

УДК 595.384.2(268.45)

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ КАМЧАТСКОГО КРАБА (*PARALITHODES CAMTSCHATICUS*) В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ БАРЕНЦЕВА МОРЯ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

© 2006 г. В. И. Соколов, Д. М. Милютин

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва 107140

e-mail: vsokolov@vniro.ru, dmilutin@list.ru

Поступила в редакцию 10.06.2004 г.

Наблюдения за поведением разных размерных групп камчатского краба, *Paralithodes camtschaticus* Tilesius 1851, в естественных условиях были выполнены во время подводных водолазных исследований прибрежной зоны Кольского п-ва летом 2002–2003 гг. Показано, что неполовозрелая молодь в Баренцевом море до 3–4-летнего возраста (преимущественно до ширины карапакса 50 мм) ведет оседлый образ жизни. Начиная с 3-летнего возраста (ширина карапакса 33–42 мм), крабы образуют подвижные кормящиеся скопления до нескольких тысяч особей в каждом. 4–8-летние крабы с шириной карапакса от 42 до 96 мм (преимущественно 5–6-летние с шириной 50–75 мм) формируют поддинги (плотные агрегации до 2 м высотой). В связи с особенностями светового режима в арктических широтах (полярный день) образование поддингов не определяется суточной цикличностью, как это показано для берегов Аляски. Описано поедание крабами исландской циприны, *Arctica islandica*; мидий, *Mytilus edulis*; морских ежей, *Strongylocentrotus droebachiensis*; морских звезд, *Asterias rubens*; пинагоров (мясо и кладки икры); некоторых других животных, а также водорослей. Не было отмечено поедание крабами исландского гребешка и модиолусов, которые образуют большую биомассу в прибрежной зоне. При потреблении морских ежей крабы предпочитают выедать гонады.

Данные по биологии камчатского краба преимущественно основаны на наблюдениях, проводимых в аквариальных условиях, а также на материалах, полученных с применением донных тралов, драг или крабовых ловушек. Доля же работ, проведенных в естественных условиях с использованием водолазного снаряжения и подводной фото- и видеосъемки, ничтожна мала. В связи с этим многие поведенческие особенности остаются вне поля зрения исследователей. В то же время, наблюдения за крабами в их естественной среде, несмотря на некоторую субъективность, позволяют по-другому подходить к таким важным аспектам, как оценка пищевой активности и рациона крабов, численности, миграции и т.д. Особенно актуальны в настоящее время подобные работы в сравнительно новом для камчатского краба районе – Баренцевом море, куда он был вселен в 1960-х гг.

Некоторые аспекты поведения камчатского краба на основании наблюдений в естественных и лабораторных условиях отражены в ряде публикаций. Так, подробно описан процесс линьки и спаривания (Maquawa, 1933; Орлов, Лисицин, 1967). Имеются данные по изменению сроков и темпов линьки, а также параметров роста при разных температурах в лабораторных условиях (Shirley et al., 1990). Важным этапом в изучении поведения неполовозрелых крабов стало открытие Поуэлом и Никерсоном (Powell, Nickerson, 1965) фе-

номена образования плотных “куч” или “поддингов” неполовозрелыми крабами. Позднее Дью (Dew, 1990) рассмотрел факторы, влияющие на время возникновения и распада поддингов, возраст и размеры крабов в поддингах в восточной части Берингова моря, а также сделал предположения о причинах такого поведения. По некоторым особенностям пищевой активности крабов имеются наблюдения в аквариальных условиях (Логвинович, 1945; Matsuura, Takeshita, 1990; Mortensen, Damsgard, 1996) и в естественной среде в Баренцевом море (Ржавский, Переладов, 2003; Соколов, 2003).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наблюдения вели с использованием легкового водолазного снаряжения в летний период. В 2002 г. исследования проводили в губе Териберка с 25 июля по 14 августа на глубинах от 0 до 50 м. В 2003 г. с 17 июня по 7 июля и со 2 августа по 4 сентября были обследованы глубины от 0 до 30–40 м в губе Печенга, губе Амбарная, Кольском заливе, губе Териберка, у о. Большой Олений, в районе Семи Островов, Святоносском заливе и в губе Ивановская. Кроме того, были привлечены материалы подводных видеосъемок камчатского краба в губах Териберка, Дальнезе-ленецкая и Долгая, в районе о. Большой Олений и у Семи Островов в 2001–2003 гг., предоставлен-

ные М. Сафоновым и О.И. Божком (некоммерческая организация ООО “Подводный мир”, в дальнейшем “ПМ”). В общей сложности наши подводные наблюдения составили в 2002 г. – 16 ч, в 2003 г. – 63 ч. Материалы, предоставленные “ПМ”, включали 9 ч видеосъемок.

При обнаружении крабов отмечали глубину, грунт, рельеф дна, массовые виды донной фауны и флоры, проводили визуальные наблюдения за поведением животных. Отдельные моменты снимали фотоаппаратом Nikonos 5 и на видеокамеру. Для определения размерного и полового состава крабов в каждом районе отбирали безвыборочные пробы. У собранных особей определяли пол по строению и форме абдомена и измеряли ширину карапакса (ШК) между максимально удаленными боковыми точками карапакса без учета шипов. Всего осмотрено 1437 особей обоих полов (в 2002 г. – 382 экз., в 2003 г. – 1055 экз.).

Для анализа размерного состава были выделены размерные классы молоди, при этом особи обоих полов находились в общих выборках, которые рассматривали отдельно для каждой группы с определенным типом поведения. В каждой выборке особей объединяли в размерные группы с шагом в 3 мм. При выделении размерных классов использовали компьютерную программу “FISAT” (опция “Bhattacharya’s method”, компьютерный аналог метода Бхаттачарьи (Bhattacharya, 1967)).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Поведенческие группировки молоди

Во время исследований были отмечены четкие различия в поведении разных размерных группировок камчатского краба. В 2002 г. в июле–августе в губе Териберка на основании поведенческих особенностей неполовозрелая молодь крабов была разделена на две группы (Соколов, 2003). Первая группа, условно названная “оседлой”, была представлена неполовозрелыми самцами и самками с ШК 6–47 мм, которые не образовывали плотных скоплений. Крабы “оседлой группы” встречались рассеянно в поясе водорослей, где они использовали камни и расщелины как укрытия. Плотность крабов этой группы в одном и том же месте практически не изменялась в течении 10 дней наблюдений и составляла в среднем менее 0.5 экз/м².

