмин, Беренбойм, 2000). По оценкам ПИНРО, общая численность камчатского краба в исключительной экономической зоне России в Баренцевом море достигла в 2001 г. 12,2 млн. экз.

Однако эти данные о величине запаса не учитывают крабов, обитающих на акваториях фьордового типа, в заливах, губах, соленых озерах и прочих мелководных районах, технически малодоступных для проведения стандартных учетных съемок, основанных на применении донных тралов.

Развитие баренцевоморской популяции камчатского краба происходит в условиях, принципиально отличающихся от условий нативного обитания камчатского краба в Охотском и Японском морях. Эти различия определяются следующими факторами:

1) высокая изрезанность берегов Баренцева моря, формирующая многочисленные заливы и бухты с гидрологическими условиями (распределение, приливно-отливные течения), отличающимися от условий открытого моря;

2) резкий свал глубин в непосредственной близости от береговой линии, создающий на прибрежных акваториях зоны с высоким градиентом гидрологических параметров;

3) отсутствие (по сравнению с побережьем Западной Камчатки, Сахалина и Приморья) протяженных участков шельфа с равномерным распределением грунтов и, соответственно, кормового бентоса.

Для выяснения влияния этих факторов на особенности биологии камчатского краба, акклиматизированного в бассейне Баренцева моря, и были проведены настоящие исследования.

Цели и задачи

Основной целью проведенных исследований было изучение распределения камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря. В связи с этим было необходимо:

- а) описать биотопическую структуру прибрежной зоны;
- б) изучить особенности распределения крабов в пределах отдельных биотопов;
- в) изучить различные аспекты поведения крабов на мелководье.

Материал и методика

Гидробиологические съемки проводились в исключительной экономической зоне России на акватории Варангер-фьорда от мыса Ворьема до губы Малая Волоковая в июне, сентябре 2001 г.; в марте, июне – июле, сентябре 2002 г.; в марте 2003 г. в диапазоне глубин от уреза воды до 60 м с использованием легководолазного снаряжения по стандартной методике ландшафтного картирования (Федоров, 1982). Всего было сделано более 60-ти водолазных разрезов длиной от 100 до 500 м. Массовый отбор гидробионтов для биологического анализа не проводился. Выделение и классификация биоценозов производились по принципам вертикальной зональности и на основе учета руководящих видов без подробного анализа всего комплекса видов, обитающих в том или ином биотопе. Исходя из этих ограничений, описанные сообщества определялись как «ассоциация» или «пояс». Кроме этого, отмечали, является ли пояс базовым или второстепенным. Базовым считался пояс, руководящий вид в котором однозначно определяется в ходе проведения подводного картирования, второстепенным – пояс, идентификация которого в ходе картирования делается по сопряженным признакам (характерные и ландшафтообразующие группы видов). Среди второстепенных поясов отдельно выделяли донные сообщества, доминирующей компонентой которых являются мертвые или отмирающие остатки морской растительности или беспозвоночных.

Результаты

1. Биотопическая структура прибрежной зоны

Геоморфологическая составляющая биотопов

Геоморфологическая структура биотопов обследованного участка акватории достаточно характерна для Баренцева моря. Прибрежные участки Варангер-фьорда имеют хорошо дифференцированную и системно упорядоченную структуру биотопов, которые можно разделить на биотопы скальных грунтов, биотопы рыхлых грунтов и биотопы смешанного типа. Однако микрораспределение биотопов на конкретных участках прибрежных акваторий очень неравномерное и определяется геоморфологическими особенностями береговой линии.

Преимущественное развитие имеют скальные биотопы, проективное покрытие которых в диапазоне глубин от уреза воды до 20 м составляет порядка 80%. Около 10% береговой линии до глубины 20 м занимают биотопы рыхлых грунтов (преимущественно песчаных), оставшиеся 10% занимают смешанные (валунно-галечные) биотопы.

В диапазоне глубин от 20 до 40 м преимущественное развитие имеют биотопы скал (40%) и галечников (40%). Оставшиеся 20% занимают песчаные грунты раз-

личной степени заиленности. Глубже 40 м биотоп скал занимает порядка 20%, остальная площадь занята галечниками (50%) и заиленным песком (30%). На глубинах более 60–70 м доминируют песчаные грунты разной степени заиленности (более 80% проективного покрытия дна).

Гидробиологическая составляющая биотопов Пояса и ассоциации фитобентоса

Пояс фукоидов. Пояс базовый, локализован преимущественно на монолитной скальной литорали, хотя небольшие скопления фукусов отмечены на расположенных на песчаной литорали скальных выходах и валунах. Верхняя граница пояса совпадает с верхней границей среднегодового прилива, нижняя — с нулем глубин. В зависимости от крутизны склона и степени изрезанности береговой линии достигает ширины от 1,5 до 50 м. Максимальное развитие пояс фукоидов имеет в полузакрытых бухтах и губах на северной и западной экспозиции склонов; минимальное — на участках с постоянным распреснением и на участках, подверженных прямому волновому воздействию со стороны открытого моря. Пояс постоянный, сезонные колебания абиотических факторов сказываются только на биомассе вегетирующей части талломов. Пояс бидоминантный, преобладают *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum*.

Пояс хорды. Пояс базовый, локализован в верхней сублиторали в диапазоне глубин от нуля до 2–3 м. Распространен на скальных, валунных и крупногалечных грунтах преимущественно на акватории закрытых участков губ и бухт, в зонах с пониженной гидродинамикой. Наибольшее развитие имеет на распресненных акваториях (Соленые озера). В зависимости от степени крутизны склона ширина пояса хорды колеблется от 1 до 5–10 м. Проективное покрытие собственно хорды в данном поясе не превышает 30%. Остальная площадь пояса занята нитчатыми водорослями, видовой состав и обилие которых существенно варьируют в зависимости от сезона года и гидрологических особенностей акватории. Пояс сезонный. Максимальное развитие имеет в летне-осенний период. В зимний период практически полностью разрушается. Пояс монодоминантный. Руководящий вид — *Chorda* sp.

Пояс десмарестии. Пояс базовый, локализован в верхней и средней сублиторали, ниже пояса хорды в диапазоне глубин от 3 до 12 м. Распространен на каменистых и валунно-галечных грунтах повсеместно. Наибольшее развитие имеет на защищенных от волнения акваториях. В зависимости от крутизны склона ширина пояса достигает 10–50 м. Проективное покрытие собственно десмарестии в поясе колеблется от 30 до 100%. Остальная площадь пояса занята нитчатыми водорослями и сессильным бентосом. В толще воды образует заросли высотой до 30–40 см. Пояс сезонный. Максимальное развитие имеет в летний период. К осени полностью разрушается. В зимний период отсутствует. Пояс монодоминантный. Руководящий вид — *Desmarestia aculeata*.

Пояс ламинариевых водорослей. Пояс базовый, локализован в верхней сублиторали на скальных и крупновалунных грунтах в диапазоне глубин от нуля до 8–10 м. Распространен повсеместно, за исключением акваторий с пониженной соленостью. Наибольшее развитие имеет на выступающих в открытое море мысах, на донных банках в открытом море, на отдельных скальных грядах и валунных россыпях в зонах с повышенной гидродинамикой. В зависимости от крутизны склона и орографии береговой зоны ширина пояса может варьировать в очень широких пределах — от 1–2 до нескольких сотен метров. Проективное покрытие ламинариевых в поясе варьирует от 30 до 50%. Остальная площадь пояса занята сообществами зообентоса (мидиями, мшанками, морскими ежами, гидроидами). В толще воды образует заросли высотой до 4 м (за счет ламинарии пальчатой).

