

УДК 595.384.2 (268.45)

**Питание камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*)
на мелководье Варангер-фьорда (Баренцево море):
изучение содержимого пищеварительного тракта
и визуальные наблюдения**

*А.В. Ржавский (Институт проблем экологии
и эволюции им. А.Н. Северцова, РАН)*

М.В. Переладов (ВНИРО)

**Feeding of king crab (*Paralithodes camtschaticus*)
on the Varanger-fjord shoalness (Barents Sea):
studies of the alimentary canal content and visual observations**

*A.V. Rzhavskiy (A.N. Severtsov Institute of Ecology
and Evolution Problems, RAS)*

M.V. Pereladov (VNIRO)

Data on the content of food organisms of the king crab (*Paralithodes camtschaticus*), mainly immature individuals, were obtained in the Varanger-fjord (Barents Sea) from depths of 2 to 50 m. Based on results of the crab alimentary canal content and visual observations on its feeding in the wild, not less than 4 species of algae, 33 species of invertebrate animals and 3 species of fishes were registered as feeding organisms. By frequency of occurrence the leading role in its feeding (after detritus) belongs to bivalve mollusks. Feeding mechanisms of adult crabs on soft and hard bottoms are described, as well as feeding activity of different age-groups from juveniles to mature specimens. Feeding on one or other food organism is defined only by the availability of hydrobionts of specific size for a corresponding size-group of king crabs.

При вселении камчатского краба в Баренцево море проблемы возможного негативного влияния на местные экосистемы практически не обсуждались. Сегодня же очевидно, что проблема воздействия видов-вселенцев на местные экосистемы очень актуальна, поскольку массовое развитие чужеродных видов приводит к подавлению или вытеснению местных видов, в первую очередь в результате хищничества или конкуренции. В этом отношении влияние краба на донные сообщества Баренцева моря требует изучения. Изучение спектра питания *Paralithodes camtschaticus*, пищевой активности и механизмов добычи пищи позволяет выяснить, какие группы морских донных организмов и в какой степени им потребляются.

Сведений о питании камчатского краба в его естественном районе обитания (Северной Пацифике) достаточно много, подробный обзор работ по этой теме приводится В.С. Левиным (2001). Аналогичная же информация для Баренцева моря весьма ограничена, а имеющиеся данные относятся в основном к открытой части моря и для особей с шириной карапакса (ШК) не менее 10 см (Герасимова и др., 1996; Kuzmin et al., 1996; Герасимова, Кочанов, 1997; Павлова и др., 1999; Павлова, 2001; Кузьмин, Гудимова, 2002). Лишь В.Б. Матюшкиным (2001) был изучен

спектр питания мальков и молоди в губе. Н.А. Зубкова (1964) исследовала питание краба в экспериментальных условиях.

Нашей целью было получить информацию о питании краба в мелководной прибрежной зоне Баренцева моря, и в первую очередь для молоди.

Материал и методика

Сбор материала для изучения питания краба проводился в Варангер-фьорде 24–30 июня 2001 г. (13 экз., акватория бухты Восточная Немецкая), 25–30 марта 2002 г. (56 экз., у мысов Романова, Палтусово Перо, на акватории губы Амбарная и бухты Куйво-Мукка) и 23 июня – 5 июля 2002 г. (81 экз., у мысов Палтусово Перо, Романова и на акватории губ Амбарная, Базарная, Долгая Щель) (рис. 1).