Вторая группа неполовозрелых крабов была условно названа “кочующей”. Эти особи образовывали плотные скопления, которые сравнительно быстро меняли свое местоположение. За 10 дней регулярных погружений на одном разрезе в средней части губы Териберка было обнаружено 3 таких скопления. Все они были отмечены между 12 и 18 ч. Первое скопление численностью 3.5–4 тыс. особей обоих полов находилось на глубине 30–

35 м на илистом грунте. Крабы в скоплении располагались плотно друг к другу, а в некоторых местах образовывали сплошной покров из 2–3 слоев. Скопление имело форму длинной неровной ленты шириной около 3 м и длиной примерно 40–45 м. Плотность крабов в скоплении колебалась от 2–3 (по краям) до 35–40 экз/м². Второе скопление численностью около 1 тыс. экз. было отмечено спустя два дня на том же разрезе на глубине 7–10 м в поясе ламинарий. Как и в предыдущем случае, крабы не прятались под камнями или среди друз молиолусов, что характерно для “оседлой” группировки. Скопление представляло собой овал, ориентированный вдоль изобаты, длиной около 20 и шириной около 5–7 м. Плотность крабов в скоплении достигала 25–30 экз/м². Спустя еще сутки на том же разрезе на глубине 25–30 м на илистом грунте снова наблюдали скопление молоди крабов, по численности соответствующее первому, но занимающее большую площадь и с плотностью 5–30 экз/м². Скопление имело лентообразную форму, вытянутую вдоль изобаты, с длиной 35–40 м и шириной 7–10 м. Эта группа держалась на одном месте в течение 3 дней, незначительно смещаясь по изобате или по глубине. Во всех трех скоплениях крабы активно питались, вскапывая клешнями мягкий грунт либо исследуя конечностями твердый субстрат. В последующие 2 дня на данном разрезе не было отмечено ни одной агрегации молоди, а одиночные крабы “оседлой” группы встречались с той же частотой, что и до появления “кочующих” скоплений.

В 2003 г. концентрации неполовозрелой молоди были отмечены во всех обследованных на Западном Мурмане районах от Варангер-фьорда до Териберки. Наиболее многочисленные агрегации неполовозрелых особей, самцов и самок наблюдались 30 июля в мористой части губы Териберка, 8–9 августа в средней и мористой частях губы Ура, 3 сентября с мористой стороны острова Большой Вичан. Во всех районах характер агрегаций был таким же, как и описанные выше “кочующие” скопления в губе Териберка. Они имели форму неровных овалов или были лентообразными с плотностью от 2–3 экз/м² по краям скоплений и до 40–60 экз/м² в центральных частях. В некоторых местах особи передвигались друг по другу, образуя двух- или трехслойный покров. При этом большая часть особей активно питалась или находилась в поисках пищи. Крабы перемещались с небольшой скоростью, преимущественно вдоль изобат. За 30–40 мин скопление смещалось на расстояние от 5 до 20 м. Также в указанных местах встречались и “оседлые” особи.

В губе Териберка 30 июня 2003 г. с 16:00 по 17:40 среди зарослей ламинарии (*Laminaria sakharina* и *L. digitata*) были отмечены неподвижные агрегации молоди, некоторые из которых соответствовали типичным поддингам, описанным в се-

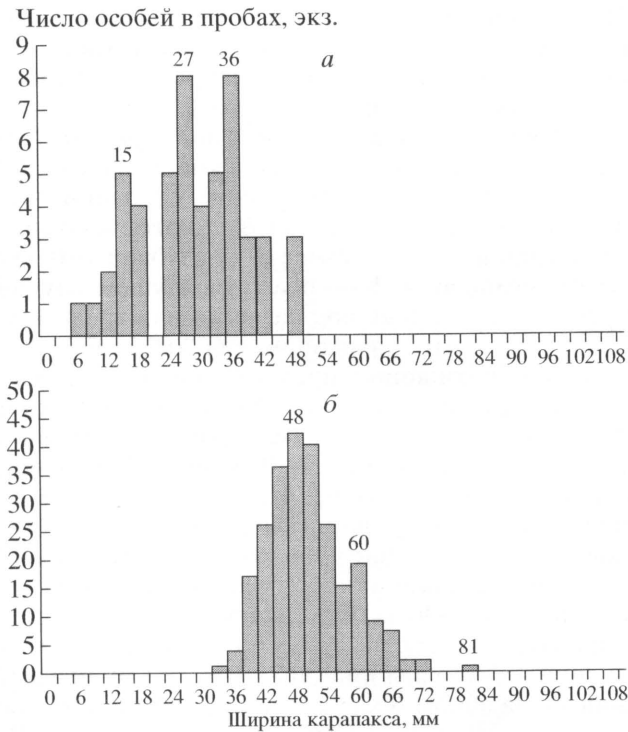


Рис. 1. Размерный состав "оседлой" (а, $N = 52$) и "кочующей" (б, $N = 247$) молоди камчатского краба в губе Терiberка в 2002 г.

веро-восточной Пацифике (Powell, Nickerson, 1965; Dew, 1990). Поддинги имели форму конуса или полушария высотой примерно от 0.5 до 1.1 м и диаметром от 1.0 до 1.8 м. Число крабов в поддингах колебалось от 400 до 1500 экз. Крабы в самих поддингах практически не двигались до момента отбора проб, однако, при попытках их поймать, начинали разбегаться. Вне поддингов находились особи, которые перемещались и даже питались, но их активность была невысока, их плотность составляла 2–15 экз/м². Всего на площади около 2500 м² на глубинах 7–11 м было отмечено 3 таких агрегации.

В том же биоценозе и в то же время были отмечены также большие неподвижные скопления молоди, отличные от поддингов. Одно из скоплений было в форме неровного овала размером 2 × 4 м. В скоплении крабы располагались сравнительно равномерно в 3–5 слоев. Как и в поддингах, в этом скоплении крабы по большей части были неподвижны. В этом же биоценозе среди камней и ризоидов ламинарий постоянно встречались одиночные крабы меньших размеров, очевидно, относящихся к "оседлой" группировке. Плотность их в среднем составила 0.12 экз/м².

