

**Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
(ВНИРО)**

На правах рукописи

**ПЕРЕЛАДОВ
Михаил Владимирович**

**ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ПОВЕДЕНИЯ
КАМЧАТСКОГО КРАБА
(*PARAUTHODES CAMTSCHATICUS TILESII*)
В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ БАРЕНЦЕВА МОРЯ**

03.00.18. -гидробиология

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва -2005 г.

Работа выполнена в лаборатории прибрежных исследований Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

Научный руководитель:

Доктор биологических наук

ТА. БРИТАЕВ

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук
Кандидат биологических наук

Н.М. Коровчинский
В.О. Мокиевский

Ведущая организация:

Биологический факультет Московского Государственного Университета
им. М.В. Ломоносова

Защита состоится « 27 » апреля 2005 года в ~~14~~ :~~00~~ на заседании Диссертационного Совета Д 002.213.02 по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата биологических наук при Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 117071, Москва, В-71, Ленинский проспект, дом 33

Отзывы на автореферат просьба присылать по адресу: 117071, Москва, В-71, Ленинский проспект, дом 33, ИПЭЭ им. А.Н. Северцова, ученому секретарю Диссертационного Совета Д 002.213.02, факс (095) 952-35-84, электронная почта admin@sevin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения общей биологии РАН

Автореферат разослан «~~22~~» марта 2005 г.

Ученый Секретарь Диссертационного Совета,
кандидат биологических наук

Л.Т.КАПРАЛОВА

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Камчатский краб (*Paralithodes camtschaticus* Tilesius) - ценный промысловый объект, обитающий в северной Пацифике на акватории Охотского, Японского и Берингова морей. Популяционная структура этого вида, особенности его биологии и экологии хорошо изучены и описаны в многочисленных статьях и монографиях (Виноградов, 1945; Родин, 1985; Левин, 2000; Павлов, 2003). Однако до сих пор мало данных о поведении и распределении этого объекта в естественных условиях, особенно его молоди, жизненный цикл которой протекает в условиях прибрежных мелководий (Виноградов, 1968; Powell, Nickerson, 1965; Dew, 1990). Так как в условиях прибрежной зоны проведение съёмки с использованием стандартных орудий лова (трал, ловушки) затруднено из-за навигационных проблем, основным методом изучения структуры популяции камчатского краба на малых глубинах являются визуальные наблюдения, выполняемые с применением водолазной техники.

Для прибрежных акваторий морей России, все вышеперечисленное, прежде всего относится к камчатскому крабу, акклиматизированному в Баренцевом море в конце 60-х годов 20-го века (Орлов, 1977). Известно, что к концу 80-х годов завезенные с Дальнего Востока особи камчатского краба образовали в Баренцевом море самовоспроизводящуюся популяцию, и началась активная экспансия данного вида в пространстве (Кузьмин, 2000). В настоящий момент камчатский краб в Баренцевом море освоил практически все биотопы, как открытого моря, так и прибрежной зоны (Переладов, 2001). Но, если в открытом море изучение особенностей биологии камчатского краба в бассейне Баренцева моря ведется практически с момента вселения (Беренбойм, 1999; Герасимова, 1999), то данных по его биологии в условиях прибрежной зоны крайне мало. Помимо технических причин это обуславливается сложной геоморфологической структурой мурманского побережья, существенно отличной от районов нативного обитания камчатского краба на Дальнем Востоке. Изрезанность берегов Баренцева моря узкими и глубокими заливами фьордового типа, высокое биотопическое разнообразие сублиторали, поллярная фотопериодичность в совокупности с рядом других факторов, накладывают отпечаток на многие аспекты биологии баренцевоморской популяции камчатского краба, что не позволяет экстраполировать на этот район данные, полученные на Дальнем Востоке.

Акклиматизация камчатского краба в Баренцевом море поставила также вопрос о пределах роста его популяции, зависящего, в том числе, от интенсивности пополнения половозрелой части стада молодь. С этой точки зрения выяснение особенностей распределения и поведения разновозрастных группировок камчатского краба в природных условиях особенно актуально.

Цели и задачи исследования. Целью настоящей работы является **изучение особенностей распределения и поведения камчатского краба на акватории нового для вида ареала (прибрежная зона Баренцева моря).**

Для выполнения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Провести анализ информации об условиях обитания камчатского краба в прибрежной зоне его нативного ареала (Северная Пацифика) и выбрать контрольный участок для сравнения с условиями обитания камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря.
2. Выделить и описать сообщества бентоса, которые играют существенную роль в биологии камчатского краба в условиях прибрежной зоны Баренцева моря.
3. Изучить особенности распределения разновозрастных группировок камчатского краба среди выделенных сообществ бентоса Баренцева моря.
4. Изучить особенности поведения камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря в зависимости от возраста.
5. Сравнить особенности распределения и поведения камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря и на контрольном участке акватории нативного ареала (Берингово море).

Научная новизна. Впервые обобщены многолетние данные об особенностях обитания камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря. Впервые для вида описаны поселения молоди камчатского краба в биотопах вертикальных стен и в толще глыбовых завалов, образующихся на крутых бортах заливов фьордового типа. Описана способность молоди камчатского краба использовать организмы макробентоса Баренцева моря (митилиды, морские ежи, актинии, асцидии) в качестве убежищ. Впервые для Баренцева моря описаны сверхплотные скопления молоди камчатского краба - поддинги (podding), в разных типах биотопов (галечники, вертикальные стены, заросли ламинарий). Для условий Баренцева моря впервые показана смена стереотипов оборонительного поведения по мере роста камчатского краба. Впервые для Баренцева моря описана двигательная диапауза взрослых особей камчатского краба с полным, либо частичным, закапыванием в фунт.

Показано, что в Баренцевом море доминирующим фактором, определяющим текущий биотоп обитания молоди камчатского краба является возможность реализации ею стереотипа оборонительного поведения (индивидуального или коллективного). Показано, что в Баренцевом море молодь камчатского краба переходит к коллективным формам поведения лишь при достижении ширины карапакса (ШК) 45-70 мм, в отличие от Берингова моря, где этот переход происходит у молоди на год раньше, при ШК 20-25 мм (Dew, 1990). Указанное различие определяется тем, что биотопы прибрежной зоны Баренцева моря по своей структуре способны обеспечить индивидуальными убежищами молодь камчатского краба более крупного (по сравнению с Беринговым морем) размера.