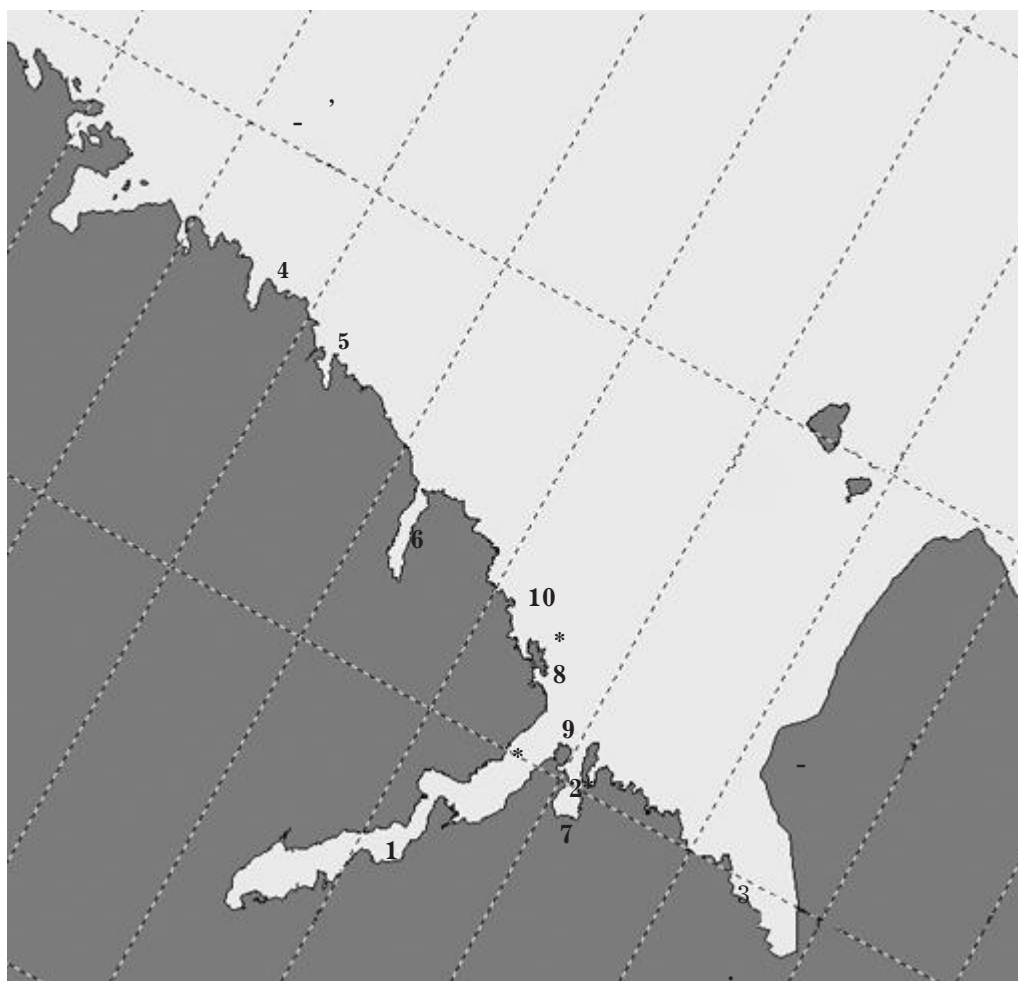


Рис. 1. Карта-схема восточной части Варангер-фьорда (Баренцево море):
1 – бухта Куйво-Мукка; 2 – губа Амбарная; 3 – мыс Хирвасниemi; 4 – губа Полютиха Западная;
5 – губа Базарная; 6 – губа Долгая Щель; 7 – Соленые озера (Сисьявр); 8 – мысы Ристиниemi
и Палтусово Перо (Колокол); 9 – мыс Романова; 10 – мыс Пеканиemi;
* – другие точки водолазных разрезов и станций

Материал собран с глубин 5–50 м как на скальных, так и на мягких грунтах и представлен преимущественно молодью. У собранных крабов (в большинстве случаев) определяли пол и измеряли ШК между двумя максимально удаленными точками на боковых сторонах, исключая шипы, штангенциркулем с точностью до 0,1 мм, фиксировали желудки и кишечник или же краба целиком.

Сборы в июне 2001 г. носили случайный характер. В марте 2002 г. собирали всех встречавшихся крабов, за исключением спаривающихся, так как в период размно-

жения камчатский краб не питается (Левин, 2001). В июне — июле 2002 г. целенаправленно собирали молодь крабов с ШК до 60 мм. Основная часть выборки была получена с вертикальных стен и на валунно-глыбовых субстратах.

Для сравнения полученных данных важно знать время поимки крабов и продолжительность периода между добычей животных и обработкой материала, поскольку у камчатского краба существуют суточные пики активности питания, а пища переваривается довольно быстро (Левин, 2001; Кузьмин, Гудимова, 2002). Весной 2001 г. материал был собран приблизительно в одно и то же время (около 11–13 ч), а фиксация материала происходила в течение часа после добычи. Летом 2002 г. крабов собирали также в дневное время, их фиксацию проводили в течение 1–2 ч после отлова.

Так как общие размеры выборок из каждой съемки были относительно малы, при обработке крабов не разделяли по биотопам и глубинам.

При камеральной обработке желудок и кишечник каждой особи вскрывали и под биноклем в чашке Петри или камере Богорова анализировали их содержимое (совместно). Обнаруженные фрагменты идентифицировали как можно точнее, в зависимости от степени сохранности и размеров фрагментов. По возможности определяли количество потребленных особей. Подсчет мелких гастропод и двустворок (размером приблизительно до 5–7 мм) проводили по сохранившимся целиком раковинам. Более крупных двустворчатых моллюсков подсчитывали в основном по парным макушкам. Если макушки были одиночными, из них составляли подходящие по размеру пары, которые потом учитывали как один экземпляр. В случае непарных разноразмерных макушек за один экземпляр принимали каждую из них. При отсутствии макушек одним экземпляром считалась вся совокупность фрагментов раковины данного вида. Гастропод подсчитывали по крышечкам или макушкам, изредка — по радуле. Если вид был представлен только фрагментами раковин без макушек, его учитывали как один экземпляр. Количество съеденных червей-пектинарий оценивали по щетинкам опахалам — палленам или же по фрагментам трубок. Хитонов иногда удавалось подсчитать по числу первых или последних раковинных пластинок. При их отсутствии ориентировались на количественно-размерную совокупность встреченных фрагментов. Офиур учитывали количественно только по центральным дискам. Для оценки численности усонюгих раков, морских ежей, морских звезд и водорослей подходящих фрагментов в пищеварительном тракте не было. Остальные таксоны встречались единично. Количественный учет фораминифер проводили только для летних сборов 2002 г.

Кроме того, водолазы проводили непосредственные подводные наблюдения в ряде точек, где происходил отбор материала для изучения пищеварительного тракта, а также в озере Сисъявр — практически замкнутой лагуне, отделенной от губы Амбарная узкой мелководной протокой. Наблюдения за пищевым поведением крабов проводили на каждой водолазной станции параллельно с отбором проб и описанием трансекты. В некоторых случаях наблюдали за поведением отдельных особей камчатского краба в течение 10–30 мин.

Суммарное время подводных наблюдений за особенностями пищевого поведения крабов составило примерно 10 ч. Некоторые наблюдения за пищевым поведением крабов были проведены в аквариальных условиях и в литоральных ваннах с морской водой, куда было помещено несколько десятков молоди краба. Суммарное время наблюдений за крабами в береговых условиях составляло порядка 10–15 ч.

Результаты

1. Общий спектр питания.

По результатам обработки желудков и кишечника, совокупный список донных организмов насчитывает не менее 33-х видов беспозвоночных животных и четырех видов водорослей (таблица). По данным визуальных наблюдений, были дополнительно отмечены рыбы: пинагор (*Cyclopterus lumpus*), камбала (*Pleuronectes* sp.) и мойва (*Mallotus villosus villosus*).