В 2002 г. в губе Терiberка в летнее время, днем, на той же глубине был отмечен поддинг, по своим размерам значительно превышающий описанные выше (подводные съемки "ПМ", опера-

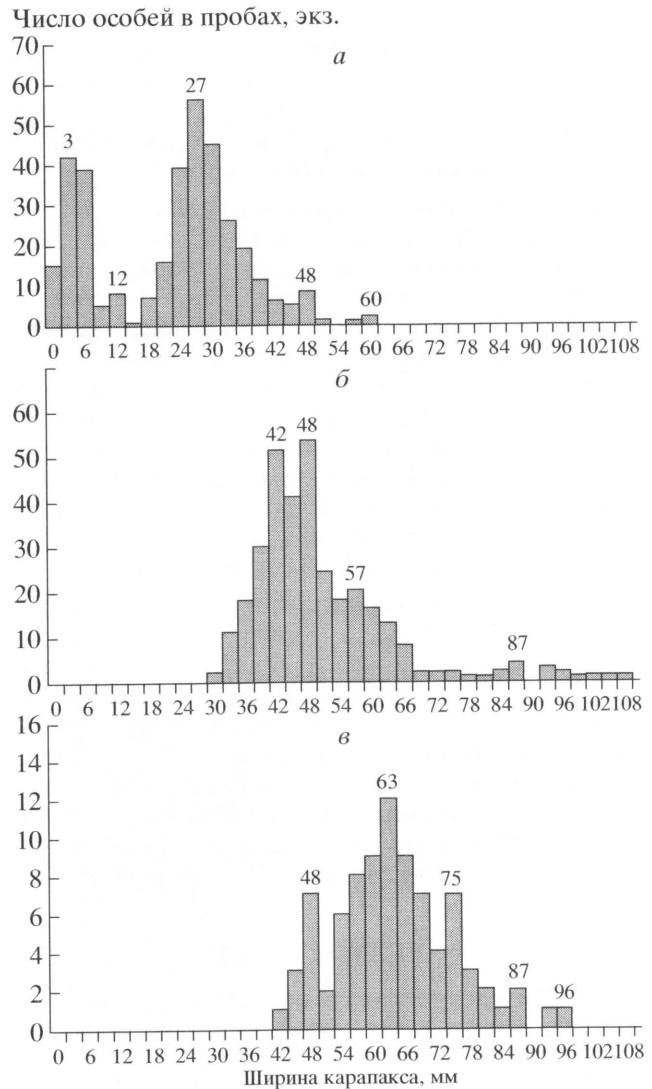


Рис. 2. Размерный состав "оседлой" (а, $N = 325$), "кочующей" (б, $N = 328$) молоди камчатского краба, и крабов из поддингов (в, $N = 85$), собранных в 2003 г.

тор О.И. Божок). Его диаметр составлял около 5 м, высота была примерно 2 м. В поддинге были отмечены в большом количестве линяющие крабы. Вне агрегации находились лишь единичные особи.

Размерный состав "оседлой", "кочующей" и образующей поддинги молоди крабов различался (рис. 1, 2; табл. 1). Среди "оседлой" молоди достаточно отчетливо выделялись группы с модами 3, 12, 27, 48 и 60 мм по ШК (рис. 2а). Среднее значение ШК для оседлой молоди по всем пробам составило 20.9 мм, без учета сеголеток – 27.7 мм. В "кочующих" скоплениях средняя ширина карапакса по всем наблюдениям в 2003 г. составила около 49 мм. На гистограмме размерного состава крабов из подвижных скоплений (рис. 2б) имеется как минимум 3 модальные группы (моды 42 или

Таблица 1. Ширина карапакса (ШК, мм) камчатских крабов “оседлой” (без учета сеголеток), “кочующей” группировок и в поддингах

Группировка	N	ШК, 2002 г.			N	ШК, 2003 г.		
		среднее	мин.	макс.		среднее	мин.	макс.
“Оседлая”	46	27.3 ± 1.5	6	47	254	27.7 ± 0.5	7	57
“Кочующая”	250	48.9 ± 0.5	27	81	327	49.1 ± 0.7	30	108
Поддинг	–	–	–	–	81	62.8 ± 1.2	42	96

48 мм, 57 и 87 мм). В поддингах в губе Териберка среднее значение ШК составило 62.8 мм. На гистограмме размерного состава крабов, собранных из двух близко расположенных поддингов, имеются пики с максимумами 48, 63, 75 и 87 мм по ШК (рис. 2в).

Как показал двухвыборочный *t*-тест с различными дисперсиями, выборки “оседлых” крабов в 2002 и 2003 гг. достоверно не различаются при 95%-ном доверительном интервале. Также достоверно не различаются выборки, взятые из “кочующих” скоплений в 2002 и 2003 гг., и выборки крабов из “кочующих” скоплений и поддингов. Однако по тому же тесту имеются различия между выборками “оседлых” крабов и выборками, состоящими из крабов, взятых из “кочующих” скоплений и из поддингов.

При анализе размерного состава методом Бхаттачарьи было выделено 11 размерных классов (табл. 2) и сделано предположение, что крабы с модой 5.3 мм являются сеголетками, а следующие размерные классы имеют возраст с разницей в один год (табл. 2). Среди “оседлой” группировки были отмечены особи 5 размерных классов (включая сеголеток), среди “кочующей” – 8, в поддингах – 4 размерных классов (табл. 2).

Пищевое поведение и пищевые объекты

Во время водолазных исследований в прибрежной зоне в летнее время камчатские крабы были обнаружены практически на всех глубинах, начиная от уреза воды до 40–60 м, причем отдельные размерно-возрастные группы были довольно четко приурочены к определенным биоценозам. Так, “оседлая” молодь не была отмечена на илистых и илисто-песчаных грунтах, в частности, в биоценозах двустворчатых моллюсков и в биоценозах с доминированием полихет (Соколов, Штрик, 2003). Вероятно, распределение возрастных групп во многом зависит от сезона, что в свою очередь определяется как гидрологическими факторами, так и кормовой базой.