Пояс постоянный, сезонные колебания абиотических факторов сказываются только на биомассе вегетирующей части талломов. Пояс полидоминантный, преобладают *Laminaria saccharina*, *Laminaria digitata*, *Alaria esculenta*.

Пояс красных водорослей. Пояс базовый, локализован на скальной сублиторали на глубинах от 6 до 20 м. Верхняя граница пояса совпадает с нижней границей пояса ламинариевых водорослей, нижняя граница определяется гидрологическими особенностями конкретной акватории (гидродинамикой и освещенностью). Ширина пояса может достигать нескольких сотен метров в зависимости от уклона дна. Проективное покрытие красных водорослей в поясе варьирует от 20 до 80%. Остальная часть поверхности грунта в поясе занята сессильным бентосом. В толще воды образует заросли высотой до 30–40 см. Пояс постоянный, хотя проективное покрытие отдельных видов колеблется в течение года в широких пределах. Пояс полидоминантный, руководящие виды — *Polysiphonia* sp., *Ptilota* sp., *Rhodomenia* sp.

Пояс корковых водорослей. Пояс базовый, локализован на сублиторали на скальных и галечных грунтах на глубинах 12–40 м. Его верхняя граница совпадает с нижней границей пояса красных водорослей, нижняя определяется конкретными условиями освещенности той или иной акватории и наличием заиления. Ширина пояса может варьировать от десятков до первых сотен метров. Проективное покрытие корковых водорослей составляет от 20 до 100% и имеет естественную тенденцию к уменьшению с глубиной. По мере увеличения глубины в поясе начинают доминировать гидроиды, мшанки и прочие группы сессильного бентоса. На заиленных участках дна нижняя граница пояса существенно зависит от гранулометрических характеристик основного грунта (галечки), на поверхности которой произрастают корковые водоросли. Толщина известковых корок на скальных субстратах достигает 10 см, на галечниках — 2–3 см. Пояс постоянный, сезонные колебания проективного покрытия дна и биомассы незначительны. Руководящий вид — *Lithothamnion turmanicum*.

Ассоциация водорослевого опада. Пояс второстепенный, временный. Формируется в летне-осенний период на галечных и песчаных грунтах сублиторали в диапазоне глубин от 5 до 50 м. Локализация пояса подвержена существенным колебаниям в связи с интенсивностью волнового перемешивания. В зависимости от сезона года в поясе доминируют обрывки талломов ламинарий, десмарестии, красных водорослей. Проективное покрытие может достигать 100%, а толщина слоя водорослевого опада — 20–40 см.

Ассоциация водорослевого детрита. Пояс второстепенный, постоянный. Формируется на акватории закрытых бухт, в кутовых участках отдельных губ, в соленых озерах в зонах с пониженной гидродинамикой или под термоклином на глубинах 12–30 м. В отдельных случаях формируется в отрицательных формах рельефа (подводных лощинах, котловинах, кулуарах между скалами, между отдельными глыбами, в гротах), но в этом случае локальная площадь детритовых ассоциаций не превышает нескольких десятков квадратных метров и их локализация не стабильна во времени. Часто совпадает с поясами водорослевого опада, за счет разложения которого и формируется. Для этого пояса характерны частые гипоксические явления, наличие бактериальных матов.

Пояса зообентоса

Пояс мидий. Пояс базовый, постоянный, локализован на литорали и верхней сублиторали на скальных и валунных субстратах. Верхняя граница пояса взрослых мидий (от годовиков и старше) совпадает со среднегодовым уровнем прилива, нижняя граница проходит на глубине 4–6 м, совпадая с нижней границей зарослей ризоидов ламинарии пальчатой. В летний период, во время массового оседания молоди, нижняя граница пояса может опускаться до глубины 10–12 м, захватывая пояса хорды и дихлории, однако к зиме молодь в этих поясах или умирает, или мигрирует в более высокие горизонты, в пояс ламинариевых водорослей. Распространен повсеместно, но наибольшее развитие имеет на акватории полузакрытых бухт на склонах южной экспозиции. На литорали ассоциирован с поясом фукоидов. Руководящий вид — *Mytilus edulis*. Плотность мидий в поясе может достигать нескольких десятков тысяч особей на квадратный метр.

Пояс баянусов. Пояс базовый, постоянный, локализован на литорали и сублиторали на скальных, валунных, галечных грунтах, а также на ракушечнике и вертикальных стенках в диапазоне глубин от уреза воды до 60 м и глубже. По отношению к поселениям баянусов термин «пояс» слабо применим, хотя в некоторых местах их поселения могут образовывать устойчивый в пространстве биоценоз с явно выраженным доминированием. Обычно поселения баянусов занимают тот субстрат, где отсутствуют другие формы зоо- и фито-бентоса. Наибольшее развитие пояс баянусов имеет на закрытых акваториях, в зонах распреснения, в кутовых участках закрытых бухт, на дне приливно-отливных проливов и перекаатов, соединяющих закрытые бухты с открытым морем. На галечных и ракушечных мелководьях проективное покрытие баянусов достигает 100%, на вертикальных стенах — 15–20%. Руководящими являются различные виды рода *Balanus*.

Пояс модиолы. Пояс базовый, постоянный, локализован на сублиторали на скальных грунтах и вертикальных стенках в диапазоне глубин от 5 до 60 м и глубже. Наибольшее развитие пояс модиолы имеет на акватории закрытых от прямого волнового воздействия бухт и губ, на склонах северной экспозиции. Поселения располагаются друзами по 10–20 особей разных возрастов, по аналогии с дальневосточными поселениями мидии Грея. Руководящий вид — *Modiolus modiolus*.

Пояс офиур. Пояс базовый, постоянный, локализован на сублиторали на галечных грунтах в диапазоне глубин от 5 до 15 м. Наибольшее распространение имеет в поясе корковых водорослей, на хорошо аэрируемых участках акватории полузакрытых бухт и губ, в щелях между скальными останцами, под камнепадными кулуарами, в бухтах с большим уклоном дна. В отдельных случаях поселения офиур формируются среди ракушечника, в местах с повышенным водообменом. Руководящий вид — *Ophiura* sp.

Пояс морского ежа. Пояс базовый, основные скопления морских ежей локализованы на сублиторали на скальных и валунных грунтах в диапазоне глубин от 5–6 до 20 м. В этом диапазоне глубин среди морских ежей доминирует *Strongyocentrotus droebachiensis*. Глубже 20 м доминирует *Echinus esculentus*, хотя этот вид никогда не образует плотных поселений, и считать его видом, формирующим собственный пояс зообентоса, неправомерно. Наибольшее развитие пояс морских ежей имеет среди зарослей ламинариевых водорослей, которые служат ему основным кормом. В отдельных случаях плотные скопления морских ежей отмечены на валунном грунте ниже пояса ламинариевых, в поясе корковых водорослей, однако собственного пояса в этом случае морские ежи не образуют. Пояс постоянный, хотя отмечается миграция морских ежей по вертикали в зависимости от погодных условий и сезона года.

Пояс актиний. Пояс базовый, постоянный, локализован на сублиторали на вертикальных и круто наклонных скальных стенках в диапазоне глубин от 25 до 60 м и глубже. Наибольшее развитие пояс актиний имеет на выступающих в открытое море мысах, в районах с повышенной гидродинамикой. Руководящий вид — *Tealia felina*.