Сводный таксономический состав объектов питания камчатского краба в Варангер-фьорде.
По результатам изучения содержимого пищеварительного тракта

Таксономическая принадлежность	Вид
Отдел CHLOROPHYTA	
Сем. Ulvacea	1. Gen. spp.
Отдел PHAEOPHYTA	
Сем. Chordariaceae	2. <i>Chordaria flagelliformis</i> ?
Сем. Laminariaceae	3. Gen. spp.
Отдел RHODOPHYTA	
Сем. Ceramiaceae	4. <i>Ptilota</i> sp. (<i>plumosa</i> ?)
Тип SARCOMASTIGOPHORA	
Класс Foraminifera	5. Gen. spp.
Тип CNIDARIA	
Класс Hydrozoa	6. Gen. sp.
Тип ANNELIDA	
Класс Polychaeta	
Сем. Sabellidae	7. Gen. sp.
Сем. Pectinariidae	8. <i>Cistenides hyperborea</i>
Сем. Spirorbidae	9. <i>Paradexiospira (Spirorbdes) vitrea</i>
Тип BRYOZOA	10. Gen. sp.
Тип MOLLUSCA	
Класс Loricata	
Сем. Tonicellidae	11. <i>Tonicella marmorea</i>
Класс Gastropoda	
Сем. Skeneopsidae	12. <i>Skeneopsis planorbis</i>
Сем. Lepetidae	13. <i>Lepeta coeca</i>
Сем. Patellidae	14. <i>Testudinalia testudinalis</i>
Сем. Buccinidae	15. <i>Buccinum</i> sp. (<i>undatum</i> ?)
Сем. Naticidae	16. Gen. sp.
Сем. Trochidae	17. <i>Margarites groenlandica</i>
	18. <i>Margarites helicina</i>
Сем. Lacunidae	19. <i>Eipheria</i> sp. (<i>vincta</i> ?)
Класс Bivalvia	
Сем. Nuculanidae	20. Gen. sp. (<i>Yoldia</i> ?)
Сем. Hiatellidae	21. <i>Hiatella arctica</i>
Сем. Mytilidae	22. <i>Mytilus edulis</i>
	23. <i>Modiolus modiolus</i>
Сем. Clinocardiidae	24. <i>Serripes groenlandica</i>
	25. <i>Ciliatocardium ciliatum</i>
Сем. Arctidae	26. <i>Arctica islandica</i>
Сем. Tellenidae	27. <i>Macoma</i> aff. <i>calcareae</i>
Сем. Astartidae	28. <i>Tridonta borealis</i>
	29. <i>Elliptica elliptica</i>
Сем. Anomiidae	30. <i>Heteronomia</i> sp.
Сем. Pectinidae	31. <i>Chlamys islandicus</i>
Тип ARTHROPODA	
Класс Crustacea	
Отряд Cirripedia	
Сем. Balanidae	32. <i>Balanus</i> spp.
Класс Decapoda	
Сем. Majidae	33. <i>Hyas</i> sp.
Тип ECHINODERMATA	
Класс Asteroidea	34. <i>Asterias rubens</i> ?
Класс Echinoidea	
Сем. Strophocentrotidae	35. <i>Strongylocentrotus</i> spp.
Сем. Echinidae	36. <i>Echinus esculentus</i>
Класс Ophiuroidea	37. <i>Ophiopholis aculeata</i>

2. Анализ содержимого желудков и кишечника.

Июнь 2001 г. ШК крабов, собранных в июне 2001 г., в основном составляла 13–15 см. Два экземпляра имели размеры 22 и 24 см, а два других — 9 и 10 мм. Крабы были добыты преимущественно на рыхлых грунтах (песок, пояс водорослевого опада), на глубинах 10–20 м.

У пяти из 13-ти собранных особей желудки были пустыми, однако остатки пищи содержались в кишечниках. У 11-ти крупных особей наиболее часто встречались двустворчатые моллюски (всего восемь видов) в количестве от одного до четырех экз. на особь, за исключением мидий, число которых у одного краба могло достигать 25 экз. Для *Macoma aff. calcarea* отмечена 100 %-ная встречаемость. Также регулярно (встречаемость более 70 %) отмечали по одному экземпляру многощетинкового червя *Cistenides hyperborea*. Усоногие раки, гастроподы, морские ежи встречались единично. Остальные таксоны найдены не были. В пищеварительном тракте двух экземпляров молоди обнаружены фрагменты игл морского ежа рода *Strongylocentrotus*, раковины двустворчатого моллюска рода *Heteranomia* и фораминиферы. У всех особей отмечен детрит.

Март 2002 г. Из 56-ти добытых особей 34 были самцами и 22 — самками. Размеры крабов, собранных в марте 2002 г. (за исключением спаривающихся), варьировали в основном от 1,5 до 9 см, единичные экземпляры достигали 11–13 см. Средняя ширина карапакса составила 4,5 см.

Крабы собраны на глубинах от 5 до 30 м, преимущественно на скальных субстратах в поясах ламинариевых водорослей, модиолуса, корковых багрянок и актиний. Часть особей — в поясе литотамниевых галечников и на песке с ракушей.

Видовой состав пищи был гораздо богаче, чем в предыдущем материале, и насчитывал не менее четырех видов водорослей и 19-ти видов беспозвоночных животных. Особи с пустым пищеварительным трактом не отмечены, хотя у нескольких крабов остатки пищи находились только в кишечниках.