Питание двустворчатыми моллюсками. В июне в губе Печенга половозрелые самки с недавно отложенными кладками яиц встречались на глу-

бинах более 1 м. В биоценозе мидий в нижней литорали во время прилива плотность таких самок иногда достигала 0.15 экз/м². Обычно самки в этом биоценозе медленно передвигались по мере прилива и отлива, безвыборочно потребляя мидий. Было отмечено, что в районе о. Большой Олений и в губе Печенга в биоценозах *Laminaria sakharina* и *L. digitata* половозрелые самки с икрой преимущественно держались на вершинах крупных валунов, на которых была высока плотность мидий, в то время как у основания валунов и между ними они практически отсутствовали. Таким образом, мидии, вероятно, служат привлекательным кормом для самок после окончания откладки яиц.

Во время сбора мидий самки отдирают моллюсков от субстрата клешней, разламывают и доставляют к ротовому отверстию, где пища обрабатывается максиллами и первыми двумя парами

Таблица 2. Моды (усредненное значение, мм) размерно-возрастных классов молодежи камчатских крабов обоих полов, выделенные методом Бхаттачарьи (Bhattacharya, 1967), и их предполагаемый возраст (по данным 2002–2003 гг.). Размерные классы см. в тексте

Размерный класс, №	Предполагаемый возраст, лет	“Оседлые” (N = 377)		“Кочующие” (N = 575)		Поддинг (N = 85)	
		I	II	I	II	I	II
1	0+	5.3	2.4	–	–	–	–
2	1+	12.0	2.1	–	–	–	–
3	2+	21.2	1.8	–	–	–	–
4	3+	28.9	3.9	–	–	–	–
5	4+	38.2	2.8	37.2	2.7	–	–
6	5+	48.6	1.9	48.7	2.9	48.6	2.8
7	6+	–	–	58.8	4.1	–	–
8	7+	–	–	66.2	2.6	64.5	4.0
9	8+	–	–	75.3	3.4	76.5	2.3
10	9+	–	–	90.5	4.4	90.0	3.6
11	10+	–	–	97.5	2.7	–	–
12	11+	–	–	108.2	6.6	–	–

Примечание. I – мода, II – среднее квадратичное отклонение, прочерк – крабы данного размера отсутствовали.

максиллипед. Около рта объект удерживается мезиальными краями базальных члеников третьей пары максиллипед, при этом ультимативный и пенультимативный членики согнуты вниз, не позволяя пище вывалиться. По данным Ржавского и Переладова (2003), одна самка камчатского краба за полчаса выедает мягкие ткани у 5–6 мидий, практически не тронув раковины. По нашим наблюдениям, крупные самки вместе с мягкими тканями мидий заглатывают также и значительное количество осколков их створок. Самцы также поедают мидий, однако на более глубоких горизонтах. В губе Печенга на глубине 11 м на стебле ламинарии *L. sakcharina* был обнаружен самец с ШК 67 мм, который поедает мидий, прикрепленных к стволу водоросли.

Неоднократно были отмечены крабы, питающиеся исландской циприной *Arctica islandica* Linnaeus в губе Печенга, в Кольском заливе и у о. Кильдин. Все случаи были зарегистрированы на глубинах 15–19 м на илистых грунтах, где плотность циприны составляла 0.1–1.1 экз/м². Во всех случаях циприной питались крупные самцы (ШК 197, 219 мм и один экз. не был промерен). Высота раковин поедаемых моллюсков колебалась примерно от 60 до 80 мм. Крабы разламывали довольно хрупкую раковину циприны правой клешней, после чего с помощью левой клешни раздирали моллюска на куски, которые отправляли к ротовому отверстию. Крабы могут брать циприн с поверхности грунта в тех местах, где моллюски не закапываются (обычно на крутом илистом склоне), или выкапывать их клешнями из мягкого грунта. В последнем случае краб вырывает ямку диаметром до 40–50 см и глубиной до 20 см, достает циприну и поедает ее на месте или чуть в стороне. Таким же образом добываются из грунта другие двусторчатые моллюски. Мы наблюдали, как самки камчатского краба выкапывали моллюсков *Nicania montagui* (Dillwyn 1817) и *Mya truncata* Linnaeus 1758. В биоценозах закапывающихся моллюсков на глубинах 15–35 м на илистых грунтах мы неоднократно отмечали многочисленные ямки разной глубины в местах с высокой плотностью крабов, что, по-видимому, говорит о распространенности такого способа питания.

Питание иглокожими. Наши наблюдения за питанием крабов морскими ежами не совсем совпадают с описаниями, приведенными в работе Ржавского и Переладова (2003). Процесс поедания крупными самками и самцами камчатского краба морских ежей рода *Strongylocentrotus* (преимущественно *S. droebachiensis* (Müller 1776)) наблюдали в губе Печенга в июне 2003 г. (наблюдение проводили за двумя самками (ШК 128 и 130 мм) и 1 самцом (ШК 157 мм)). Также были привлечены видеозаписи “ПМ” (оператор М. Сафонов) потребления крупной самкой морского ежа в районе о-ва Харлов в 2003 г.

Ежей с диаметром панциря более 4 см краб разламывает правой клешней, придерживая добычу левой. В единственном случае, когда мы наблюдали процесс с самого начала, краб проломил пальцами правой клешни панцирь ежа с аборальной стороны. Перед этим он сделал несколько неудачных хватательных движений, соскабливая иглы с поверхности панциря. В двух других наблюдениях оральная часть панциря у ежей также была практически нетронутой.

Затем краб фиксировал ежа левой клешней, а правой отламывал куски панциря и передавал их максиллипедам. При этом куски удерживаются базальными члениками 3-й пары максиллипед, как и при питании моллюсками. Максиллы при этом выскребают с панциря ежа обрывки гонад и других мягких тканей. Временами краб откусывает мелкие куски панциря мандибулами. Во время еды он часто роняет куски панциря, иногда вместе с остатками гонад, затем подбирает их снова, действуя на ощупь клешней. Весь процесс длится более 20 мин, поэтому полностью проследить его ни разу не удалось. В целом 50–80% панциря и игл остается несъеденными.