Теоретическое и практическое значение. Полученные данные о роли различных биотопов в формировании поселений молоди камчатского краба имеют общетеоретическое значение, так как позволяют понять принципы функционирования популяций видов со схожей биологией (волосатые, синий и колючий крабы). Выводы данной работы могут быть использованы для разработки моделей пополнения популяций, оценки пределов роста численности ракообразных в ситуациях их интродукции в новые экосистемы, для выяснения причин деградации популяций после интенсивной антропогенной нагрузки и разработки способов их восстановления, для разработки научно-обоснованных принципов марикультуры промысловых ракообразных. Описанные изменения в стереотипах оборонительного поведения молоди камчатского краба (переходы между фазами индивидуального и коллективного поведения) могут быть использованы в общей теории поведения членистоногих с коллективными формами поведения (ракообразные, насекомые).

С практической точки зрения, полученные данные о закономерностях распределения молоди камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря позволяют уточнить общую численность особей в популяции и оценить численность отдельных возрастных группировок, что, в свою очередь, позволяет уточнить модели расчета запаса, скорости пополнения промыслового стада, смертности отдельных генераций, темпов роста крабов в зависимости от возраста. Данные о текущей численности крабов и ее динамики на отдельно взятом полигоне могут быть использованы при расчете суммарного пищевого рациона прибрежных группировок камчатского краба, оценке достаточности существующей кормовой базы, что позволит оценить воздействие данного вида на состояние экосистемы Баренцева моря.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на Ученых Советах и коллоквиумах ВНИРО, ПИНРО, ИПЭЭ РАН, ИОАН; на заседаниях Межведомственной Ихтиологической Комиссии в 2001, 2003 и 2004 гг.; на международной научной конференции «Комплексное управление прибрежными зонами и морские науки», Санкт-Петербург, 2000; международной конференции «Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management and Economics», США, Аляска, 2001; международной научной конференции «Прибрежное рыболовство - 21 век», Южно-Сахалинск, 2001; международной конференции «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки», Москва - Голицыне, 2002; научно-практической конференции «О приоритетных задачах рыбохозяйственной науки в развитии рыбной отрасли России до 2020

г.», Москва, ВВЦ, 2004; международной научно-практической конференции «Развитие подводной деятельности в СССР и в России», Москва, ИОАН, 2004.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 14 научных работ (1 за рубежом) и 2 статьи в научно-популярных изданиях.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав и заключения. Общий объем диссертации - 132 страницы, включая рисунки, таблицы и фотографии. Диссертация иллюстрирована 61 фотографией, 19 рисунками и 7 таблицами. Список литературы включает 109 работ из которых 75 на русском языке.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1 История вопроса и принципы выбора рабочего полигона

До последнего времени многие аспекты биологии промысловых крабов оставались за рамками традиционных изысканий: поведение, распределение молоди, взаимодействие с хищниками, факторы, обуславливающие выживание. Эти пробелы возникли из-за того, что основная информация о популяционной структуре промысловых крабов получена с помощью дистанционных методов (тралов, ловушек, драг), что имеет ряд ограничений:

- Высокая погрешность при отборе проб на мелководьях и твердых грунтах.
- Отсутствие данных об особенностях распределении среди донных сообществ.
- Невозможность получения данных о поведении в природных условиях.

Многие из этих ограничений можно снять только при проведении исследований непосредственно под водой. После появления в 1943 г. акваланга, промысловые беспозвоночные тут же стали объектом изучения подводных исследователей. В 60-х годах на Аляске были проведены наблюдения за групповым поведением камчатского краба (Powell and Nickerson, 1965; Bright, 1967), которые заставили пересмотреть представления о многих аспектах биологии этого объекта и, особенно, о его поведенческих реакциях. Открытие явления поддинга (от pod - куча) - образование молодью крабов сверхплотных скоплений, позволило с новой точки зрения подойти к проблемам оценки общей численности молоди крабов, их пищевой активности, выживаемости, динамике процессов линьки, скорости передвижения и т.д. В последующие годы аналогичные открытия были сделаны и для ряда других промысловых крабов. Агрегированное поведение с образованием сверхплотных скоплений было отмечено для крабов пауков, стригунов, лангустов, ряда других ракообразных (DeGoursey and Stewart 1985; Herrnkind 1980; Donaldson, 1999). Для последних лет характерно появление серии статей, посвященных детальным исследованиям поддинга, полученным как с применением водолазной техники (Dew, 1990; Stevens et al. 1999; Loher, Stevens, 2001), так и в лабораторных условиях (Stevens, Kittaka, 1998).

В нашей стране появление акваланга тоже интенсифицировало подводные биологические исследования, но основной их акцент был направлен на изучение биоценозов прибрежной зоны, оседание гидробионтов, различные аспекты мариккультуры и т.д. (Голиков, Скарлато, 1965; Пропп, 1971; Федосеев, 1991; Ошурков, 2000). Новый стимул к развитию подводные биологические исследования в России получили в 90-х годах, что было связано с развитием прибрежного рыболовства. В спектр этих работ изучение особенностей биологии промысловых крабов входило одной из основных задач. Были проведены исследования распределения и поведения на мелководьях четырехугольного волосатого краба (*Erimacrus isenbeckii*), колючего краба (*Paralithodes brevipes*), камчатского и синего (*Paralithodes platypus*) крабов (Переладов, 1999; Переладов, Войдаков, 1999; Вагин и др., 1999; Miljutin, Pereladov, 2001). С 2001 г. на акватории Варангер-фьорда Баренцева моря проводятся исследования по программе «Изучение особенностей распределения камчатского краба на прибрежных мелководьях Баренцева моря и оценка его воздействия на аборигенную фауну». Выбор полигона обуславливается тем, что в этом районе в 60-х годах прошлого века было выпущено основное количество привезенных с Дальнего Востока особой камчатского краба и на акватории которого, соответственно, сформировались наиболее стабильные, максимально адаптированные к местным условиям поселения интродуцированного объекта. В рамках данной программы основным объектом изучения является камчатский краб, а также аборигенный каменный краб (*Lithodes maya*) и краб-паук (*Hyas coarctatus*).