По встречаемости наиболее существенную роль в питании, как и в июне 2001 г., играли опять же двустворчатые моллюски, а также морские ежи. Почти 100%-ную встречаемость имел и детрит (рис. 2). Однако среди двустворок преобладали митилиды (*Mytilus edulis* и *Modiolus modiolus*, в основном спат) — их встречаемость составила 39 % от общего числа двустворок. Для каждого из остальных шести видов двустворок встречаемость не превышала 15 %. Среди ежей доминировали представители рода *Strongylocentrotus* — 85 %, на долю *Echinus esculentus* пришлось остальные 15 %. Из гастропод наиболее часто встречалась *Margarites groenlandica*, из полихет — *Cistehides hyperborea*. Численность каждого из видов (поддающихся учету), потребленного одним крабом, составляла 1–4 экз., и только для спата митилид достигала 15 экз.

Заметных различий в составе пищи между самцами и самками, а также между особями разных размеров не отмечено. Во всех случаях по встречаемости (после детрита) доминировали двустворчатые моллюски, второе–третье места делили морские ежи, водоросли, хитоны и фораминиферы.

У крабов с ШК до 3 см число видов, потребленных отдельной особью, было ниже, чем у более крупных экземпляров, но общее видовое разнообразие добычи было практически одинаковым. Наиболее заметной тенденцией явилось увеличение доли фораминифер в питании особей с ШК до 5 см по сравнению с более крупными.

Июнь — июль 2002 г. Из 81-го добытого экземпляра 46 были самками и 35 — самцами. Особи, добытые летом 2002 г., имели ШК 1,7–5,9 см (средняя 4,2 см).

Крабы собраны на глубинах от 5 до 50 м, преимущественно на скальных субстратах в поясах ламинариевых водорослей, модиолуса, корковых багрянок и актиний, часть особей — в поясе литотамниевых галечников и на песке с ракушей.

Двадцать особей (почти 25 %) имели очень мягкие панцири, что свидетельствует о недавно прошедшей линьке. При этом 25 крабов имели пустые желудки и кишечники, а еще 15 содержали незначительное количество детрита и были отнесены к пустым. Следует отметить, что в эту группу попала большая часть крабов (15 экз.) с мягкими карапаксами. Дальнейшие результаты приводятся только для

41-го экземпляра (20-ти самцов и 21-й самки, включая пять недавно перелинявших особей обоего пола), у которых, помимо детрита, в пищеварительном тракте были остатки различных животных и растительных организмов. Спектр питания составил не менее двух видов водорослей и 20-ти видов беспозвоночных животных.

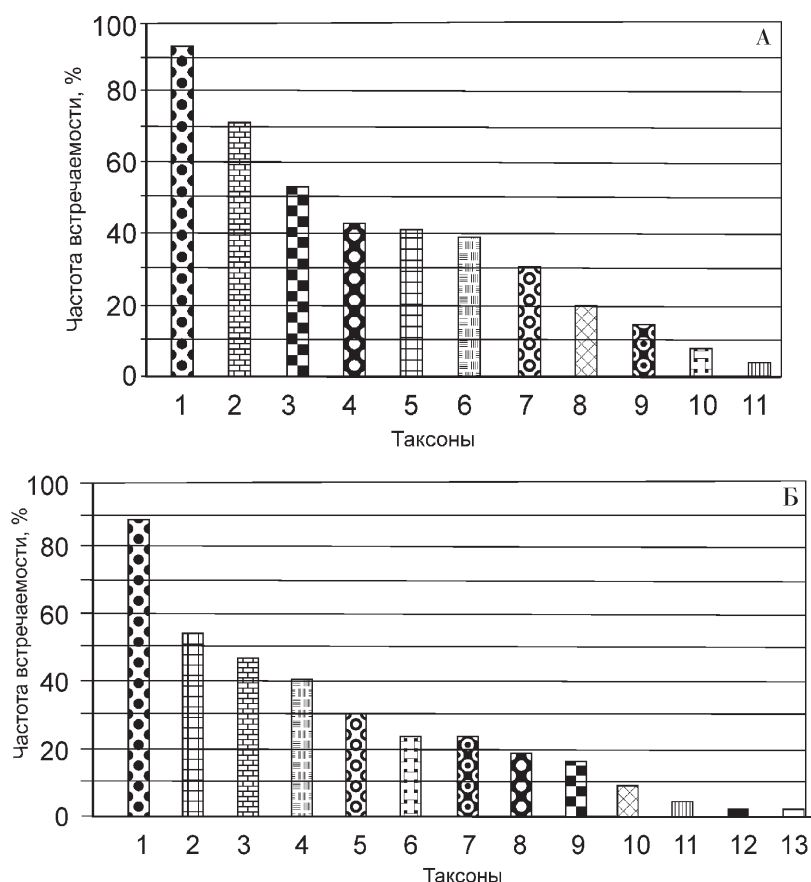


Рис. 2. Встречаемость детрита и различных таксонов в пищеварительном тракте крабов в марте 2002 г. А (1 – детрит; 2 – двустворчатые моллюски; 3 – морские ежи; 4 – водоросли; 5 – брюхоногие моллюски; 6 – фораминиферы; 7 – панцирные моллюски; 8 – ракообразные; 9 – многощетинковые черви; 10 – офиуры; 11 – гидроиды) и в июне – июле 2002 г. Б (1 – детрит; 2 – брюхоногие моллюски; 3 – двустворчатые моллюски; 4 – фораминиферы; 5 – панцирные моллюски; 6 – офиуры; 7 – многощетинковые черви; 8 – водоросли; 9 – морские ежи; 10 – ракообразные; 11 – гидроиды; 12 – мшанки; 13 – морские звезды)

Как и ранее, двустворчатые моллюски составили значительную долю в питании крабов, однако несколько уступили брюхоногим моллюскам, которые в предыдущих сборах встречались довольно редко. Заметно чаще, чем в марте 2002 г., отмечались офиуры и панцирные моллюски, а встречаемость морских ежей и водорослей сильно снизилась (см. рис. 2, Б). Были отмечены не попадавшиеся ранее в нашем материале морские звезды и мшанки.