Потребление крабом (самка, ШК 119 мм) мелких морских ежей (диаметр панциря около 2 см) было отмечено только один раз в губе Териберка. Самка, находясь на поверхности небольшого камня, клешнями ощупывала его нижнюю, не прижатую к грунту поверхность. Обнаружив в расщелине морского ежа, она вытащила его правой клешней, раздавила панцирь и отправила его к ротовому аппарату.

Наблюдения за потреблением крабами морских звезд *Asterias rubens* Linnaeus 1758 за время исследований были сделаны дважды: в губе Печенга за самкой с ШК 115 мм и в губе Красная (видеоматериалы “ПМ”, размеры не определены). В обоих случаях краб удерживал пойманную морскую звезду левой клешней, а правой пытался оторвать один из лучей. При неудачных попытках, когда луч выскальзывал из клешни, животное подносило ко рту правую клешню и ногочелюстями соскребало оставшиеся на ней частицы звезды. Луч был оторван после того, как краб правой клешней нащупал его основание и сжимающим движением прорвал его покровы. После этого краб продолжил отрывать уже частицы самого луча со стороны его основания.

Питание рыбами. В 2003 г. были зафиксированы 2 случая поедания камчатским крабом тела пинагора (в мористой части губы Печенга в июне и у о. Большой Олений в июле) и 3 случая потребления икры пинагора (в июне в губе Печенга и в Кольском заливе, в июле в районе о. Большой Олений). Все наблюдения были сделаны на глубинах 10–14 м, в нижней части пояса ламинарий. Кладками и трупами пинагоров питались круп-

ные особи. Трупы пинагора поедали самцы (ШК 215 мм и неизмеренный экземпляр). В процессе питания кладками пинагора были отмечены 2 самца (ШК 187 мм и неизмеренный экземпляр) и 1 самка (ШК 175 мм). Судя по консистенции тканей рыб, возможно, что крабы не ловили их живыми, а находили их трупы. К тому же выводу приходят и другие исследователи, отмечавшие поедание крабами пинагоров (Ржавский, Переладов, 2003).

Сбор пищи с водорослей. На талломах *L. sakcharina* и *L. digitata* также неоднократно отмечались сравнительно крупные неполовозрелые самцы с ШК 35–67 мм, как в 2002 г. (Соколов, 2003), так и в 2003 г. Однако пронаблюдать, чем именно питаются крабы на талломах водорослей, не удалось. Как правило, на ламинариях в изобилии присутствуют мшанки, гидроиды, а также брюхоногие моллюски родов *Margarites*, *Littorina* и *Epheria*. В губе Печенга на глубине 6 м был отмечен случай, когда на ламинарию пыталась забраться крупная самка с ШК 126 мм. Она цеплялась ходильными ногами за стебли *L. digitata*, а клешнями за свисающие листья и таким образом подтягивалась вверх. За 5 мин наблюдений самка поднялась примерно на 40 см, после чего, не удержавшись, упала. Несколько раз были отмечены особи “оседлой” группировки молоди, которые забирались на сильно обросшие гидроидами ламинарии на высоту до 1 м от дна. Мы предполагаем, что они поедали гидроидов.

На каменистых грунтах в поясе водорослей крабы часто отрывают куски водорослей родов *Pilaiella*, *Polysiphonia* и *Ulva*, передают их к ротовому отверстию вместе с сидящими на них мелкими брюхоногими моллюсками и измельчают максиллами и мандибулами.

Питание прочими объектами. Кроме двусторчатых моллюсков, в илистых грунтах половозрелые крабы и “кочующая” молодь добывают полихет, активно роясь в грунте клешнями. Во время поиска пищи над большими скоплениями “кочующей” молоди поднимается облако взвеси на высоту до 1–1.5 м от дна; крупные особи также сильно взмучивают воду. При этом взвесь может оседать на панцире, что придает крабам дополнительную маскировку.

Несколько раз наблюдали, как крупные самцы и самки брали правой клешней небольшие по размерам камни и начинали сдавливать их. Камень выскальзывал из клешни, но на режущих кромках пальцев клешни оставались обрастания, которые затем отправлялись в рот. Таким способом крабы поедали не только гидроидов и мшанок, но также многочисленных полихет в известковых трубках, хитонов, в первую очередь *Tonicella marmorata* (Fabricius 1780), а также блюдечек *Testudinaria tessellata* (Müller 1776) и *Tectura virginea* (Müller 1776).

Другие наблюдения за поведением

Было отмечено, что иногда крабы могут длительное время неподвижно застыть на одном месте, незначительные движения при этом совершает только первая пара антенн. Дважды были отмечены неподвижные скопления крупных самок (в губе Печенга) и крупных самцов (у о-ва Харлов), поведение которых отличалось от обычных пауз, регулярно наблюдаемых при кормлении крабов. Оба случая фиксировались при резком падении атмосферного давления. В средней части губы Печенга были обнаружены 17 крупных самок с кладками яиц на плеоподах, которые неподвижно сидели на глубине 14 м в расщелине на незначительном расстоянии друг от друга или даже друг на друге. На том же водолазном разрезе на глубине 18 м под большим валуном было обнаружено еще 6 самок в таком же состоянии. Во время затишья шторма, с мористой стороны о-ва Харлов на глубине 18–23 м на каменистом дне с крупными валунами были отмечены скопления крупных самцов, которые находились в неподвижном состоянии в больших расщелинах в плитах или в щелях под камнями. Самцы сидели вплотную друг к другу.

Интересная особенность поведения молоди была зафиксирована на видеокамеру М.В. Сафоновым (материалы “ПМ”). На вертикальных стенах в биоценозах с доминированием актиний неоднократно отмечали довольно плотные скопления молоди камчатского краба. Крабы в таком биоценозе предпочитают держаться в непосредственной близости от подошвы актиний. Эта особенность была расценена как защитная реакция крабов (Переладов, 2003). В самом деле, на вертикальных стенах молодь крабов склонна использовать актиний в качестве укрытий. Кроме актиний, молодь крабов находит и любые другие укрытия: трещины и прочие неровности рельефа, губки и т.д. Однако актинии оказались привлекательными для крабов и с пищевой точки зрения. Как показали видеосъемки “ПМ”, мелкие крабы находятся с актиниями в конкурентных пищевых отношениях. В частности, было прослежено, как крабы вытаскивали из актиний их добычу. Водолаз подталкивал медузу к ротовому диску актинии, и последняя хватала ее щупальцами. В этот момент находящиеся рядом мелкие крабы начинали двигаться и клешнями захватывали торчащие наружу части медузы. Иногда крабы запускали клешни к ротовому диску, протискивая их между щупальцами, и доставали таким образом часть добычи актинии.