Пояс морского гребешка. Пояс базовый, постоянный, локализован на сублиторали на скальных, валунных, галечных грунтах, а также на ракушечнике в диапазоне глубин от 10 до 60 м и глубже. Наибольшее развитие пояс морского гребешка имеет под скальными стенками, на границе между скалами и рыхлыми грунтами. Кроме того, значительные скопления морских гребешков отмечены в закрытых лагунах на ракушечниках и в кутовых участках губ с пониженной гидродинамикой. Руководящий вид — *Chlamys islandicus*.

Пояс двустворчатых моллюсков и полихет. Пояс второстепенный, постоянный, локализован на рыхлых грунтах литорали и сублиторали в диапазоне глубин от уреза воды до 60 м и глубже. Наибольшее развитие имеет в кутовых участках губ и бухт, на литоральных участках и на больших глубинах под скальными выходами. Доминирующие грунты в этом поясе — песок различной степени заиленности, мелкий гравий, дресва, ракушечные обломки. В зависимости от гранулометрического состава грунта и условий волнового перемешивания в поясе доминируют различные виды седентарных полихет и двустворчатые моллюски.

Пояс сессильного бентоса (губки, мшанки, асцидии, гидроиды). Пояс второстепенный, локализован повсеместно на сублиторали на скальных, валунных, галечных грунтах, а также на ракушечнике и вертикальных стенках в диапазоне глубин от 5 до 60 м и глубже в местах, где отсутствует доминирование крупных форм зообентоса. Наибольшее развитие имеет в местах с пониженной гидродинамикой, на закрытых акваториях. Пояс постоянный, жесткой доминантной структуры не имеет.

Пояс ракушечника. Пояс второстепенный, локализован на сублиторали на рыхлых грунтах, в диапазоне глубин от 10 до 60 м и глубже. Представляет собой переход от биотопов твердых грунтов к поясу рыхлых грунтов. Наибольшее развитие имеет в проливах между губами и закрытыми лагунами и озерами, где представляет собой танатоценоз поясов мидий, баянусов и гребешков. В отдельных случаях развит под скальными мысами, являясь танатоценозом поясов морского гребешка и модиолы. Пояс постоянный, жесткой доминантной структуры не имеет. Преимущественное развитие в поясе имеют хитоны, мшанки, баянусы и гидроиды.

2. Распределение камчатского краба

В ходе проведенных съемок особи камчатского краба были отмечены во всех поясах и биотопах прибрежной зоны Варангер-фьорда во всем диапазоне исследованных глубин. Распределение крабов существенно варьирует в зависимости от сезона года и гидрологических условий.

Размеры особей камчатского краба, отмеченных на мелководье, варьировали по ширине карапакса (ШК) от 1,5 мм до 242 (самки) и 312 (самцы) мм. Наиболее подробно изучали распределение молоди крабов с ШК до 100 мм. Анализ размерного ряда крабов, обитающих на мелководье, позволил выделить ряд дискретных размерных групп с ШК 1,5–5,0 мм; 10–25 мм; 40–65 мм; 80–100 мм; более 100 мм (половозрелые особи).

Сеголетки (ШК 1,5–5 мм). Отмечены в летний период повсеместно в поясах десмарестии и красных водорослей. Наиболее массовые скопления отмечены на акватории озера Сисъявр – морской лагуны, отделенной от губы Амбарная узким мелководным перекатом.

В июле 2002 г. основная масса осевших мальков располагалась в поясе десмарестии, на глубинах от 3 до 12 м. Верхний предел глубины распространения мальков камчатского краба определялся наличием распресненного слоя воды в горизонте от уреза воды до 1,0–1,5 м, нижний предел глубины распространения – нижней границей сезонного пояса десмарестии и постоянного пояса сессильного бентоса. Кроме того, в июле на глубине 12–13 м начинался слой резкого термоклина с перепадом температуры от 10 до 3 °С (температура воды на глубине больше 20 м составляла 0–1 °С).

Летом для мальков характерно распределение на внешних поверхностях субстрата – предпочтение отдавалось хорошо освещенным фрагментам, выступающим над грунтом: концевым фрагментам талломов водорослей, внешним веточкам колоний гидроидов и мшанок. В летний период мальки крабов были малоподвижны, пищевое поведение, либо реакцию на опасность (приближение водолаза) *in situ* зарегистрировать не удалось.

Средний размер мальков крабов в июле составил 1,61 мм по ШК и 2,19 мм по длине карапакса – ДК (выборка 20 особей). Плотность мальков на талломах десмарестии достигала 2000–3000 экз/м².

В сентябре 2002 г. основная масса мальков камчатского краба располагалась в поясе водорослевого опада, составленного преимущественно из талломов красных водорослей (родимении, полисифонии и пальмариин) и частично – из талломов десмарестии.

Верхняя граница распределения мальков определялась орографией склона и элементами микрорельефа, позволяющего скапливаться остаткам водорослей. В среднем верхняя граница распределения пролегла по изобате 10–12 м, нижняя – на границе термоклина на глубине 18–20 м, на переходе от пояса водорос-

левого опада к поясу водорослевого детрита и заморным участкам дна. Температура воды в зоне термоклина на глубинах 18–22 м составляла соответственно 11 и 6 °С, на глубине 25 м – около 0 °С.

На талломах водорослевого опада мальки краба располагались повсеместно, но больше всего – на талломах полисифонии. Характерной особенностью распределения мальков было их расположение на нижних поверхностях талломов, то есть наблюдался отрицательный фототаксис. Этот факт подтвержден и в аквариальных условиях, когда мальки содержались в емкостях с водорослями. После смены воды, когда талломы водорослей переворачивались, мальки располагались хаотично, но уже через 10–15 мин более 90% мальков перемещались на нижние, не освещенные поверхности субстрата. Реакция на опасность в аквариальных условиях (приближение предметов, затенение) отмечена лишь у единичных особей этой размерной группы молоди.

Средний размер мальков крабов в сентябре составил 3,83 мм (максимальный 4,85 мм) по ШК и 5,57 мм (максимальный 6,6 мм) по ДК (выборка 19 особей). Плотность мальков на талломах красных водорослей не превышала 100–200 экз/м², то есть по сравнению с летним периодом снизилась на порядок.

Во время проведения съемки в лагуне Сисъявр в марте 2003 г. молодь летнего оседания не была отмечена в диапазоне глубин от уреза воды до 30 м, несмотря на то, что водолазное обследование проводили по тем же разрезам, что и летом и осенью 2003 г. Исчезновение молоди могло быть связано либо с интенсивной элиминацией в зимний период, либо с ее миграцией на участки, не охваченные водолазной съемкой. Можно предположить также, что в условиях практически замкнутого водоема, который представляет собой лагуна Сисъявр, в зимний период могла произойти массовая элиминация осевшей летом 2002 г. молоди краба. Этому могло способствовать резкое изменение гидрохимических условий в период, когда лагуна частично покрыта льдом. Дополнительным фактором ухудшения гидрохимического режима могла быть активная деструкция отмирающих талломов макрофитов в поясе водорослевого опада, где осенью были локализованы основные скопления мальков. Причем их гибель могла произойти не только из-за нехватки кислорода, но и из-за резкого уменьшения рН придонных горизонтов после деструкции талломов десмарестии, которая, как известно, содержит в составе своих тканей значительные количества свободной серной кислоты (Pelletreau, Muller-Parker, 2002).

Годовики (ШК 10–25 мм). В отличие от массовых скоплений сеголеток, численность годовиков камчатского краба с ШК от 10 до 25 мм на обследованных акваториях Варангер-фьорда в течение 2001–2002 гг. была крайне мала. На разрезах они встречались единично, за исключением отдельных участков дна, где их плотность достигала 5–10 экз/м².