Глава 2 Литературный обзор по биологии камчатского краба

Литературные источники, касающиеся особенностей поведения и распределения промысловых крабов в естественных условиях чрезвычайно скудны. Анализ доступной информации показал, что на акватории Дальневосточных морей России нет района, по которому бы существовал систематизированный массив данных по биологии камчатского краба, собранный непосредственно в среде обитания с применением прямых визуальных методов наблюдения. В российских морях аналогичные работы проводились в очень ограниченных объемах и не носили систематический характер (Виноградов, 1968; Карамышев, Колесников, 1989; Федосеев, 1996), поэтому в обзоре приводятся преимущественно данные об особенностях биологии камчатского краба, обитающего в прибрежных водах Берингова моря, как единственного региона в пределах нативного ареала данного вида, по которому есть достаточное количество публикаций, основанных на подводных наблюдениях за поведением и распределением камчатского краба в естественных условиях. Рассматриваются особенности оседания личинок камчатского краба, закономерности распределения и поведения мальков, годовиков и более взрослых размерных группировок камчатского краба на акватории островов Алеутской гряды, Бристольского залива, острова Кодьяк (Powell, Nickerson, 1965; Blau et al., 1990; Stevens, Kittaka, 1998). Обращается особое внимание на характеристики биотопов, в пределах которых протекают те или иные стадии жизненного цикла камчатского краба и на влияние структуры биотопов на возможность реализации крабами того или иного стереотипа оборонительного поведения (Sundberg and Clausen, 1977). Анализируется роль коллективных форм поведения молоди камчатского краба (поддинг) в общей картине распределения молоди среди биотопов сублиторали морей Северной Пацифики (Dew, 1990; Donaldson et al., 1991). Анализ литературы показал, что в условиях Берингова моря оседание личинок камчатского краба происходит преимущественно на животные разветвленные субстраты (гидроиды) (McMurray et al., 1986; Stevens and McIntosh, 1991). Показано, что до возраста в один год мальки ведут индивидуальный образ жизни, обитая преимущественно на животных субстратах (морские звезды), а по достижении ширины карапакса 20–25 мм крабы в коллективным формам поведения, образуя поддинги. Поведение молоди в поддингах имеет четкий циркадный ритм: в дневное время крабы малоподвижны и сосредоточены в плотных скоплениях, в которых проходит их линька, а в ночное время они равномерно распределены по субстрату в поисках пищи. По достижении ширины карапакса 80–100 мм крабы в условиях Берингова моря опять начинают вести индивидуальный образ жизни, лишь изредка собираясь в небольшие стаи (перед линькой, спариванием, во время инкубирования икры). Отмечается слабая обеспеченность сублиторали Берингова моря биотопами, которые могли бы использоваться молодью крабов в качестве индивидуальных убежищ (McMurray et al., 1986; Stevens and McIntosh, 1991; Loher and Armstrong, 2000).

Таким образом, для отдельно взятого участка ареала камчатского краба (заливы Аляски, Берингово море) в литературных источниках имеется обширный систематизированный материал, охватывающий практически все аспекты жизненного цикла камчатского краба. Это позволяет использовать данный регион в качестве контрольного при последующем проведении сравнительного анализа особенностей распределения и поведения камчатского краба в условиях Баренцева моря.

По изучаемому в данной работе участку ареала (Баренцево море) аналогичным образом систематизированных данных в литературе нет.

Глава 3 Физико-географическая характеристика изучаемой акватории

Побережье Варангер-фьорда Баренцева моря относится к типичному побережью с берегами фьордового типа, широко распространенного в Арктике (Каплин, 1962). Для этого типа берегов характерно наличие многочисленных узких заливов, выработанных по сетке тектонических трещин, образовавшихся в доледниковый период. Проблема происхождения фьордов дискуссионная, но, независимо от конкретных механизмов их образования, они имеют ряд общих черты: превышение длины над шириной, крутые обрывистые берега и

резкие свалы глубин, наличие входного порога, наличие котловины в средней части, высокая роль грубообломочного материала в формировании подводного склона. Все это в полной мере относится к акватории, на которой был собран материал для настоящего исследования.

Данная работа выполнена на участке побережья от границы России с Норвегией на западе до кута губы Малая Волоковая на востоке, включая губы Печенга, Амбарная, Базарная и ряд других губ и бухт, включая лагуны, отделенные от открытого моря приливо-отливными перекатами. Общая протяженность береговой линии обследованного участка побережья составляет порядка 70 км (по 50 м изобате), с учетом микрорельефа - более 200 км. Обзорная карта района исследований показана на Рис. 1.



Рис. 1. Карта-схема побережья Баренцева моря. Выделен район работ 2001-2004 гг.

Гидроклиматические условия Варангер-фьорда типичны для юго-западной части Баренцева моря. Благодаря тепляющему воздействию Нордкапского течения, лед у берегов Варангер-фьорда, не образуется, хотя температура воды опускается в зимние месяцы до 0-1°C. В летний период вода прогревается на поверхности до 10-16°C, однако на глубинах более 20 м не поднимается выше 6-8°C. Соленость повсеместно выше 30‰ (включая лагуны), хотя в периоды активного снеготаяния и интенсивных дождей может снижаться в поверхностном слое до 25‰. Приливы в Варангер-фьорде, как и почти везде в Баренцевом море правильные полусуточные. Высота прилива в сизигии достигает 3,2 — 3,4 м. Скорости приливных течений у берега могут превышать 0,5 м/сек. Наиболее крупное волнение в Баренцевом море соответствует северо-восточному направлению ветра; высоты волн достигают 5-6 м, а при сильных штормах - 9 м (Суховой, 1986).

Глава 4 Материал и методы

За 2001-2004 гг. на акватории Варангер-фьорда Баренцева моря проведено 11 гидробиологических съемок с использованием легководолазного снаряжения. Совершено 156 погружений на глубины до 70 м, общей длительностью 131 час. В ходе водолазных съемок выполнено 495 гидробиологических станций, отснято 2180 фотографий. Проведен биологический анализ 2167 особей камчатского краба и 7589 особей различного макробентоса (моллюски, иглокожие и т.д.), обработано более 10 часов подводных видеосъемок, отснятых различными операторами на акватории Баренцева моря.