Под причалом в губе Титовка, на глубине около 5 м, на песчаном грунте, мы наблюдали плотное скопление половозрелых самок численностью около 150 особей, которые, по-видимому, были привлечены туда приманками браконьерских ловушек-подъемников, которых там было около двух десятков.

ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности поведения

Баренцево море имеет некоторые принципиальные отличия от нативных мест обитания этого вида на Дальнем Востоке и у тихоокеанского побережья Северной Америки. В первую очередь это обусловлено тем, что только баренцевоморская популяция камчатского краба находится за полярным кругом. Наличие круглосуточного полярного дня в летнее время и полярной ночи в зимнее, а также иная геоморфология дна на глубинах от 0 до 100 м, должны были отразиться на поведении вида.

В самом деле, наши наблюдения за поведением молодежи крабов не совпадают с описанными в некоторых работах стереотипами. Так, по данным Дью (Dew, 1990), у берегов Аляски формирование и распад поддингов зависел от времени восхода и захода солнца, температуры воды и размера крабов. Согласно этому автору, поведение молодежи крабов с размером от 17.2 мм до 49 мм по длине карапакса (ШК 15 и 46 мм, соответственно) четко подчиняется суточному ритму: днем крабы находятся в состоянии покоя, образуя поддинги, а ночью кормятся. Линяют животные преимущественно в ночное время. Интересно, что поддинг составляют одни и те же крабы, и место образования поддинга может оставаться неизменным в течение нескольких дней, либо смещаться на сравнительно небольшие расстояния (в среднем 10–14 м за сутки). Автор предположил, что крабы начинают проявлять склонность к образованию поддингов по достижении определенных размеров, когда они вынуждены менять свою экологическую нишу. Мелкие крабы на Аляске обитают преимущественно среди лучей морских звезд, находя там укрытия в дневное время и питаясь в ночное. С увеличением размеров (возраст 1+) они покидают эти укрытия и в течение года или чуть более в дневные часы собираются в поддинги, тем самым защищаясь от хищников. При этом вся группа крабов на протяжении этого времени живет как некий континуум. Трехлетние и более старшие особи не образуют или слабо образуют скопления, питаются как в дневные, так и в ночные часы (Dew, 1990).

В Баренцевом море крабы в поддингах имели более крупные размеры и были отнесены нами к возрастам от 4+ до 8+ лет (в основном 5+–7+ лет; табл. 2). В то же время, среди младших возрастных групп в возрасте 0+–3+ подобное поведение ни разу не отмечалось. Крабы в этом возрасте успешно прячутся в расщелинах, под камнями, в друзах молиолусов или под актиниями. Возможно, из-за наличия более разнообразных укрытий в прибрежной зоне Кольского п-ва по сравнению с заливом Аляска, у этих возрастных групп еще нет необходимости объединяться в поддинги. Од-

нако более крупным крабам, по всей видимости, все же требуется больше пространства и, возможно, другая пища. Кроме того, по мнению Дью (Dew, 1990), особи старше 3 лет должны питаться более продолжительное время, что заставляет их в Баренцевом море покидать узкую полосу верхней сублиторали, богатую укрытиями. При этом они сбиваются в плотные скопления, что, как и образование поддингов, является защитной реакцией, и передвигаются круглосуточно в поисках пищи.

Отсутствие выраженной цикличности дня и ночи в летнее время (белые ночи) также должно было сказаться на образовании поддингов. Однако они все-таки образуются. Это может быть расценено как своего рода поведенческий атавизм во всех случаях, кроме периода массовой линьки. Именно такой случай и был зафиксирован на видеосъемках “ПМ”, когда многие крабы линяли или находились в послелиночном состоянии. Концентрация позволяет им избегать нападения врагов в опасный период жизни.

Четко выраженное “стадное” поведение у неполовозрелой молодежи в возрасте от 4+ до 7+ лет (доля крабов более старших возрастов в “кочующих” скоплениях была невелика, и возможно, их попадание туда было случайным), имеется и в нативных местах обитания крабов. По данным Клитина (2003), наибольшая плотность скоплений у западного побережья Сахалина характерна для крабов с ШК более 40 мм. Клитин, сравнивая свои выводы, полученные при траловых исследованиях, с результатами подводных наблюдений Дью (Dew, 1990), попытался объяснить разницу в размерах между крабами в скоплениях у Сахалина и у берегов Аляски различиями в методах сбора. Но кажется вполне вероятным, что, как и в Баренцевом море, у Сахалина могут образовываться “кочующие” скопления из особей с ШК 40–60 мм.

Из наблюдений за групповым поведением взрослых особей необходимо обсудить случай “зарывания в грунт самок с кладками яиц”, описанный Переладовым (2003). По данным этого автора, во время водолазных исследований в губе Амбарная в июне 2002 г. на глубине 8–20 м были обнаружены “спящие” самки, “закопанные” в грунт, которые не были видны на поверхности и начинали двигаться только при случайном прикосновении. При этом автор проводит аналогию с волосатым четырехугольным крабом, *Erimacrus isenbeckii* (Brandt, 1848), самки которого могут полностью закапываться в грунт на несколько дней (Armetta, Stevens, 1987). Мы также наблюдали скопления неподвижных самок и самцов летом 2003 г., однако они не были погружены в грунт. Более того, непонятно, как физически могут закапываться самки камчатского краба. Строение *E. isenbeckii* обеспечивает такую возможность:

тело его уплощено, причем задняя часть карапакса сжата в большей степени, чем передняя; членики ходильных ног сплющены. Такие анатомические особенности позволяют этому виду закапываться в песок задом. Переоподы камчатского краба цилиндрические и не приспособлены к закапыванию, тело вздутое, конечности более длинные, и по размерам он значительно превосходит волосатого краба. Все это указывает на малую вероятность самостоятельного закапывания самок, тем более с кладками яиц, которые значительно вздувают abdomen. В данном случае, на самок, застывших в неподвижном состоянии, мог осесть слой взвеси, находившейся в воде после шторма или после взрыхления грунта при поиске пищи самими крабами. Это затруднило визуальное определение местонахождения животных водлазом и привело к ошибочным наблюдениям.