Среди двустворок опять же преобладали митилиды (43 % от всех двустворок), а также *Heteranomia* sp. (22 %), общая встречаемость остальных четырех видов составила 35 %. Среди ежей доля представителей рода *Strongylocentrotus* составила 71 %, *E. esculentus* – 29 %. Из гастропод наибольшую роль в питании играли моллюски рода *Margarites* (64 %) и, в меньшей степени, – *Eipheria* (18 %). На три остальных вида гастропод в сумме пришлось 18 %. Полихеты были представлены почти исключительно *Cistenides hyperborea*. Численность большинства видов (подающихся учету), потребленных одним крабом, составляла обычно 1–3 экз. У *Margarites* она могла достигать 7, у мидий – 15, а у фораминифер более 20 экз. Каких либо значимых различий в питании между самками и самцами не отмече-

но. Анализ по размерному составу не проводили из-за малой выборки особей, имевших остатки пищи в пищеварительном тракте, и довольно однородного размерного состава.

3. Визуальные наблюдения за питанием

Сеголетки. В 2002 г. в озере Сисъявр произошло очень интенсивное оседание камчатского краба. Средняя ШК сеголеток в июне составляла 0,2 см.

В этот период мальки крабов были малоподвижны, пищевое поведение *in situ* зарегистрировать не удалось. В аквариальных же условиях береговой базы пищевые движения (перенос частиц с поверхности субстрата, талломов *Desmarestia aculeata*, к ротовому аппарату передними конечностями) у отдельных мальков отмечались с частотой 2–3 движения в минуту. Зарегистрированы пищевые движения (взмахи) передних конечностей в толще воды: значит в данный период мальки краба могут активно питаться планктонными организмами. Подтверждением этой гипотезы является тот факт, что в июле в толще воды Варангер-фьорда отмечены значительные концентрации науплиусов баянусов, которые по своим размерам вполне доступны в качестве пищевого объекта для мальков краба.

В сентябре 2002 г. средняя ШК сеголеток составляла уже 0,4 см. Их пищевое поведение отличалось от поведения, отмеченного в летний период. Осенью в естественных условиях мальки совершали пищевые движения по отношению к донным субстратам — водорослям и минеральным поверхностям, покрытым детритом. В аквариальных условиях было отмечено, что мальки практически постоянно находятся в поисках пищи, лишь изредка замирая в неподвижности. Пищевые движения в толще воды не отмечены.

Годовики. Численность годовиков камчатского краба с ШК от 1 до 2,5 см на обследованных акваториях Варангер-фьорда в течение 2001–2002 гг. была крайне мала. При этом их пищевое поведение в летне-осенний период было весьма активным. Крабы постоянно подносили клешнями ко рту кусочки пищи, потребляя детрит, гидроидных полипов, мелких полихет и моллюсков, преимущественно спат мидий. В марте 2002 г. годовалая молодежь камчатского краба была мало активна, пищевое поведение практически не отмечалось.

Молодь с ШК 40–60 мм. Молодь камчатского краба этой размерной группы была наиболее многочисленна на исследованных акваториях мелководий Баренцева моря в 2002 г. Для данной возрастной группы молоди характерно два типа распределения — фоновое и агрегированное. Наиболее характерным стереотипом поведения одиночных крабов была пищевая активность, выражавшаяся в непрерывном обследовании грунта и поедании различных пищевых объектов (обрывков водорослей, двустворчатых моллюсков и др.) Для скоплений молоди также было характерно активное пищевое поведение, имевшее свои особенности в зависимости от биотопа. На галечниках стадо молоди крабов обычно синхронно двигалось в определенном направлении, постоянно перебирая клешнями грунт перед собой и заглатывая пищевые объекты. На вертикальных стенах двигательная и пищевая активность крабов была существенно ниже. Одни особи сидели неподвижно, прижавшись к субстрату или к подошвам актиний, другие, практически не перемещаясь, ощипывали поверхность скал и литотамниевых корок.

В скоплениях молоди крабов с ШК 40–60 мм зарегистрированы периоды массовой линьки. По наблюдениям в аквариальных условиях, крабы с мягкими панцирями начинали совершать активные пищевые движения.

Молодь с ШК 8–10 см. Численность молоди камчатского краба этой размерной группы на обследованных участках прибрежных акваторий была не велика, крабы активно питались, постоянно ощупывая клешнями субстрат перед собой. Различий в особенностях питания в зависимости от сезона года и типа субстрата не отмечено.

Половозрелые крабы (ШК более 10 см). Для поведения половозрелых крабов характерна постоянная пищевая активность, за исключением периода спаривания. Крабы обоих полов на любых субстратах практически постоянно совершали движения клешнями передних конечностей в поисках пищевых объектов. Так как

все погружения совершались в дневное время суток, судить о суточной динамике пищевой активности крабов не представляется возможным.

Однако в зависимости от типа грунта механизм питания разный.

Рыхлые грунты. На песке, ракушечнике, галечнике половозрелые крабы активно перекапывают клешнями грунт до глубины 5–10 см (глубина перекопанного слоя грунта лимитируется его рыхлостью и размером клешни). При этом избирательности в захвате фрагментов грунта не отмечено. Так, например, во время питания на песке, краб постоянно подносит клешней к ротовому аппарату комки грунта, перемешанные с донными организмами, а также остатками раковин и водорослей.

Отсев пищевых объектов происходит в два этапа. На первом этапе ногочелюсти проводят первичную селекцию, отбрасывая основную часть минеральных составляющих грунта, на втором этапе, по всей видимости, уже челюстным аппаратом производят окончательную селекцию, дробление пищевых объектов и заглатывание пищевого комка.