Основным методом сбора материала было визуальное гидробиологическое картографирование (Федоров, 1986). В зависимости от выполняемых задач картографирование проводили либо вдоль проложенной трансекты (учетные съемки распределения), либо на ограниченной площади (описание донных сообществ, наблюдение за поведением, питанием, размножением). На каждом погружении фиксировали стандартный набор параметров среды. При необходимости, в ходе погружения отбирали пробы биологического материала (грунт, бентос, выборки ракообразных), которые после окончания погружения подвергали стандартной биологической обработке. Биологический анализ ракообразных проводили по стандартной методике (ТИНРО, 1979). Картирование подводных биоценозов сопровождали фотосъемкой с использованием аппарата «Nikonos V» и различных шкальных маркеров (линейки, рамки). Поведение молоди и половозрелых особей крабов изучали в ходе погружений и при обработке отснятых видеоматериалов. Кроме этого поведение мальков с ШК до 70 мм изучали в ёмкостях с морской водой на берегу или в аквариальных лабораторных условиях. По материалам наблюдений строили этограммы, отражающие долю той или иной активности в общем балансе поведения крабов определенного размера. Выделение сообществ бентоса производили 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, мы не считаем правомочным определять описанные сообщества как полноценный «биоценоз» и в дальнейшем будем придерживаться термина «сообщество». При анализе результатов использовали общедоступные литературные источники, а также информацию, собранную сотрудниками лаборатории прибрежных исследований ВНИРО во время проведения водолазных съёмки на акватории Южных Курил, Берингова моря и на побережье Восточного Мурмана и любезно предоставленную автору. Для сравнения использованы собственные данные по биологии камчатского, колючего, четырехугольного волосатого краба, пятиугольного волосатого краба, полученные у берегов Сахалина (Японское море) в период с 1992 по 1998 гг.

Глава 5 Структура биотопов и сообществ бентоса в районе исследований

На прибрежных участках Варангер-фьорда преимущественное развитие имеют скальные биотопы, которые в диапазоне глубин от уреза воды до 20 м занимают порядка 80% площади дна. Около 10% площади дна до глубины 20 м занимают биотопы рыхлых грунтов (преимущественно песчаных), оставшиеся 10% занимают смешанные (валунно-галечные) биотопы подводных осыпей. В диапазоне глубин от 20 до 40 м преобладают биотопы скал (45%) и галечников (45%). Оставшиеся 10% занимают песчаные грунты различной 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 (более 80% дна).

Отдельное место среди биотопов прибрежной зоны Баренцева моря занимает биотоп глыбовых завалов, представляющий собой многоярусные наслоения валунов и плит, пронизанных многочисленными внутренними полостями с хорошей внутренней гидродинамикой, что обеспечивает развитие внутри этого биотопа специфических сообществ гидробионтов со значительной суммарной биомассой и численностью. Глыбовые завалы формируются на крутых наклонных подводных склонах за счет поступающего с берега обломочного материала. Наиболее развиты глыбовые завалы на глубинах от 3 до 30 м.

В результате проведенного картографирования сублиторали изучаемого полигона Баренцева моря выделено 14 сообществ фито- и зоо- бентоса, в которых в разные сезоны года отмечались особи камчатского краба и которые играют определенную роль в распределении и естественном воспроизводстве данного вида:

Сообщество фукоидов: Верхняя граница совпадает с верхней границей среднегодового прилива, нижняя - с границей максимальных отливов. Сообщество постоянное, сезонные колебания абиотических факторов сказываются только на биомассе вегетирующей части талломов. Руководящие виды *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum*

Сообщество десмарестии: Формируется в летний период в диапазоне глубин от 3 до 12 м на каменистых и валунно-галечных грунтах повсеместно. К осени полностью разрушается. Зимой отсутствует. Руководящие виды *Desmarestia aculeata* и *D. viridis*.

Сообщество ламинариевых водорослей: Распространено на скальных и крупновалунных грунтах в диапазоне от 0 глубин до 8-15 м. Сообщество постоянное, сезонные колебания абиотических факторов сказываются только на биомассе вегетирующей части талломов. Руководящие виды *Laminaria saccharina*, *L. digitata*, *Alaria esculenta*

Сообщество красных водорослей: Распространено на скальных грунтах на глубинах от 6 до 20 м. Сообщество постоянное, хотя проективное покрытие отдельных видов колеблется в течение года в широких пределах. Руководящие виды *Polysiphonia sp.*, *Ptilota sp.*, *Rhodymenia palmate*.

Сообщество корковых водорослей: Распространено на скальных и галечных грунтах на глубинах 12-40 м. Сообщество постоянное, сезонные колебания проективного покрытия и биомассы незначительны. Руководящий вид- *Lithothamnion murmanicum*.

Сообщество разлагающихся водорослей: Формируется в летне-осенний период на галечных и песчаных грунтах сублиторали в диапазоне глубин от 5 до 50 м. В зависимости от сезона в сообществе доминируют обрывки талломов ламинарий, десмарестии, красных

водорослей в разной степени разложения. Проективное покрытие доходит до 100%, а толщина слоя остатков водорослей до 40 см.

Сообщество мидий: Распространено на литорали и верхней сублиторали на скальных и валунных субстратах. Верхняя граница совпадает со среднегодовым уровнем прилива, нижняя - проходит на глубине 4-6 м. После летнего оседания молоди, нижняя граница может опускаться до глубины 10-12 м. Сообщество постоянное, руководящий вид *Mytilus edulis*. Плотность мидий в сообществе достигает десятков тысяч особей/м², биомасса - 15 кг/м².

Сообщество баянусов: Встречается пятнами на скальных, валунных, галечных грунтах и ракушечнике в диапазоне глубин от 0 до 60 и более метров. Поселения баянусов занимают тот субстрат, где отсутствуют другие крупные формы зоо- и фито-бентоса. Наибольшее развитие имеет в закрытых акваториях, в зонах опреснения, в кутовых участках. Сообщество постоянное, руководящие виды *Balanus balanus*, *B. balanoides*. Биомасса баянусов достигает 500-800 г/м².

Сообщество модиолы: Распространено на скальных грунтах в диапазоне глубин от 5 м до 60 и глубже метров. Наибольшее развитие имеет на акватории закрытых от прямого волнового воздействия бухт и губ, на склонах северной экспозиции. Поселения располагаются дружными по 10-20 особей модиолы разного возраста, по аналогии с дальневосточными поселениями мидии Грея. Сообщество постоянное, руководящий вид *Modiolus modiolus*. Максимальная биомасса модиолы достигает 5 кг/м², хотя обычно не превышает 1 кг/м².