Особенности питания

В большинстве районов, где проводились подводные исследования, плотность морских ежей была довольно велика. Так, средневзвешенная плотность *S. droebachiensis* в диапазоне глубин 0–25 м по всей акватории губы Терiberка была оценена в 4.6 экз/м² или 180 г/м², а средневзвешенная плотность в диапазоне глубин 0–16 м составила 11 экз/м² или 400 г/м² (Милютин, 2003). Несмотря на обилие казалась бы доступной пищи, крабы почти не употребляли морских ежей. По-видимому, наиболее привлекательными для крабов являются их гонады. В период исследований лишь незначительная часть морских ежей имела развитые гонады, так как нерест у *S. droebachiensis* происходит в зимние и весенние месяцы (Сенников, Матюшкин, 1996). Возможно, именно поэтому крабы редко потребляют ежей в летнее время. Очевидно, из-за неразвитости гонад, пищевая ценность мелких морских ежей крайне невелика. Поэтому высказанные предположения (Ржавский и др., 2003) о том, что снижение средних размеров морских ежей в губе Дальнезеленецкая в 2000-х гг. по сравнению с 1959–1968 гг. обусловлено выеданием крабами в первую очередь мелких особей (Ржавский и др., 2003), кажутся лишены основания.

Другой вопрос связан с воздействием камчатского краба на запасы морского гребешка, *Chlamys islandica* (Müller 1776). Норвежские исследователи отмечают негативное влияние камчатского краба на численность этого вида. В частности, приводятся данные, что один половозрелый камчатский краб потребляет 400–700 г морских гребешков за 48 ч (Fletcher, Gollasch, 2003). К сожалению, не приводятся сведения о периоде и условиях поедания крабами такого количества гребешка, а также методе оценки веса съеденной пищи. Нам не удалось отметить ни одного

случая потребления крабом морского гребешка, хотя плотность последнего во многих районах обитания крабов была высокой. Так, в 2002 г. в губе Терiberка средневзвешенная плотность гребешка составила 2.95 экз/м² или 120 г/м² (Милютин, 2003а). Крупные крабы неоднократно наблюдались около гребешков, однако интереса к ним не проявляли. Возможно, гребешки не во всех районах играют существенную роль в рационе крабов, или их потребление имеет какую-либо сезонность, как в случае с морскими ежами.

В целом, следует отметить, что крабы питаются в первую очередь наиболее доступной пищей. Это касается, по всей видимости, и такой пищи, как трупы рыб. В последние годы в питании краба растет роль рыбных отходов, что было расценено как исчерпание кормовой базы в некоторых районах (Анисимова, Манушин, 2003). Однако в местах, где нами были зафиксированы случаи потребления рыбных остатков, признаки исчерпания кормовой базы камчатского краба отсутствовали. Кроме того, именно на аттрактивности приманки из рубленой свежемороженой рыбы строится весь специализированный крабовый промысел. Поэтому усиление роли рыбных остатков в питании крабов может быть расценено как интенсификация промысла рыб в районах обитания крабов. И наоборот, крабы могут образовывать скопления в районах промысла и переработки рыбы.

Необходимо обратить внимание на влияние камчатского краба как вселенного вида на прибрежные биоценозы Баренцева моря. Крупные особи исландской циприны, морского гребешка, морских ежей и морских звезд до вселения камчатского краба, по-видимому, практически не имели естественных врагов и были своего рода многолетним репродуктивным резервом, позволяющим этим видам переживать годы, неблагоприятные для оседания личинок и развития молодежи. Камчатский краб, включив крупных особей перечисленных обитателей прибрежных биоценозов в свой пищевой рацион, может сократить численность их популяций. Кроме того, негативное влияние оказывает краб на численность пинагоров, поедая их икру.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные наблюдения показали, что половозрелая молодежь камчатского краба в Баренцевом море до 3–4 лет ведет оседлый образ жизни. Начиная с 4-летнего возраста, крабы образуют подвижные скопления. Поддинги образуют крабы в возрасте преимущественно 5–7 лет. В связи с особенностями светового режима в конце весны – летом в арктических широтах (наличие полярного дня) их формирование не определяется суточной цикличностью, как это показано для Аляски. При потреблении морских ежей крабы

предпочитают выедать гонады, поэтому мелкие неполовозрелые морские ежи, а также отнерестившиеся особи, вероятно, малопривлекательны в качестве пищевых объектов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят некоммерческую организацию ООО “Подводный мир” и лично М.В. Сафонова и О.И. Божка за предоставленные видеоматериалы. Экспедиционные исследования проводили на судне “Картеш” (ООО “Подводный мир”), и МРС-250 “Пундуга” (ООО “Миллениум”). Пользуясь случаем, выражаем благодарность командам этих судов за активное сотрудничество и помощь во время работы в море. Активное участие в сборе материала принимал В.А. Штрик (ВНИРО).