Годовики камчатского краба были отмечены во всем диапазоне глубин, от уреза воды до 50 м, в самых разнообразных биотопах и поясах бентоса. Наибольшее количество годовиков отмечено в поясах морских ежей (преимущественно среди их молоди), модиол, баянусов, гребешков и бурых водорослей с плотностью 5–10 экз/м². Отличительными особенностями распределения годовиков камчатского краба была их ассоциированность не столько к определенному поясу бентоса или конкретным гидрологическим условиям, сколько с определенным типом поверхности субстрата (минерального или биологического). Общей закономерностью распределения годовиков было их предпочтение субстратов, обеспечивающих возможность укрытия. Годовики с равной вероятностью отмечались как среди друз митилид, в скоплениях морских ежей или между раковинами баянусов, так и на голой скальной поверхности, если на ней были каверны, по своим размерам соизмеримые с размерами годовиков.

Картины сезонного распределения годовиков камчатского краба крайне изменчивы.

В летне-осенний период годовики камчатского краба были отмечены преимущественно в верхних горизонтах литорали, начиная от уреза воды. Так во время обследования сублиторали губы Базарная в июне 2002 г. годовики камчатского

краба были в массе отмечены в нижней литорали, на глубине не более 20–30 см от текущего положения уреза воды среди мелких расщелин на гранитной скале, заселенной лишь единичными экземплярами мидий и фукусов. Несмотря на волновой накат с амплитудой порядка 30–40 см, годовики крабов активно перемещались из каверны в каверну, периодически оказываясь в осушаемой зоне литорали. На том же разрезе годовики были отмечены на глубине 8–12 м среди друз мидиолы, прикрепленных на вертикальной скале без растительного покрова. На других участках побережья годовики были отмечены среди скоплений морского ежа (преимущественно мелкого, с диаметром панциря 15–25 мм), однако их микрораспределение также было приурочено к отрицательным формам скального субстрата.

Реакция на опасность (приближение водолаза) проявлялась у годовиков только в тех случаях, когда они находились на ровной поверхности. При нахождении годовиков в укрытиях среди организмов макробентоса или микроформ рельефа реакция избегания отсутствовала вплоть до прикосновения водолаза к крабу.

В марте годовики отмечались на глубинах более 30 м среди живых и мертвых раковин морских гребешков и митилид. В этот период годовалая молодежь камчатского краба была мало активна. Крабы располагались на открытых участках грунта, хотя и в непосредственной близости от потенциальных убежищ.

Пищевое поведение у годовиков в марте практически не отмечено, что, по всей видимости, связано с низкой температурой воды на больших глубинах (порядка 0°C). Гораздо замедленнее были и реакции молодежи этой размерной группы на потенциальную опасность.

Несмотря на незначительное количество отмеченных в ходе погружений годовиков камчатского краба, их реальная плотность может быть существенно выше из-за скрытного образа жизни. К примеру, при проведении водолазных обследований молодежь зачастую обнаруживалась только после снятия поверхностных слоев гидробионтов с субстрата (крупных митилид, морских ежей, гребешков, отдельных талломов макрофитов). Дополнительным маскирующим фактором при учете молодежи этой размерной группы является то, что она обитает преимущественно на скальных субстратах с развитым микрорельефом, что делает ее полностью недоступной для учета дистанционными орудиями лова (драгами, дночерпателями, тралами).

На всех разрезах особи этой группы встречались в незначительных количествах, в течение всего периода исследований численность крабов этого размера не превышала 10 экз./100 м².

Молодь (ШК 40–60 мм). Молодь камчатского краба этой размерной группы была наиболее многочисленна на исследованных акваториях мелководий Баренцева моря. Особи с ШК 40–60 мм отмечены повсеместно, на всех типах грунтов и во всех поясах и ассоциациях бентоса на глубинах от 2 до 60 м и более.

Для данной возрастной группы молодежи характерно два типа распределения – фоновое и агрегированное.

Единичные особи крабов с ШК 40–60 мм постоянно встречались на разрезах без какой-либо приуроченности к определенному типу грунта или ассоциациям бентоса. Для фонового распределения этой группы крабов характерна пассивная реакция на опасность в виде приближающегося водолаза. Не отмечена также какая-либо избирательность в использовании укрытий – крабы отмечались равновероятно и на ровной поверхности, и среди зарослей макрофитов или крупных организмов зообентоса.

Линька и предлиночные состояния для одиночных крабов данной размерной группы не отмечены.

Наиболее характерным стереотипом поведения одиночных крабов была пищевая активность, выражавшаяся в непрерывном обследовании грунта и поедании различных пищевых объектов.

В отличие от фонового распределения, агрегации молодежи камчатского краба с ШК 40–60 мм отмечены на дискретных участках побережья. Наиболее характерными биотопами для скоплений были следующие пояса и ассоциации бентоса:

- а) пояс ламинариевых водорослей,
- б) галечный пояс красных известковых водорослей,
- в) пояс актиний на вертикальных скальных стенах.

В поясе ламинариевых водорослей агрегированные скопления молоди отмечались в летний период при условии отсутствия интенсивного прогрева верхнего слоя воды (особенно в штилевую погоду). При температуре воды выше 9°C молодь камчатского краба в поясе ламинарии отмечалась единично. В поясе ламинарий отмечено активное питание молоди крабов как бентосными организмами, обитающими среди ризоидов водорослей (преимущественно мидии), так и на самих талломах ламинарии пальчатой (гидроиды, молодь мидий).

В поясе литотамниевых галечников агрегированные скопления молоди отмечались во все сезоны года на глубинах 20–50 м. Наиболее характерными стереотипами поведения молоди на галечниках были питание или активное перемещение в пространстве. Плотность молоди на галечниках варьировала в широких пределах — от 10 до 30 экз/м² и зависела от стереотипа поведения: питающиеся особи были распределены менее плотно, чем мигрирующие. Миграции отмечены вдоль изобат. Направление миграции варьировало в течение года: в марте отмечены хаотичные перемещения скоплений вдоль берега; в осенний период основной вектор перемещения стад был направлен в сторону открытого моря.

В поясе актиний агрегации молоди отмечены также во все сезоны года на глубинах 20–50 м и более. Плотность молоди в поясе актиний колебалась от 5 до 20 экз/м² и была прямо пропорциональна плотности актиний. Активное поведение молоди среди актиний практически не отмечалось — основная масса особей во время наблюдений была неподвижна. В осенний период доля линялых крабов в поясе актиний незначительна. Миграции скоплений в поясе актиний отмечены только по вертикали и определялись гидрологическими параметрами: по мере прогрева воды центр локализации скопления перемещался на большие глубины.

Известно, что для агрегированного распределения крабов этой размерной группы характерно стадное поведение с образованием плотных скоплений (*rodding behavior*) (Powell, Nickerson 1965; Dew, 1990). Во время проведения съемок на акватории Варангер-фьорда нами поддинг отмечен не был, однако, по устным сообщениям местных водолазов, случаи поддинга отмечались в августе — сентябре на акваториях закрытых лагун и губ (губа Долгая Щель и озеро Сисьявр). Ориентировочный размер ШК молоди при поддинге был порядка 40–80 мм.