Сообщество морского ежа: Скопления морских ежей встречаются на скальных и валунных грунтах в диапазоне глубин от 3 до 20 метров. В этом диапазоне глубин доминирует зеленый морской еж *Strongylocentrotus droebachiensis*. Глубже 20 м доминирует *Echinus esculentus*. Наибольшее развитие имеет по краям сообщества ламинариевых водорослей. Биомасса морских ежей рода стронгилоцентротус достигает 3-4 кг/м², рода эхинус - не более 200-300 г/м².

Сообщество актиний: Встречается на вертикальных и круто наклонных скальных стенках в диапазоне глубин от 25 до 60 м. Наибольшее развитие имеет на мысах с повышенной гидродинамикой. Сообщество постоянное, руководящий вид - *Tealiafelina*.

Сообщество морского гребешка: Распространено повсеместно на скальных, валунных, галечных и ракушечных грунтах на глубинах более 10 м. Наибольшее развитие на границе между скалами и рыхлыми грунтами. Кроме этого значительные скопления морских гребешков отмечены в закрытых лагунах. Плотность достигает 1-2 экз. взрослых особей и до 30-50 экз. молоди на м². Сообщество постоянное, руководящий вид *Chlamys islandicus*. Биомасса достигает 500 г/м².

Сообщество сессильного бентоса (губки, мшанки, асцидии, гидроиды): Встречается пятнами на скальных, валунных, галечных грунтах, а также на ракушечнике и вертикальных стенках в диапазоне глубин от 5 м в местах, где отсутствует доминирование крупных форм зообентоса. Сообщество постоянное, жесткой доминантной структуры не имеет.

Сообщество рыхлых грунтов: Распространено повсеместно. Не имеет привязки к определенному горизонту. В видовом составе преобладают двухстворчатые моллюски семейства *Astartidae*, *Veneridae*, *Tellinidae* и различные пескожилые полихеты типа *Arenicola marina*, а при большой доли ракушечника - мелкие морские гребешки, мидии, баянусы. Биомасса двухстворчатых моллюсков может достигать 1,5-2,0 кг/м².

Глава 6 Особенности биологии различных размерных группировок камчатского краба на акватории Варангер-фьорда

6.1. Размерно-возрастная структура популяции камчатского краба Баренцева моря

В течение исследованного периода разновозрастные особи камчатского краба были отмечены во всех сообществах и биотопах прибрежной зоны Варангер-фьорда во всем диапазоне исследованных глубин от уреза воды до 70 м. Размеры особей обоих полов варьировали по ширине карапакса (ШК) от 1,5 мм до 242 (самки) и 312 (самцы) мм.

Анализ размерного ряда крабов, собранных в различных биотопах позволил выделить несколько размерных группировок, наиболее часто встречающихся в прибрежной зоне: с ШК 1,5-5 мм; 10-25 мм; 40-70 мм; 80-100 мм и более 120 мм.

Судить о возрасте этих размерных группировок можно лишь условно, так как подтвержденных экспериментально данных о скорости роста камчатского краба на акватории Баренцева моря в настоящий момент нет, а автоматический перенос данных о темпе роста камчатского краба на акватории Дальневосточных морей (Виноградов, 1945) на темп роста крабов в Баренцевом море неправилен из-за существенных различий в гидрологических условиях.

С нашей точки зрения, для условий Баренцева моря более приемлема шкала темпа роста, полученная при изучении камчатского краба в Бристольском заливе и у Алеутских островов (Loher, Stevens, 2001). В этой работе показано, что в возрасте 1, 2 и 3 года после оседания молодь камчатского краба достигает размеров 9 мм; 23 мм; 47 мм (Бристольский залив) и 16 мм; 38 мм; 66 мм (остров Уналашка, Алеутские острова), соответственно. Возраст более старшей группы с ШК 80-100 мм однозначно определить не представляется возможным. Отмечено лишь, что при этих размерах молодь камчатского краба достигает половой зрелости, за что и получила условное название «подростки». Учитывая сходные гидрологические условия этих районов с условиями Варангер-фьорда, была принята следующая система размерных градаций и условных названий (Таблица 1):

Таблица 1

Условные соотношения размера и возраста камчатского краба в Баренцевом море.

Условное название	Ширина карапакса, мм	Условный возраст (от оседания)
Мальки	1,5-5,0 мм	До 6 месяцев
Годовики	10-25 мм	До 18 месяцев
Двухлетки	40-70 мм	2-3 года
Подростки	80-100 мм	4-5 лет

6.2. Распределение и поведение камчатского краба среди биотопов сублиторали

Мальки (ШК от 1,5 до 5 мм)

Мальки в массовом количестве отмечены в период с июня по сентябрь в сообществах десмарестии и красных водорослей. В других сообществах бентоса они отмечены единично.

В июле 2002 года средняя ШК мальков составляла 1,51 мм. Известно, что планктонная стадия развития личинок камчатского краба длится порядка 2 месяцев, а после оседания и метаморфоза малек имеет ШК порядка 1,2 мм (Stevens, Kittaka 1998; Ковачева, 2002). Массовый выпуск личинок самками на акватории Варангер-фьорда отмечен в марте. Следовательно, отмеченные нами в июне-июле мальки с ШК от 1,5 мм были в возрасте первых недель после оседания. В июне-июле 2003 года средняя ШК мальков составляла 1,92 мм. В сентябре 2002 г. средняя ШК мальков составляла 3,8 мм, максимальная - 5,4 мм.

В июле 2002 года мальки камчатского краба были отмечены в диапазоне глубин от 3 до 12 м преимущественно на талломах десмарестии. Верхняя граница распределения мальков совпадала с верхней границей сообщества десмарестии, нижняя - с зоной термоклина. Температура воды в зоне обитания мальков составляла 5-6 °С. Температура воды ниже термоклина - 2-3 °С.

В июне-июле 2003 года мальки отмечались в диапазоне глубин от 12 до 18 м, на талломах десмарестии, красных водорослей, на гидроидах и баянусах. Верхняя граница распределения мальков совпадала с нижней границей прогретого поверхностного слоя воды (температура воды в диапазоне 0-10 м составляла 12-14 °С), нижняя граница — с зоной термоклина. Температура воды в зоне обитания мальков составляла 5-9 °С. Температура воды ниже термоклина — 1-2 °С. В летний период распределение мальков было очень неравномерным. Их плотность колебалась от первых сотен до тысяч экз./м² (Фото 1). Мальки располагались преимущественно на внешних поверхностях субстрата и были малоподвижны. Образование агрегаций не отмечено.