Исследования поддержаны РФФИ (05-04-48978-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анисимова Н.А., Манушин И.Е., 2003. Питание камчатского краба в Баренцевом море // Беренбойм Б.И., ред. Камчатский краб в Баренцевом море. Изд. 2-е перераб. и доп. Мурманск: Изд-во Полярного НИИ рыбного хозяйства и океанографии. С. 170–188.
- Клитина А.К., 2003. Камчатский краб у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала // Бюл. журн. “Вопросы рыболовства”. Вып. 2. М: Изд. ФГУП “Нацрыбресурсы”. 253 с.
- Логвинович Д.Н., 1945. Аквариальные наблюдения над питанием камчатского краба // Известия Тихоокеанского НИИ рыбного хозяйства и океанографии. Т. 19. С. 79–97.
- Милютин Д.М., 2003. Распределение и некоторые биологические характеристики промысловых иглокожих сублиторали Териберской губы (Баренцево море) в июле–августе 2002 г. / Соколов В.И. Донные экосистемы Баренцева моря. М: Изд-во Всероссийского НИИ рыбного хозяйства и океанографии. Т. 142. С. 207–214. – 2003а. Распределение и некоторые биологические характеристики хозяйственно-значимых двустворчатых моллюсков сублиторали Териберской губы (Баренцево море) в июле–августе 2002 г. / Соколов В.И. Донные экосистемы Баренцева моря. М: Изд-во Всероссийского НИИ рыбного хозяйства и океанографии. Т. 142. С. 192–206.
- Орлов Ю.И., Лисицын Ю.Г., 1967. Об оплодотворении у камчатских крабов // Зоол. журн. Т. 46. № 2. С. 288–289.
- Переладов М.В., 2003. Некоторые особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на прибрежных мелководьях Баренцева моря // Беренбойм Б.И., ред. Камчатский краб в Баренцевом море. Изд. 2-е перераб. и доп. Мурманск: Изд-во Полярного НИИ рыбного хозяйства и океанографии. С. 152–170.
- Ржавский А.В., Бритаев Т.А. и др., 2003. О распределении некоторых видов макрозообентоса в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море) после вселения камчатского краба // Роль климата и промысла в изменении структуры зообентоса шельфа (камчатский краб, северная креветка и др.) Материалы конференции (г. Мурманск, 19–21 марта 2003 г.). Мурманск. Изд-во Мурманского морского биологического ин-та РАН. С. 81–85.
- 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 // Соколов В.И. Донные экосистемы Баренцева моря. М: Изд-во Всероссийского НИИ рыбного хозяйства и океанографии. Т. 142. С. 120–131.
- Сенников А.М., Матюшкин В.Б., 1996. Морской еж – перспективный объект добычи у Мурманского побережья // Биопромысловые и экономические вопросы мирового рыболовства. М: Изд-во ВНИЭРХ. Вып. 3–4. С. 14–20.
- Соколов В.И., 2003. Распределение и некоторые особенности биологии массовых видов десятиногих ракообразных (Crustacea, Decapoda) в губе Териберка Баренцева моря // Соколов В.И. Донные экосистемы Баренцева моря. М: Изд-во Всероссийского НИИ рыбного хозяйства и океанографии. Т. 142. С. 77–91.
- Соколов В.И., Штрик В.А., 2003. Биоценотический анализ донного населения прибрежной зоны губы Териберка Баренцева моря и возможность его применения для оценки воздействия камчатского краба на экосистемы / Соколов В.И. Донные экосистемы Баренцева моря. М: Изд-во Всероссийского НИИ рыбного хозяйства и океанографии. Т. 142. С. 6–24.
- Armetta T.M., Stevens B.G., 1987. Aspects of the biology of the hair crab, *Erimacrus isenbeckii*, in the eastern Bering Sea // Fish. Bull. V. 85. № 3. P. 523–545.
- Bhattacharya C.G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components // Biometrics. V. 23. P. 115–135.
- Dew C.B., 1990. Behavioral ecology of podding Red king crab, *Paralithodes camtschatica* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 47. № 10. P. 1944–1958.
- Fletcher N., Gollasch S., 2003. Aliens invade the sea // ICES CIEM Newsletter. № 40. P. 12–14.
- Marukawa H., 1933. Biological and fisheries research on Japanese king-crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // J. of the Imperial Fisheries Experimental Station (Tokyo). V. 4. № 37. P. 1–152.
- Matsuura S., Takeshita K., 1990. Longevity of Red King Crab, *Paralithodes camtschatica*, revealed by long-term rearing study // Proc. Int. Symp. King & Tanner Crabs. Nov. 1989. Anchorage, Alaska, USA. Alaska Sea Grant College Program Rep. № 90–04. P. 181–188.
- Mortensen A., Damsgard B., 1996. Growth, mortality, and food preference in laboratory-reared juvenile king crab (*Paralithodes camtschatica*) // High latitude crabs: Biology, Management, and Economics. Proc. Internat. Symp. of Crabs from high latitude habitats. Anchorage.

Alaska, USA. October 11–13. 1995. Univ. of Alaska Sea Grant College Program Report № 96–02. P. 665–674.

Powell G.C., Nickerson R.B., 1965. Aggregations among juvenile king crabs (*Paralithodes camtschatica* Tilesius) Kodiak, Alaska // Anim. Behav. V. 13. № 2–3. P. 374–380.

Shirley T.C., Shirley S.M., Korn S., 1990. Incubation period, molting and growth of female red king crabs: effects of temperature // Proc. Int. Symp. King & Tanner Crabs. Nov. 1989. Anchorage, Alaska, USA. Alaska Sea Grant College Program Rep. № 90–04. P. 52–63.

SOME BEHAVIORAL FEATURES OF THE RED KING CRAB (*PARALITHODES CAMTSCHATICUS*) AT THE COASTAL ZONE OF THE BARENTS SEA

V. I. Sokolov, D. M. Milyutin

Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Moscow 107140, Russia
e-mail: vsokolov@vniro, dmilyutin@list.ru

The behavior of red king crab groups of different size was observed during diving investigations at the coastal zone of the Kola Peninsula in the summer periods of 2002–2003. In the Barents Sea, young immature individuals are shown to lead a settled way of life up to the age of 3–4 years (their carapace is up to 50 mm wide). Since the age of 4 years (carapace of 33–42 mm wide), crabs form mobile feeding aggregations composed of several thousands of individuals. The 4–8-year-old crabs with the carapace of 42–96 mm wide (5–6-year-old individuals have the carapace of 50–75 mm wide) can form poddings (compact aggregations of up to 2 m high). In the Barents Sea, owing to specific light conditions in summer in the Arctic, the formation of poddings is not related to the diurnal cycles as it was shown for red king crabs from Alaska. Eating of different food objects (bivalves, *Arctica islandica* and *Mytilus edulis*; sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*; sea star, *Asterias rubens*; lumpfishes (carcasses and egg layings), different seaweeds, etc.) by crabs is described. The consumption of the bivalves, *Chlamys islandicus* and *Modiolus modiolus*, by crabs was not observed, despite their abundance at the coastal zone.