Отмечено, что отдельные фрагменты мертвых раковин достаточно долго могут находиться на «обработке» в ротовом аппарате, где они многократно дробятся на более мелкие части (мы наблюдали за дроблением раковины мии). Затем на входе в глотку происходит окончательный отсев минеральных остатков, но не исключено, что при этом может иметь место частичное заглатывание твердых фрагментов мертвых донных организмов.

Твердые грунты. Здесь питание краба происходит селективно: пищевая ценность объекта определяется непосредственно в момент его захвата без обработки в ротовом аппарате. Мелкие пищевые объекты при этом сразу отправляются в глотку, а более крупные дробятся челюстями и очищаются от минеральных компонентов. Такой тип обработки характерен при питании крабов крупными моллюсками и морскими ежами.

Непосредственно в природных условиях удалось проследить только за процессом поедания самкой мидий с длиной раковины примерно 10–15 мм. Самка в течение получаса была практически неподвижна на мидийной банке среди зарослей *Laminaria digitata* на глубине 4–5 м. За это время ею было съедено 5–6 мидий, но все пустые раковины с остатками аддукторов остались на грунте. Значит краб старается заглатывать только мягкие ткани моллюска.

Аналогичный факт выедания мягких тканей отмечен при наблюдении *in situ* за самцом, поедающим крупного морского ежа. Еж был расколот пополам, и краб в течение нескольких минут «вылавливал» клешнями из его панциря гонады и мягкие ткани, не трогая фрагменты панциря и аристотелева фонаря. Кроме того, по наблюдениям в аквариальных условиях (личное сообщение Л.В. Павловой), крабы при питании ежами проламывают у них в панцире лишь отверстие, достаточное для проникновения внутрь клешни, а не дробят панцирь целиком.

Трупоедство. Стоит также отметить использование крабами в качестве пищи трупов рыб. За период подводных наблюдений 4 раза был зарегистрирован процесс питания крабов рыбными останками. Во всех случаях это были самцы с ШК более 15 см. Можно было однозначно утверждать, что краб поедает именно трупы, а не рыб, пойманных им самим. В двух случаях краб питался останками пинагора, в третьем случае — камбалы, в четвертом — мойвы (сообщение А.Н. Купрацевича). Мойва в качестве пищевого объекта была зарегистрирована в весенний период и, скорее всего, представляла собой погибшую отнерестившуюся особь.

Краб с останками камбалы был встречен в июне 2001 г. в бухте Восточной Немецкой на глубине 8 м на границе пояса ламинарии и песка. При размере краба порядка 150 мм по ширине карапакса, длина камбалы была около 25 см, голова и часть брюшной полости камбалы отсутствовали.

Крабы с останками пинагоров были встречены в июне 2001 и в сентябре 2002 г. на скальном грунте под вертикальными стенами отдельно стоящих в открытом море островов, на глубинах 20–25 м. Добыча в обоих случаях представляла собой куски шкуры с плавниками. Учитывая постоянное присутствие в прибрежной зоне этих районов тюленей, можно предположить, что крабы подбирали останки рыб, не доеденных ластоногими.

Обсуждение результатов

Пищевой спектр. Сведения о спектре питания камчатского краба весьма многочисленны и разнообразны (Левин, 2001). В настоящей статье мы ограничиваемся лишь сравнением с имеющимися литературными данными по Варангер-фьорду и мелководью на других участках Баренцева моря.

Часть материала О.В. Герасимовой и М.А. Кочанова (1997) была собрана в Варангер-фьорде, однако эти данные в публикации невозможно вычленишь из остального массива. Кроме того, в их материале доминировали особи с ШК более 12 см, и собран он, видимо, с глубин не менее 100 м. Авторы лишь сообщают, что доминирующими таксонами по частоте встречаемости в Варангер-фьорде были полихеты и сипункулиды. Последние вообще не были встречены в наших сборах, равно как приапиды, скафоподы и икра рыб. Питание рыбой было зафиксировано только по визуальным наблюдениям. Многощетинковые черви встречались довольно часто, но не доминировали (см. рис. 2, 3). С другой стороны, этими авторами не отмечено питание фораминиферами и мшанками, и ничего не говорится о нахождении в пищеварительном тракте детрита. Доминирование полихет и присутствие не отмеченных нами таксонов в материалах О.В. Герасимовой и М.А. Кочанова (1997), скорее всего, связано с кормлением крабов на мягких грунтах и на больших глубинах. Отсутствие фораминифер в материале этих авторов, вероятно, обусловлено тем, что они изучали в основном половозрелых особей (по нашим данным, встречаемость фораминифер в пищеварительном тракте резко снижается у особей с ШК более 50 мм). Мшанки же в принципе отмечались нами довольно редко.

Данные Л.В. Павловой (2001) интересны тем, что собранные в мае материалы получены также для мелководья (около 30 м). Однако крабы добыты в Кольском заливе, и ширина их карапакса колебалась от 103 до 178 см. Сравнивая наши малочисленные сборы особей аналогичных размеров, можно отметить более богатый спектр пищевых объектов в Кольском заливе как на видовом уровне (для полихет и двустворчатых моллюсков), так и на уровне более высоких таксонов. Так, из ракообразных в Кольском заливе (помимо усоногих раков) были отмечены раки-отшельники и амфиподы, зафиксирован случай каннибализма. В пищеварительном тракте также встречались кости мелких рыб, остатки немертин, актиний и много мусора антропогенного происхождения. Различия в видовом составе могут быть отнесены на счет слишком малой выборки крупных крабов в нашем материале, а отсутствие или наличие антропогенного мусора, скорее всего, отражает степень захламленности дна обеих акваторий.