В сентябре 2002 г. мальки отмечались в диапазоне глубин от 13 до 22 м в сообществах красных водорослей и среди разлагающихся водорослей (обрывки талломов десмарестии, родимении и пальмарии)

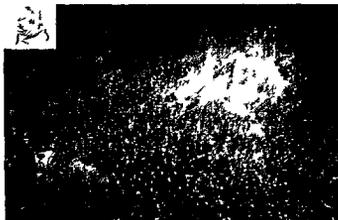


Фото 1 Сообщество десмарестии Баренцево море, губа Амбарная, лагуна Сисъявр, июль 2002 г, глубина 5 м. Мелкие точки на талломах — мальки камчатского краба с ПШК 1,5-1,9 мм (в углу - крупный снимок осевшего малька)

В осенний период наибольшая плотность мальков отмечена среди обрывков водорослей, лежащих на каменистом грунте. В этом биотопе она достигала 200-300 экз/м². Характерно, что мальки располагались внутри растительного субстрата и были практически незаметны при визуальном обследовании. Скрытное поведение мальков в возрасте 2 месяца после оседания маскирует картину их реального распределения и плотности, так как зачастую они незаметны для водолаза, особенно в условиях пониженной освещенности. В осенний период (сентябрь), поведение у мальков по-прежнему индивидуальное, агрегации не отмечены. При содержании 2-х месячных мальков в аквариальных условиях отмечен четкий отрицательный фототаксис. Мальки всегда держаться на нижних частях растительного субстрата, активно избегая открытых поверхностей. При механическом переворачивании пласта водорослей в аквариуме, мальки перебираются с поверхности под пласт в течение 5-10 минут.

Во время летней (август) и зимней (декабрь) съемок 2004 года мальки камчатского краба не были отмечены на стандартных разрезах несмотря на то, что характерные для их обитания сообщества бентоса не претерпели изменений по сравнению с предыдущими годами. Этот факт свидетельствует о существенных межгодовых различиях в интенсивности оседания личинок камчатского краба на данной акватории.

При содержании мальков в аквариальных условиях был отмечен захват пищевых частиц как с поверхности грунта, так и из толщи воды, что свидетельствует о том, что после оседания в рацион питания мальков могут входить планктонные организмы.

Реакция на опасность (приближение крупных предметов, резкие движения, затенение) у мальков с ПШК 1,5-3 мм ни в природных, ни в аквариальных условиях не отмечена. Но уже у мальков с ПШК 3-5 мм отмечена оборонительная реакция, выражающаяся в различных формах ухода от опасности: замирании на месте или перемещении под укрытие.

Таким образом, распределение мальков камчатского краба на разных стадиях развития определяется наличием подходящего субстрата и температурными границами.

Годовики (ПШК 10-25 мм)

Молодь этой размерной группы отмечена круглогодично в течение всего периода наблюдений в сообществах офиур, мидий, модиол, гребешков, морских ежей, баянусов, красных и литотамниевых водорослей, а также на ракушечнике, вертикальных скалах и в глыбовых завалах на глубинах от уреза воды до 50 м.

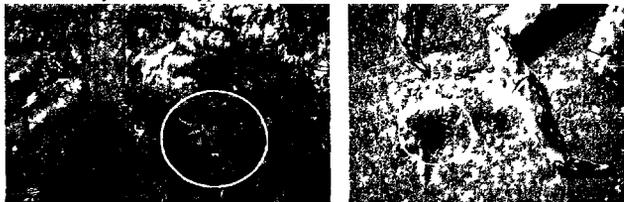


Фото 2 и 3 Молодь камчатского краба среди друз модиолы в смешанном сообществе модиолы и красных водорослей (левый кадр), и корковых водорослей (правый кадр), (ПШК - 10-15 мм), мыс Палтусово Перо, глубина 15-25 м, июнь 2001 года

Во всех биотопах годовики отмечены внутри или рядом с потенциальными убежищами. В сообществах бентоса такими убежищами для годовиков являются полости между организмами бентоса (друзы митилид, пространства внутри агрегаций морских ежей, полости в мертвых бальянусах, каверны в колониях багрянковых водорослей). На чистых минеральных субстратах (без крупных гидробионтов) годовики камчатского краба располагаются в естественных полостях - кавернах и трещинах скалы, между валунами, под отдельными камнями. Во всех указанных случаях используемые в качестве убежища полости сравнимы по размерам с размером годовиков крабов.

Максимальная плотность распределения годовиков в биотопе определяется наличием необходимого количества убежищ. Среди друз митилид и в агрегациях морских ежей плотность годовиков может достигать 5-10 экз./м². На минеральных субстратах, лишенных макробентоса - редко превышает 1 экз./м². Внутри рыхлых каменистых осыпей и в глыбовых завалах — 1-3 экз./м². Во всех биотопах годовики располагаются поодиночке, образование агрегаций не отмечено. При содержании годовиков в аквариальных условиях отмечено, что особи перемещаются среди субстратов таким образом, чтобы между ними всегда было максимально возможное расстояние. Аналогичное поведение отмечено и в природных условиях: при разборе завалов нередко несколько особей оказываются вместе. В этом случае не обращая внимания на опасность (руки водолаза, другие гидробионты) годовики крабов прежде всего разбегаются на некоторое расстояние друг от друга, а только потом начинают искать подходящее убежище, либо проявлять индивидуальную агрессию. Можно предположить, что в природе каждый годовик камчатского краба имеет свою территорию, состоящую из убежища и прилегающих кормовых угодий.

При приближении опасности, годовики пассивно замирают, либо прячутся в ближайшем укрытии. Активная реакция на опасность (поза угрозы с растопыренными клешнями) отмечена лишь при физическом контакте.

Горизонт обитания годовиков мало меняется в зависимости от сезона.

В летний и осенний периоды годовики отмечались от уреза воды. Во время одного из погружений несколько годовиков были отмечены на скале в зоне волнового наката. Во время отката волны годовики оказывались на воздухе и плотно прижимались к кавернам на поверхности скалы. В это же время несколько годовиков аналогичного размера были отмечены на глубине 10-15 м среди друз модиолы. В этот же период годовики отмечались среди морских ежей, в колониях бальянусов, и на ракушечниках на глубинах 3-15 м и на всех горизонтах глыбовых завалов в диапазоне глубин от 10 до 40 м. Распределение внутри каменистых осыпей лимитировалось только наличием подходящих укрытий.