Следует отметить, что агрегированные скопления молоди с ШК 40–60 мм относительно стационарны, то есть в одной и той же точке побережья постоянно присутствует компактное стадо особей данной размерной группы, которое перемещается вдоль берега в пределах нескольких сотен метров. Так, на мысе Палтусово Перо стадо крабов с ШК 40–60 мм общей численностью порядка 20–30 тыс. особей наблюдалось на скальной стенке в диапазоне глубин от 15 до 60 м и более в течение года с сентября 2001 г. по июль 2002 г. Резкое сокращение численности стада до 5–10 тыс. особей отмечено лишь в ходе съемки в сентябре 2002 г. и могло быть связано с интенсивным прогревом (до 10–11°C от поверхности до 60 м) воды.

Оборонительное поведение крабов в скоплениях резко отличается от поведения одиночных особей. Стадо активно реагирует на приближение водолаза. На галечных грунтах скорость перемещения молоди при приближении водолаза соизмерима со скоростью плавания человека и на короткий период времени может превышать 40 см/с. Минимальное расстояние, на котором молодь начинает реагировать на опасность, составляет на галечниках порядка 2 м.

На вертикальных стенах скопления молоди менее подвижны. При приближении водолаза отдельные особи крабов преимущественно замирают на месте, либо прячутся среди расселин или рядом с крупными организмами бентоса. Такое поведение наиболее характерно для скоплений крабов в поясе актиний, где ярко выражено использование подошвы крупных актиний в качестве убежища.

В скоплениях молоди крабов с ШК 40–60 мм зарегистрированы периоды массовой линьки. Линька отмечалась во время съемок в июне 2001 г., а также в марте и

июне 2002 г. в скоплениях, локализованных на вертикальных скалах. Линька проходит в строго определенных местах, обычно на узких пологих скальных полках, окруженных вертикальными и нависающими участками склона, где количество сброшенных карапаксов может достигать нескольких десятков экземпляров на 1 м². В марте количество недавно перелинявших (1–2 стадии) особей в стаде составляло 20–30%, в июне – июле достигало 40–50%.

У молоди камчатского краба отмечено характерное раздувание abdomena примерно за сутки до линьки. Сама линька молоди данной размерной группы протекает быстро – в течение 10–15 мин. Это подтверждается как натурными наблюдениями, так и экспериментами в аквариальных условиях.

Увеличение размера молоди крабов в процессе линьки достаточно существенно. Три самца с ШК в среднем 44 мм непосредственно после линьки имели среднюю ШК 59 мм. Характерно, что через час после полного сбрасывания старого карапакса и частичного затвердевания нового панциря ШК молоди уменьшилась до 53 мм, что, впрочем, хорошо согласуется с осмотическими механизмами процесса линьки.

Мы уже отмечали, что скопления молоди краба с ШК 40–60 мм достаточно стабильны в пространстве, однако периодически они могут активно мигрировать. Активная миграция одного из скоплений молоди была отмечена в сентябре 2002 г. в районе мыса Девкин в губе Печенга на глубине 20–30 м. Скопление крабов общей численностью несколько тысяч особей активно двигалось вдоль изобаты по галечному грунту в сторону открытого моря. Проективное покрытие молоди относительно грунта в мигрирующем скоплении составляло 100%. Все особи были на 2–3-й стадии линочного цикла, пищевое поведение не отмечено.

Молодь (ШК 80–100 мм). Численность молоди камчатского краба этой размерной группы на обследованных участках прибрежных акваторий не велика.

Особь с ШК 80–100 мм отмечены в россыпях валунов и на галечниках кутовых участков бухт в диапазоне глубин от 10 до 18 м преимущественно ниже термоклина, а также на песчаных грунтах в зоне водорослевого опада. Наиболее крупные скопления молоди этой размерной группы отмечались в летний период, когда их плотность на песчаных грунтах открытой части бухт достигала 0.1 экз/м².

Распределение молоди этой размерной группы в пространстве очень неравномерное. Плотных скоплений эти крабы не образуют, хотя несколько раз были зарегистрированы небольшие стайки крабов численностью 10–15 особей (на песке, в поясе водорослевого опада).

У крабов этой размерной группы происходят изменения в стереотипах поведенческих реакций. Прежде всего это касается реакции на опасность. Если крабы более мелких размерных групп при приближении водолаза предпочитают разбежаться в разные стороны или искать убежище, то крабы с ШК 80–100 мм реагируют на «потенциального хищника» принятием оборонительной позы – замирают на месте и растопыривают клешни.

Отмечено, что наиболее постоянные места обитания молоди крабов этой размерной группы приурочены к участкам побережья, отделенным от открытого моря, – лагунам, глубоким заливам и губам. Причем в этих местах крабы отмечались во все сезоны, в отличие от открытых участков, где они концентрируются только в летний период.

Половозрелые крабы (ШК > 100 мм). Половозрелые особи камчатского краба обоих полов с ШК более 100 мм отмечены во всех биотопах (включая вертикальные стены) на глубинах от 3 до 60 м и более. Максимальные размеры самок достигали 220 мм, самцов – 300–320 мм. Наиболее крупные самцы камчатского краба отмечались на мелководьях в зимний период, во время спаривания.

Динамика распределения взрослых особей камчатского краба хорошо согласуется с динамикой температуры воды в поверхностных горизонтах, хотя существенно различается для самцов и самок.

Отмечено, что в течение года наибольшая плотность самцов промыслового размера наблюдается на глубинах с температурой ниже 6С. В весенне-летний период на мелководьях отмечены скопления самцов камчатского краба, плотность про-

мысловых особей достигает 0,02 экз/м². Более плотных скоплений промысловые самцы не образуют, на дне каждая особь держится обособленно.

В отличие от самцов, самки крабов держатся на участках акватории с температурой воды выше 6 °С. В летний период отмечены плотные скопления самок с икрой на глубинах от 3 м на песке, в зарослях ламинариевых водорослей, в поясе мидий. Плотность самок в скоплениях может достигать 3–5 экз/м², общая численность особей в скоплении – нескольких тысяч экземпляров.

В марте 2002 г. отмечена массовая линька половозрелых крабов в прибрежной зоне (галечно-песчаный склон бухты Романова в губе Амбарная на глубинах от 15 до 40 м). Средняя ШК перелинявших самцов составляла порядка 170 мм, плотность линных панцирей на дне – 0,8 экз/м². Общая площадь линочного поля была не менее 30 тыс. м². Соответственно, общее количество крабов, перелинявших на этом участке дна, было не менее 20–25 тыс. особей.

В этот же период на всех прибрежных склонах губ Амбарная и Печенга отмечалось массовое спаривание камчатского краба. Спаривающиеся пары находились в «позе рукопожатия». Средняя ШК самцов составляла 180–200 мм, самок – 120–150 мм. Спаривание происходило на глубинах от 5 до 25 м на скальных и крупно-глыбовых грунтах, практически без обрастаний. В отдельных случаях спаривание отмечено на границе пояса деструктурированных ламинариевых водорослей и литотамниевых галечников. Плотность спаривающихся крабов достигала 70 пар/200 м береговой линии в диапазоне глубин от 5 до 15 м.

Во время летней съемки 2002 г. также было отмечено спаривание крабов. Единичное наблюдение было сделано в июне 2002 г. на восточном склоне губы Амбарная на глубинах 25–35 м. На песчанно-галечном грунте были отмечены несколько пар очень крупных самцов с ШК более 250 мм в «позе рукопожатия» с самками, по всей видимости, только что достигшими половой зрелости (ШК порядка 100 мм). Спаривание отмечено в зоне ниже термоклина, при температуре воды 5–6 °С.