В.Б. Матюшкин (2001) изучал питание молоди камчатского краба из губы Ура на глубинах 0–25 м, размер крабов варьировал от 0,3 до 2,7 см. Наиболее часто был отмечен детрит (особенно у сеголеток), а также фораминиферы (частота встречаемости для разных размерных классов краба 25,9–42, %), двустворчатые моллюски (16,5–47,9 %), морские ежи (23,5–52,1 %) и водоросли. В целом эти данные соответствуют результатам, полученным нами для соответствующих размерных классов.

Изучение спектра питания тех или иных организмов по содержимому пищеварительного тракта позволяет получить достаточно обширный, но несколько однобокий материал, поскольку некоторые беспозвоночные не имеют структур, которые могли бы сохраниться в кишечнике. Как показали наши наблюдения, многие организмы, имеющие твердые структуры, часто могут потребляться крабом с минимальным захватом твердых фрагментов или вообще без них. С другой стороны, крабом могут заглатываться минеральные фрагменты отмерших организмов. По наблюдениям Д.Н. Логвинович (1945) в аквариальных условиях на Дальнем Востоке, камчатский краб может отгрызать минеральные остатки или, наоборот, твердые фрагменты (крышечки гастропод) могут накапливаться в желудке. В.Б. Матюшкин (2001) высказывает предположение, что мальки краба заглатывают песок, фрагменты раковин моллюсков и иглы морского ежа для перетирания пищи. Все это необходимо иметь в виду при анализе спектра питания по остаткам в пищевом комке.

Избирательность питания. При содержании крабов в аквариальных условиях и в садках в губе Дальнезеленецкая (Зубкова, 1964) и в Японском море (Логвинович, 1945) была отмечена избирательность в их питании. Так, по данным Н.А. Зубковой, крабы предпочитали гастропод и гребешка мидиям, а морских ежей — офиурам. Зимой и летом потребление рыбы было гораздо ниже, чем весной. Д.Н. Логвинович сообщает, что предпочтительной пищей обычно были литторины, но в послелиночный период половозрелые крабы предпочитали употреблять офиур и морских звезд, а у молодежи «офиурная диета» отмечалась более часто и не только в связи с линькой. Что касается изменений в спектре питания в линочный период, то, действительно, по нашим данным, в июне 2002 г. в пищеварительном тракте крабов были отмечены морские звезды и в процентном отношении заметно возросла встречаемость офиур (см. рис. 2,3), но не настолько, чтобы можно было говорить об офиурной диете. В остальном наблюдение за питанием камчатского краба на мелководных акваториях Баренцева моря показывает отсутствие у него какой бы то ни было избирательности. Структура пищевого комка в значительной степени совпадает со структурой бентоса тех биотопов, в которых были отловлены исследованные особи (Пропп, 1971; Переладов, 2003). К таким же выводам пришли и некоторые другие исследователи. Так, М.И. Тарвердиева (1974) считает, что в спектр питания мальков камчатского краба у западного побережья Камчатки входит бентос всех основных групп, а сам спектр в определенной мере зависит от мест обитания. В.Б. Матюшкин (2001) сообщает, что молодежь не отличается избирательностью в выборе корма, а потребляет наиболее доступную пищу.

Питание тем или иным объектом определяется, по всей видимости, только фактором доступности гидробионтов определенного размера для соответствующей размерной группы крабов. Подтверждением этого может являться то, что, несмотря на селекцию пищи при захвате объекта или в ротовом аппарате (по нашим наблюдениям), в желудках крабов на акваториях, подверженных антропогенному воздействию, встречается большое количество мусора искусственного происхождения (Павлова, 2001). Мы не отрицаем возможность избирательности в питании камчатского краба, однако результаты, полученные по наблюдениям в аквариуме, могли быть артефактом, поскольку в опытах пища всегда предлагалась в избытке и на ограниченном замкнутом пространстве. Кроме того, литторины, которые, по данным Д.Н. Логвинович (1945), были предпочитаемым объектом питания, не только не употребляются камчатским крабом в естественных условиях, но и предлагались в очищенном от раковины виде.

Пищевое поведение. До настоящего времени пищевое поведение и пищевая активность камчатского краба изучались только в аквариальных условиях (Логвинович, 1945; Зубкова, 1964; Matsuura, Takeshita, 1990). Авторы исследовали избирательность в выборе пищевых объектов (см. выше), суточную активность, а также использование тех или иных органов чувств для обнаружения пищи, движение по аквариуму, способы захвата и потребления пищевых объектов. Данные о суточной пищевой активности крабов были получены также при изучении содержимого желудков на суточных станциях (Тарвердиева, 1978; Герасимова и др., 1996; Герасимова, Кочанов, 1997; Кузьмин, Гудимова, 2002), а сезонной — по результатам ловушечных уловов (Кузьмин, Гудимова, 2001).

Нами впервые были проведены визуальные наблюдения в естественных условиях за пищевой активностью крабов разных возрастных групп, описаны механизмы питания взрослых особей на рыхлых и твердых грунтах. Отмечено, что в процессе питания краба на мягких грунтах происходят захват и, по всей видимости, частичное заглатывание мелких обломков мертвых донных организмов. Этот факт имеет значение при интерпретации данных, получаемых при обработке состава пищевого комка, так как может вносить существенную ошибку при расчете рациона крабов, завышающую количество потребленных организмов. При анализе спектра и рациона питания крабов, обитающих на твердых грунтах, может возникать обратная ошибка, так как показано, что крабы способны выедать только мягкие ткани донных объектов и, следовательно, в составе их пище-

вого комка индикаторные остатки этих объектов (фрагменты раковин моллюсков или известковые обломки покровов иглокожих) будут отсутствовать.

Эту информацию также необходимо учитывать при оценке объема потребляемой пищи и воздействия краба на донные сообщества.