В зимний период распределение годовиков внутри глыбовых завалов оставалось таким же, что и в другие сезоны года. Однако, в этот же период, на открытых поверхностях скал и среди гидробионтов макробентоса годовики отмечались лишь на глубинах более 10 м, что может быть связано с интенсивной гидродинамикой поверхностного слоя воды во время штормов.

Анализ размерного ряда годовиков, обитающих на одних и тех же точках сублиторали показал, что в летний период средний размер ШК годовиков составлял 10-15 мм; в осенний период - 15-20 мм и в зимний период - 20-25 мм. Можно допустить, что изменения средних размеров годовиков в течение года отражают темп роста молоди этого возраста. Однако без проведения соответствующих лабораторных экспериментов, этот вывод условен.

Температура воды в местах обитания годовиков в течение года меняется в очень широких пределах - от 0°С зимой до 12-16°С летом. Зависимость распределения годовиков от температуры воды не отмечена.

Таким образом, распределение годовиков камчатского краба определяется только наличием индивидуальных убежищ и практически не связано с границами абиотических факторов.

Двушлетки (ШК - 40-70 мм)

Двушлетки камчатского краба на сублиторали Баренцева могут образовывать⁷ сверхплотные скопления (поддинги) или дисперсные поселения с низкой плотностью вне зоны таких скоплений.

Дисперсные поселения двушлеток встречается во всех сообществах и типах биотопов прибрежной зоны Варангер-фьорда в диапазоне глубин от 5 до 70 м. Средняя плотность особей в дисперсных поселениях составляет 0,01-0,05 экз/м². Распределение дисперсных поселений двушлеток практически не зависит от типа субстрата. Отмечено лишь, что на рыхлых грунтах двушлетки встречаются на порядок реже, чем на твердом грунте. В течение года распределение дисперсных поселений двушлеток меняется мало и определяется их двигательной активностью. В летний период особей в таких поселениях характерно активное пищевое поведение в биотопах, богатых кормом. В зимний период в дисперсных поселениях чаще встречаются малоподвижные особи, располагающиеся в трещинах скал, среди мелких валунов, во внутренних полостях каменных осыпей рядом с годовиками.

Сверхплотные скопления (поддинги) двушлеток камчатского краба отмечены на скалах и галечниках, в сообществах бурых водорослей и актиний. Фактическая плотность двушлеток в поддинге не поддается точному расчету из-за высокой подвижности особей и активной защитной реакции крабов в момент отлова. Анализ фото и видеоизображений поддинга показал, что плотность крабов в агрегированных скоплениях может достигать 500 экз./м². В зависимости от типа субстрата и стереотипа поведения особей в скоплениях выделено три типа поддинга:

- Собственно «поддинг» в сообществе ламинарии, аналогичные скоплениям, описанным для Берингова моря (по Powell, Nickerson, 1965; Dew, 1990).
- Ленточные скопления на литотамниевых галечниках.
- Плоские скопления на скальных субстратах с крутизной склона более 60°.

Поддинги отмечались в летний период на выступающих над общим рельефом грунта скальных грядах в сообществе ламинарии на глубинах 4-12 м и состояли из ряда малоподвижных многослойных агрегаций, разделенных между собой сообществами активно двигающейся молодежи. Диаметр отдельных агрегаций составлял порядка 1-1,5 м. Каждая агрегация содержала несколько сот особей молодежи, располагающихся друг на друге в 3-10 слоев. Высота агрегации может достигать 50-60 см. Между агрегациями молодежь располагается на грунте в 1 слой. Общая площадь этого типа скоплений молодежи камчатского краба может достигать несколько сотен квадратных метров, а их конфигурация во многом определяется конфигурацией скального гребня. Протяженность такого скопления может составлять 100-150 м, а суммарное количество особей — несколько десятков тысяч. Г

В поддингах среди зарослей ламинарий отмечена массовая линька молодежи, а на грунте - скопления экзувиев. Доля линяющих или недавно перелинявших крабов (особей с вздутым абдоменом и особей на I стадии линьки) достигает в таких скоплениях 30-40% от общего количества. Активное пищевое поведение отмечено лишь у особей вне многослойных агрегаций.

В этом типе поддинга реакция крабов на опасность имеет две стадии. Первая реакция выражается в организации коллективной обороны - отдельные особи принимают позу угрозы и перегруппировываются в поддинге клешнями в сторону опасности. При дальнейшем приближении или контакте поддинг рассыпается, отдельные особи активно движутся прочь от опасности вниз по склону. Реакция на опасность отмечается с расстояния менее 1 м.

Ленточные скопления отмечаются в осенний период на литотамниевых галечниках на глубинах 20-45 м и состоят из вытянутых вдоль изобат агрегаций, представляющих собой единое, равномерно распределенное стадо активно двигающейся молодежи. Длина ленточного скопления может достигать несколько десятков метров при ширине 5-6 м, а суммарное количество особей - нескольких тысяч. Высота ленточной агрегации может достигать 15-20 см, количество слоев молодежи обычно не превышает 2-3. Конфигурация ленточного скопления не зависит от рельефа дна — особи располагаются по всей поверхности субстрата и активно мигрируют вдоль изобаты. Линька крабов в ленточных скоплениях не отмечена.

Основная масса особей в процессе движения активно питается.

В ленточных скоплениях реакция крабов на опасность выражается в синхронном бегстве особей вниз по склону. При приближении опасности многослойные агрегации вначале рассыпаются в однослойное стадо, которое с большой скоростью перемещается на глубину. Реакция на опасность отмечается с расстояния менее 5 м.

Плоские скопления на вертикальных скалах отмечаются во все сезоны года в сообществах модиолы, актиний, сессильного бентоса и в сообществе красных водорослей на глубинах 5-50 м состоят из отдельных однослойных агрегаций малоподвижной молодежи камчатского краба. Количество особей в отдельной агрегации может достигать 100-200 экземпляров. Протяженность всего скопления на скале может составлять 50-250 м по горизонтали и 20-50 м по вертикали. Конфигурация скоплений на скалах зависит от микрорельефа скалы - наличия полков, трещин, кулуаров, осыпей. Максимальная плотность особей в агрегациях на вертикальных скалах отмечена на перегибах склона и на скальных полках. В отдельных случаях скопления отмечались на склонах с отрицательным углом наклона. В сообществе актиний центры отдельных агрегаций расположены среди скоплений крупных актиний, вокруг подошв которых крабы располагаются концентрическими кругами. Суммарное количество особей в скоплениях на вертикальных скалах может достигать нескольких десятков тысяч особей. В скоплениях на скалах молодежь крабов активно линяет не менее 3-х раз в году. Массовая линька отмечалась в марте, в июне-июле и в октябре. Активное питание не отмечено.