В тот же период, близ мыса Крикун, на глубинах от 8 до 20 м на ровном песчаном грунте были зарегистрированы скопления самок камчатского краба с ШК 130–150 мм, полностью погруженные в грунт. Диаметр агрегации крабов в песке составлял примерно 2 м, самки в агрегации располагались концентрическими кругами, в одной агрегации было 5–10 самок.

На протяжении десятков сотен метров берегового склона было отмечено несколько десятков подобных «гнезд» с самками в состоянии двигательной паузы. Характерно, что закопавшиеся в песок самки реагировали только на механическое прикосновение, так что в действительности «спящих» самок на акватории бухты могло быть существенно больше. Непосредственно в месте локализации «гнезда» неподвижных самок на поверхности грунта не было никаких следов, за исключением некоторых фрагментов роострумов или шипов на ходильных конечностях.

Анализ состояния «спящих» самок показал, что практически все они были на линочной стадии 3 и носили на плеоподах икру бурого цвета. Мертвые икринки на плеоподах встречались единично, что говорит о хорошей системе водообмена у крабов, находящихся в грунте.

Следует отметить, что у волосатого краба, обитающего у берегов Западного Сахалина, также отмечена двигательная пауза с полным погружением в грунт, длящаяся несколько суток (срок оценивался по наличию на поверхности песка над крабом характерных рифелей и накоплению органического детрита) (Переладов, 1999).

По аналогии можно предположить, что и самки камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря могут находиться в состоянии двигательной паузы не меньшее время.

Обсуждение

Условия прибрежной зоны Баренцева моря существенно отличаются от условий в нативном ареале камчатского краба на акватории дальневосточных морей.

Более теплый гидрологический режим, отсутствие льдов, арктический тип светового режима, другая кормовая база, незначительное количество хищников и прочие биологические факторы, несомненно, сказываются на различных аспектах биологии интродуцированного объекта.

Помимо этого, по геоморфологической структуре побережье Баренцева моря принципиально отличается от побережий Дальнего Востока. Высокая изрезанность берегов, наличие глубоких губ, фьордов, лагун разной степени замкнутости, резкий свал глубин непосредственно у береговой черты накладывают наиболее существенный отпечаток на многие особенности биологии камчатского краба и, в первую очередь, на его распределение.

Проведенные водолазные съемки показали, что на прибрежных мелководьях Варангер-фьорда в течение всего года распределены значительные количества особей камчатского краба всех возрастных групп. Их распределение существенно варьирует во времени и в пространстве, однако имеет некоторые обобщающие закономерности, определяющие структуру прибрежной части популяции в целом.

Это прежде всего выражается в картине распределения отдельных размерно-возрастных и половых группировок крабов. В отличие от акваторий дальневосточных морей, где каждая возрастная когорта камчатского краба обычно приурочена к определенному типу донного ландшафта (за исключением районов воспроизводства и участков дна с высокой мозаичностью биоценозов (Левин, 2001), в условиях Баренцева моря распределение различных возрастных группировок перекрывается, и они локализованы на ограниченных площадях прибрежной зоны.

Так, в отличие от Дальнего Востока, в прибрежной зоне Баренцева моря отмечены не только нерестовые скопления половозрелых особей, но и нагульные стада как самцов, так и самок. При этом, если распределение промысловых самцов лимитируется только температурными условиями (отмечен отход скоплений от берега после начала интенсивного прогрева), то распределение самок с икрой более лабильно к температурным условиям и определяется, по всей видимости, лишь гидродинамическим фактором (стада самок держатся на мелководьях до начала зимних штормов независимо от температурных условий).

Вполне понятно, что в районах, где изобаты 100–150 м проходят на расстоянии нескольких кабельтовых от берега, а кормовая база достаточна и доступна, у нагульных скоплений краба нет причин искать более благоприятные условия и, следовательно, осуществлять длительные и протяженные миграции вдоль побережья, как это происходит в дальневосточных морях.

В отличие от распределения половозрелых особей, в распределении молоди камчатского краба на прибрежных мелководьях Баренцева моря и молоди видов *Paralithodes* на Дальнем Востоке принципиальных различий не отмечено. И мальки и ювенильные особи распределены в прибрежье Баренцева моря в тех же биотопах, что и на акваториях нативного ареала — среди прибрежных биоценозов сессильного бентоса и у нижней кромки зарослей бурых водорослей (Pereladov, Miljutin, 2002). Существенные отличия заключаются лишь в том, что степень разнообразия и мозаичность биоценозов прибрежной зоны Баренцева моря существенно выше таковой для дальневосточных морей, и, следовательно, молодь крабов распределена среди биотопов прибрежья Баренцева моря равномернее за счет механического «перетекания» из одного биоценоза в другой в зависимости от текущих колебаний абиотических условий.

Однако последний вывод относится только к самому факту встречаемости молоди в тех или иных биотопах, то есть к тому, что можно определить как «фоновое» или рассредоточенное распределение.

В отличие от фонового распределения, агрегации молоди в условиях Баренцева моря строго локализованы и приурочены к определенным биотопам. В подавляющем большинстве случаев агрегированные скопления отмечены на галечниках или на вертикальных стенах. При этом на галечниках агрегации молоди предпочитали пояс литотамниевых водорослей (хотя встречались и на ракушечнике), а на вертикальных стенах — пояс актиний (хотя отмечены и среди зарослей ламинарии).

Наиболее плотные скопления отмечены для молоди с ШК 40–60 мм, то есть для особей примерно 2–3-летнего возраста. Характерно, что у особей этой размерной группы практически не отмечен травматизм, связанный с воздействием хищников. Доля особей с повреждениями ходильных конечностей у этой размерной группы молоди не превышала 5%. Можно предположить, что смертность этой размерной группы незначительна. Это предположение можно в какой-то мере объяснить особенностями биотопов: на литотамниевых галечниках размеры каверн между обросшей известковыми корками галькой позволяют молоди крабов в случае угрозы нападения «вжаться» в грунт, а на вертикальных стенах в качестве убежища от хищников молодь использует подошву крупных актиний.

Особый интерес вызывает стабильность агрегаций молоди в пространстве. Так, к примеру, в районе бухты Куйво–Мукка скопление молоди крабов с ШК 40–60 мм регулярно регистрируется на галечниках в диапазоне глубин от 10 до 30 м в течение года. Аналогичную стабильность имеет и скопление на вертикальной стене мыса Палтусово Перо, регистрируемое в одном и том же месте уже в течение 2-х лет. По всей видимости, механизм, обеспечивающий стабильность скопления в пространстве различен в зависимости от биотопа.

На галечниках основным стимулом для крабов находиться в пределах биотопа может быть богатая кормовая база и упомянутые выше микроубежища.

В отличие от горизонтальных биотопов, на вертикальных субстратах биомасса кормового бентоса незначительна, и вполне понятно, что при высокой плотности молоди крабов весь доступный бентос должен был быть давно уничтожен. Однако этого не наблюдается.

Стабильность этих скоплений на вертикалях в пространстве может объясняться следующими гипотезами:

1) молодь агрегируется на стенах только на определенной фазе своего жизненного цикла и в этот период резко снижает пищевую активность (например, перед линькой). Места скоплений при этом по своим океанографическим характеристикам и наличию укрытий от хищников (изолированные скальные полки и гроты, окруженные вертикальными свалами) наиболее благоприятны и безопасны для протекания данной фазы жизненного цикла;

2) спектр питания и энергетический баланс физиологического обмена у молоди крабов принципиально отличен от теоретического. Соответствующие биотопы прибрежной зоны способны обеспечить пищей плотные скопления молоди камчатского краба в течение длительного периода;

3) образование плотных скоплений молоди на скалах подчинено циркадному ритму и происходит только в дневное время (за исключением периода полярного дня), а в ночное время молодь мигрирует на значительные расстояния в поисках пищи. В этом случае наши представления о миграционных способностях молоди крабов занижены.