Обеспеченность кормовой базой. Если анализировать всю площадь современного ареала камчатского краба на акватории Баренцева моря, то в настоящий момент его численность не определяется обилием бентоса. Соотношение доступной для краба пищи и его численности пока не превышает таковое для районов Дальнего Востока (Герасимова, Кочанов, 1997). К сходным выводам приходят и другие авторы (Манушин, 2001).

Однако в отдельные периоды жизненного цикла и на отдельных участках акватории может возникать локальный дефицит кормовой базы. Наиболее вероятно это может происходить на прибрежных участках моря, в местах локализации плотных скоплений молоди. Дефицит корма может возникать и после линьки взрослых особей, когда перелинявшие крабы образуют плотные скопления на ограниченной площади и потребляют значительное количество бентоса для восполнения потерь энергии, необходимой для интенсивного обмена веществ и роста. В результате такой ситуации в локальной точке может наблюдаться временное нарушение структуры бентоса.

Достоверность такой гипотезы можно будет определить только после проведения многолетних мониторинговых исследований на конкретных полигонах, включая контрольные, на которых не отмечены сверхплотные скопления взрослых крабов.

Выводы

1. Спектр питания камчатского краба на мелководье в Варангер-фьорде включает в себя не менее четырех видов водорослей, 33-х видов беспозвоночных и трех видов рыб. Питание тем или иным объектом определяется, по всей видимости, только доступностью гидробионтов определенного размера для соответствующей размерной группы краба.

2. По частоте встречаемости наиболее важную роль играют моллюски, в основном двустворчатые. Фораминиферы составляют заметную долю в питании самых младших возрастов и практически исчезают из рациона особей с ШК более 5 см.

3. Анализ питания камчатского краба только по содержимому пищеварительного тракта (особенно в количественном аспекте) может привести к ошибочным результатам. С одной стороны, крабы могут потреблять только мягкие части тела, в т.ч. моллюсков, а с другой — заглатывать мертвые минеральные остатки.

4. Пищевая активность крабов разных возрастов различна в зависимости от сезона, линьки и репродуктивной стадий, характера скоплений.

5. Механизм селекции пищи на разных субстратах также различен. На рыхлых грунтах селекция проводится ротовым аппаратом в комке захваченного грунта, на твердых — непосредственно при захвате пищевого объекта клешней.

Пользуясь случаем, выражаем 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. Благодарим также М.Ю. Сабурину, Д.А. Боровкова и А.В. Лабутина за помощь в сборе и первичной обработке биологического материала.

Литература

- Герасимова О.В., Кочанов М.А.** 1997. Трофические взаимоотношения камчатского краба *Paralithodes camtschatica* в Баренцевом море. Исследования промысловых беспозвоночных в Баренцевом море. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 35–58.
- Герасимова О.В., Кузьмин С.А., Оганесян С.А.** 1996. Исследования камчатского краба в Баренцевом море // Рыбное хозяйство. № 2. С. 34–36.
- Зубкова Н.А.** 1964. Опыт содержания камчатского краба в аквариуме // Труды ММБИ. Вып. 5(9). С. 161–169.
- Кузьмин С.А., Гудимова Е.Н.** 2002. Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла // Апатиты: Изд-во ММБИ КНЦ РАН. 236 с.
- Левин В.С.** 2001. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*. Биология, промысел, воспроизводство. С.-Пб.: Ижица. 198 с.
- Логвинович Д.Н.** 1945. Аквариальные наблюдения над питанием камчатского краба // Изв. ТИНРО. Т. 19. С. 79–97.
- Манушин И.Е.** 2001. Трофические взаимоотношения камчатского краба с местной фауной // Камчатский краб в Баренцевом море (результаты исследований ПИНРО в 1993–2000 гг.). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 97–101.
- Матюшкин В.Б.** 2001. Ранняя молодь камчатского краба // Камчатский краб в Баренцевом море (результаты исследований ПИНРО в 1993–2000 гг.). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 82–87.
- Павлова Л.В.** 2001. Питание камчатского краба в Кольском заливе. Материалы конференции молодых ученых ММБИ, проводимой в рамках Всероссийской акции «Дни защиты от экологической опасности» (г. Мурманск, апрель 2001 г.) // Мурманск: Изд-во ММБИ КНЦ РАН. С. 70–79.
- Павлова Л.В., Гудимов А.В., Громов М.С.** 1999. Камчатский краб в Баренцевом море как объект научных исследований // Оптимизация использования морских биоресурсов и комплексное управление прибрежной зоной Баренцева моря. Тезисы докладов регионального семинара. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 73–74.
- Переладов М.В.** 2003. Некоторые особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschatica*, Tilesius) на прибрежных мелководьях Баренцева моря // В настоящем сборнике.
- Протт М.В.** 1971. Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря. Л.: Наука. 128 с.
- Тарвердиева М.И.** 1974. Распределение и питание мальков камчатского краба *Paralithodes camtschatica* у западного побережья Камчатки // Труды ВНИРО. Т. 99 Вып. 5. С. 54–62.
- Тарвердиева М.И.** 1978. Суточный ритм питания камчатского краба // Биология моря. № 3. С. 91–95.
- Kuzmin S.A., Olsen S., Gerasimova O.V.** 1996. Barents Sea king crab (*Paralithodes camtschatica*): The transplantation experiment was successful, // Proc. Int. Symp. on High Latitude Crabs: Biology, Management and Economics. Univ. Alaska Sea Grant Rep. P. 649–663.
- Matsuura S., Takeshita K.** 1990. Longevity of red king crab, *Paralithodes camtschatica*, revealed by long-term rearing study // Proc. Int. Symp. on King and Tanner Crabs. Univ. Alaska Sea Grant Rep. P. 181–188.