Последняя гипотеза в какой-то степени согласуется с классической интерпретацией поддинга, согласно которой «крабовые кучи» формируются только в светлое время суток, а в ночное время молодь рассредоточивается по окрестностям в поисках пропитания (Dew, 1990). Стоит, кстати, заметить, что для дальневосточных морей агрегации молоди на вертикальных стенах не отмечены, что, впрочем, объясняется крайней редкостью таких донных ландшафтов на побережьях Северной Пацифики.

С точки зрения выяснения закономерностей сезонного распределения камчатских крабов в прибрежной зоне интересны наблюдения за их молодью с ШК более 60 мм.

С одной стороны, показано, что в осенний период плотные скопления молоди этой размерной группы могут мигрировать в сторону открытого моря, пополняя промысловые группировки. С другой стороны, на ряде прибрежных акваторий круглогодично отмечались особи крабов с ШК 80–100 мм.

Можно предположить, что биотопы, отделенные от открытого моря мелководными порогами, являются для крабов данной размерной группы тупиковыми. Однако более мелкие крабы, с ШК более 60 мм, стремятся покинуть мелководья и

в осенний период мигрируют из прибрежной зоны в открытое море, по мере дальнейшего роста они становятся рекрутами промыслового стада.

Общеизвестно, что осенняя миграция крабов проходит по градиенту температуры, следуя за заглублиением термоклина в более холодные участки акватории.

На закрытых акваториях часть молоди может оказаться в «заперти»: по мере прогрева поверхностных вод выше комфортной температуры она уходит на глубину, минуя мелководные пороги у входа в залив. Затем, когда термоклин опускается ниже глубины входного порога, не успевшая скатиться в море молодь оказывается запертой в глубоководной части лагун и губ до следующего года.

Такая схема может объяснить низкую численность крабов с ШК 80–100 мм на акватории закрытых бухт, так как резкая температурная стратификация этих водоемов приводит к застою в них донной воды, то есть к локальным гипоксическим явлениям (заморам) и, следовательно, к повышенной смертности оставшихся на данных акваториях крабов. Интенсивность локальных заморов может резко усиливаться в периоды максимального прогрева поверхностного слоя воды в осенний период за счет большого количества водорослевого опада и органического детрита, разлагающегося в этот период на дне лагунных и бухтовых впадин.

К сожалению, имеющиеся данные не позволяют судить об интенсивности миграции молоди за пределы исследованной акватории и, следовательно, — о степени изолированности прибрежных скоплений от открытого моря.

Если это пополнение стабильно, то интенсивность его миграции будет определяться лимитом локальной кормовой базы в прибрежной зоне и гидрологическими параметрами среды. В этой ситуации вполне возможен сценарий, когда количество молоди крабов в прибрежной зоне достигнет такой величины, что локальная кормовая база не сможет обеспечить их нормальный рост до той стадии, когда «оседлый» стереотип поведения меняется на «миграционный». В этой ситуации может начаться циклическое накопление малоподвижных особей, сопровождающееся переполнением прибрежной экологической ниши.

Последнее рассуждение делает необходимым разработку специальных мер регулирования для той части популяции камчатского краба, которая обитает в прибрежной зоне Баренцева моря, на акватории закрытых и полузакрытых губ и заливов.

Многие из перечисленных выше аспектов распределения камчатского краба на сублиторали Баренцева моря определяются поведенческими стереотипами данного объекта. Поведенческие предпочтения оказывают существенное влияние на:

- 1) выбор мест обитания на той или иной стадии жизненного цикла;
- 2) на выживаемость в борьбе за существование против хищников;
- 3) на пищевые предпочтения в зависимости от возраста и пола.

С этой точки зрения интересно проанализировать изменение некоторых поведенческих реакций камчатского краба в зависимости от возраста.

Стереотипы пищевого поведения закладываются у камчатского краба, начиная от стадии малька. Непосредственно после оседания в поведении мальков отмечается не только обследование поверхности субстрата в поисках пищи, но и попытки ловить клешнями пищевые объекты в толще воды. По-видимому, это остаток стереотипа питания планктонной фазы развития, опосредованно свидетельствующий о том, что на данной стадии планктонные объекты играют в питании мальков краба существенную роль. Использование планктонных объектов питания определяет и особенности распределения мальков на субстрате — на внешних поверхностях талломов водорослей и прочих субстратах сессильного бентоса.

Но уже через несколько месяцев после оседания мальков стереотип пищевого поведения полностью меняется на бентосный. Кроме того, происходит перераспределение мальков на субстрате — они начинают прятаться внутри скоплений водорослей, проявляя активный отрицательный фототаксис, который можно интерпретировать как реакцию укрытия. На этой же фазе развития (после достижения размеров 3–5 мм по ШК) у мальков отмечены первые оборонительные

реакции на приближение потенциальной угрозы, что подтверждается и данными лабораторных экспериментов (Ковачева, Переладов, 2001).

В дальнейшем, по мере роста и, следовательно, защищенности от потенциальных хищников, пищевое поведение практически не меняется и состоит из двух стереотипов: тотальное обследование рыхлых грунтов в поисках мелких пищевых объектов или пастбищное поведение на твердых грунтах с избирательным поеданием относительно крупных организмов зообентоса (Ржавский, Переладов, 2003).

В отличие от пищевого поведения, оборонительные поведенческие реакции существенно меняются по мере роста молоди краба.

Как уже сказано, первые оборонительные реакции проявляются у мальков с ШК 3–5 мм и выражаются преимущественно в поиске убежища при приближении потенциальной опасности. В качестве убежища мальки используют нижние поверхности талломов водорослей. В отдельных случаях отмечена оборонительная реакция, выражающаяся в принятии «позы угрозы» (с растопыренными в сторону опасности клешнями), но эти случаи единичны. Попыток убежать от источника опасности мальки не предпринимают.

У молоди с ШК 10–20 мм оборонительная реакция также заключается преимущественно в поиске убежищ, которыми для этой размерной группы служат каверны в скальном субстрате, друзы митилид, скопления морских ежей и прочих организмов зообентоса. Реакция на опасность в виде принятия позы угрозы по-прежнему крайне редка, равно как и попытки активного ухода из зоны опасности.

Резкое изменение оборонительных стереотипов происходит при достижении молодыми крабами размеров 40–60 мм по ШК, когда для молоди характерно агрегированное поведение. Доминирующей реакцией агрегации молоди становится активное избегание источника опасности, особенно ярко выраженное на горизонтальных и наклонных грунтах, когда все стадо синхронно начинает убегать от опасности (преимущественно вниз по склону). Если скорость приближения источника опасности превышает скорость движения крабов, то часть из них пытается затаиваться в элементах микрорельефа грунта. Позу угрозы при этом принимают по-прежнему лишь единичные особи.

На вертикальных субстратах молодь с ШК 40–60 мм гораздо реже прибегает к активному уходу от опасности, предпочитая сразу же прятаться в складках рельефа, среди талломов бурых водорослей или под крупными актиниями.

Отдельной формой оборонительного поведения является поддинг, который на акватории Варангер-фьорда неоднократно отмечен для молоди камчатского краба с ШК 40–60 мм, но отсутствие собственных наблюдений за этим явлением не позволяет делать выводы об особенностях его проявления в условиях Баренцева моря.

В какой-то мере с поддингом можно сравнить отмеченные несколько раз на голых скалах плоские агрегации неподвижной молоди крабов. В губе Базарная в июле 2002 г. на глубине 12 м было отмечено скопление из 120–150 крабов с ШК 40–60 мм, которое представляло собой однослойное пятно крабов, располагавшихся на поверхности скалы ровными концентрическими кругами. Диаметр пятна достигал 2 м, отдельные особи сидели, плотно прижавшись друг к другу. Аналогичные, но меньшего размера плоские неподвижные агрегации отмечались в летний период и в других районах. В качестве гипотезы можно предположить, что отмеченные неподвижные скопления — диапауза, необходимая молоди для усвоения пищи. Аналогичную причину может иметь и отмеченная для половозрелых самок двигательная диапауза с закапыванием в грунт.

На следующей фазе развития, при достижении молодью размеров 80–100 мм по ШК, оборонительное поведение снова резко меняется. При приближении опасности крабы этой размерной группы практически перестают прятаться и убегать, а основной реакцией на опасность у них становится поза угрозы. Только при непосредственном контакте водолаза с крабом он пытается убежать. Наиболее ярко эта реакция на опасность выражена у самцов. Самки активно реагируют на опасность примерно в половине случаев, а в остальных — пытаются затаиться

на месте и не предпринимают никаких активных действий вплоть до контакта с водолазом.

По мере роста крабов этот стереотип реакции на опасность у них сохраняется вплоть до достижения максимальных размеров.

Таким образом, по мере развития стереотип защитного поведения камчатского краба меняется от пассивного индивидуального на пассивный групповой и, в конечном итоге, — на активный индивидуальный. Результатом такой смены стереотипов поведения является, по всей видимости, изменение индивидуальной выживаемости, которая минимальна при пассивном индивидуальном поведении и максимальна при активном групповом или индивидуальном поведении.

С этой точки зрения можно предполагать, что снижение смертности молоди камчатского краба в ходе жизненного цикла происходит в несколько этапов: вначале после формирования групповых защитных реакций и в дальнейшем после достижения половой зрелости и формирования активной индивидуальной реакции на потенциальную опасность.

Выводы

1. На сублиторали Баренцева моря особи камчатского краба всех возрастов (от мальков до половозрелых самцов и самок) отмечены во все сезоны года в диапазоне глубин от уреза воды до 60 м и более (молодь) и от 3 м и глубже (половозрелые особи).

2. На ранних стадиях жизненного цикла особи краба образуют локальные скопления с высокой плотностью.

3. Распределение взрослых особей определяется прежде всего гидрологическими характеристиками (температурой воды).

4. Не отмечено избирательного распределения взрослых особей среди различных биотопов.

5. Пищевое поведение отмечено на всех субстратах вплоть до вертикальных стен и сублиторальных зарослей бурых водорослей.

6. В первые несколько месяцев после оседания плотность распределения мальков камчатского краба уменьшается в десятки раз, что, по всей видимости, связано с их повышенной смертностью на этой стадии развития.

7. Резкое снижение смертности молоди камчатского краба происходит после достижения размера 40–60 мм по ШК при условии возможности формирования отдельными особями плотных агрегаций, а также после достижения половой зрелости и окончательного формирования стереотипа активной оборонительной реакции на приближение хищника.

Заключение

Проведенные в течение 2001–2002 гг. водолазные съемки носили предварительный, рекогносцировочный характер и охватывали лишь незначительную часть исследуемой акватории. Поэтому их результаты не позволяют получить окончательное представление о структуре популяций камчатского краба и прочих промысловых объектов прибрежной зоны восточной части Варангер-фьорда.

Камчатский краб — объект долгоживущий, а с момента его вселения прошло не так много времени, и говорить, что жизненный цикл краба в новых условиях принципиально поменялся по сравнению с нативным неправомерно. Скорее всего, мы имеем дело с процессами адаптации и формирования новых стереотипов как в жизненном цикле, так и в поведении этого вида.

В настоящей работе не ставились задачи оценки численности молоди и взрослых особей камчатского краба на исследованной акватории, однако на уровне экспертной оценки было подсчитано, что в сублиторали исключительной экономической зоны в восточной части Варангер-фьорда ежегодно оседает несколько десятков миллионов мальков камчатского краба. В этих же водах постоян-

но обитает не менее нескольких сотен тысяч особей неполовозрелой молодежи камчатского краба и периодически находятся не менее сотни тысяч промысловых особей. Эти цифры, несомненно, условны, однако заставляют задуматься о возможных экологических последствиях столь высокой численности крабов на ограниченной акватории и приступить к разработке мер по ее стабилизации.

Пользуясь случаем, выражаю благодарность всем сотрудникам подводно-технического клуба «Нерей» (г. Заполярный), и особенно А.С. Купрацевичу и Г.А. Каминскому, за неоценимую помощь в организации подводных работ, а также в сборе и первичной обработке биологического материала. Благодарю также М.Ю. Сабурину, Д.А. Боровкова и А.В. Лабутину за помощь в проведении подводных работ и сборе биологического материала.

Литература

- Ковачева Н.П., Переладов М.В.** 2001. Биотехника искусственного воспроизводства камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в системе с замкнутым циклом водоснабжения // Тезисы докладов Международной научно-практической конференции «Прибрежное рыболовство – XXI век». Южно-Сахалинск: Сахалинское книжное изд-во. С. 61–62.
- Кузьмин С.А., Беренбойм Б.И.** 2000. Состояние запаса и перспективы промысла камчатского краба в Баренцевом море // Материалы отчетной сессии ПИНРО по итогам научно-исследовательских работ в 1998–1999 гг. Ч. 2. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 177–187.
- Левин В.С.** 2001. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*. Биология, промысел, воспроизводство. С-Пб.: Ижица. 198 с.
- Орлов Ю.И.** 1997. О вселении промысловых крабов в Баренцево море // Рыбное хозяйство. № 9. С. 86–97.
- Переладов М.В.** 1999. Некоторые особенности поведения волосатого краба в естественных условиях и вблизи орудий лова // Прибрежные гидробиологические исследования. М.: Изд-во ВНИРО. С. 155–162.
- Ржавский А.В., Переладов М.В.** 2003. Питание камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на мелководье Варангер-фьорда (Баренцево море): изучение содержимого пищеварительного тракта и визуальные наблюдения // В настоящем сборнике.
- Федоров В.В.** 1982. Методические рекомендации по проведению морских ландшафтных исследований в рыбохозяйственных целях. М.: Изд-во ВНИРО. 66 с.
- Dew, C.B.** 1990. Behavioral ecology of podding red king crab, *Paralithodes camtschatica* // Can. J. Fish. Aquatic Sci. Vol. 47. № 10. p. 1944–1958.
- Pelletreau K.N., Muller-Parker G.** 2002. Sulfuric acid in the phaeophyte alga *Desmarestia munda* deters feeding by the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* // Marine Biology. V. 141. № 1. p. 1–9.
- Pereladov M.V., Miljutin D.M.** 2002. Population structure of blue king crab (*Paralithodes brevipes*) in the northwestern Bering Sea // Proceeding of the Symposium Crabs 2001. Crabs in cold water regions: biology, management and economics. University of Alaska Sea Grant College Program. Anchorage. Alaska. USA. P. 511–520.
- Powell G.C., Nickerson R.B.** 1965. Aggregations among juvenile king crabs (*Paralithodes camtschatica* Tilesius) // Kodiak. Alaska. Anim. Behav. 13(2–3). P. 374–380.