В скоплениях на скалах реакция крабов на опасность выражается в попытках спрятаться среди крупных организмов зообентоса (актиний, морские ежи, модиолы). При непосредственном контакте - принятие позы угрозы, отрыв от поверхности скалы и планирование в толще воды. Реакция на опасность отмечается с расстояния менее 1 м.

Таким образом, поселения двухлобок камчатского краба в Баренцевом море могут быть двух типов: дисперсные - встречающиеся во всех выделенных сообществах бентоса и сверхплотные - встречающиеся в биотопах, в которых возможна реализация коллективных форм обороны во время линьки и нагула.

Подростки (ШК- 80-100 мм)

Особи этого размера самая малочисленная группировка камчатского краба в исследованном диапазоне глубин. В течение всех съемок они отмечались единично, преимущественно на поверхности рыхлых грунтов (ракушечник, песок, разлагающиеся водоросли) в диапазоне глубин от 10 до 50 и более м. Плотность подростков ни на одной станции не превышала 0,01-0,02 экз./м². Агрегаций не отмечено, основа поведения - питание. Различий плотности в зависимости от сезона года также не отмечено, за исключением того, что в осенние и зимние месяцы особи с ШК 80-100 мм обитают на больших глубинах, чем летом. Лишь во время проведения съемки в декабре 2004 года подростки камчатского краба отмечались с плотностью на порядок выше на глубинах 15-30 м, причем как на рыхлых грунтах, так и на скалах. Вполне вероятно, что крабы этого возраста в летне-осенний период обитают в основном на предельных для подолажного обследования глубинах, а с наступлением полярной ночи поднимаются на меньшие глубины по аналогии с зимними миграциями взрослых крабов с больших глубин на мелководье.

Реакция на опасность у подростков активная, выражается в принятии характерной для крабов позы угрозы. При непосредственном контакте — уход от источника опасности на расстояние не более 2-3 м. Активная оборона отмечается на расстояниях менее 1-2 м.

Взрослые особи (ШК более 100мм)

В течение года взрослые особи камчатского краба отмечались во всех биотопах прибрежной зоны вплоть до вертикальных скал. В течение года глубина обитания, конкретный биотоп и плотность распределения взрослых особей существенно варьируют, в целом подчиняясь классической схеме, описанной для условий Дальнего Востока (Виноградов, 1945; Родин, 1985): накопление у берега в весенний репродуктивный период; последующий отход в открытое море в течение летне-осеннего периода; зимовка на

глубинах более 100 м; возвратная миграция на мелководья.

Весной спаривающиеся самцы и самки камчатского краба отмечены на скалах и галечниках на глубинах от 2 до 25 м с плотностью 0,01-0,02 пары/м². В этот же период отмечена массовая линька взрослых крабов, характерной особенностью которой является образование локальных скоплений с плотностью линяющих крабов до 1 экз./м². Численность крабов в линочных скоплениях может доходить до нескольких тысяч особей. Первые спаривающиеся и линяющие особи взрослых крабов отмечены в декабре; пик спаривания и линьки - 6 марта; конец спаривания и линьки - в июне. После спаривания и линьки основная масса взрослых самцов в течение весны мигрирует на глубины более 50 м, где и держится до середины зимы. Единичные особи взрослых самцов отмечались у берега в течение всего лета, но строго ниже термоклина, придерживаясь водных масс с температурой ниже 4-6°С. В летне-осенний период агрегации взрослых самцов не отмечены, основную роль в их поведении играет питание. Реакции на опасность активные: принятие позы угрозы, нападение (Фото 4).

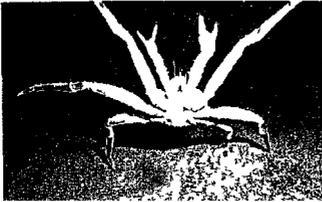


Фото 4 Взрослый самец камчатского краба в позе угрозы Губа Амбарная, декабрь 2004 г, глубина 17 м

В отличие от взрослых самцов, самки после спаривания и вымета новой икры до осени держатся преимущественно выше термоклина на глубинах до 20 м в сообществах мидии, ламинарии и красных водорослей, где образуют нагульные скопления с плотностями до нескольких экз/м² (Фото 5). Общая численность икранных самок в таких скоплениях достигает нескольких сотен особей. Основную роль в поведении самок играет питание. Существенная роль в пищевом рационе принадлежит мидиям, среди поселений которых



Фото 5 Скопление взрослых самок камчатского краба в сообществе ламинарии и мидии (губа Базарная, сентябрь 2001 г, глубина 7 м)

самки обитают летом. Реакция на опасность у самок выражена слабее, чем у самцов и заключается в убегании от источника опасности или замирании на месте. Характерной особенностью взрослых особей камчатского краба (преимущественно самок с икрой), является периодическая полная неподвижность, при которой отдельные особи забираются в щели между камнями, или полностью закапываются в песок. При этом время пребывания крабов в состоянии неподвижности может составлять более суток.

Таким образом, распределение подростков и взрослых особей камчатского краба определяется преимущественно наличием кормовых угодий и подчиняется годовому циклу изменений гидрологических параметров окружающей среды.

Глава 7 Обсуждение результатов

7.1. Особенности структуры бентоса изучаемого полигона

Биоценологическая структура Баренцева моря наиболее подробно описана в работах М.В. Проппа (Пропп, 1966-1976), где в качестве основных биоценозов прибрежной зоны Мурмана были выделены сообщества фукоидов, ламинарии, литотамнии и рыхлых грунтов. Однако, с точки зрения биологии камчатского краба, такое деление не учитывает всех особенностей распределения изучаемого вида, поэтому в данной работе к схеме зонального деления Проппа (1971) были добавлены в качестве самостоятельных единиц сообщества десмарестии, мидий, модюлы, актиний, баянусов, гребешков, красных водорослей, морских ежей, сессильного бентоса и разлагающихся водорослей, в каждом из которых распределение камчатского краба имеет свои особенности:

Сообщество фукоидов своей нижней границей лимитирует верхнюю границу распределения молоди камчатского краба.

В сообществе десмарестии происходит оседание мальков камчатского краба.

В сообществах красных водорослей, баянусов, модиолы и морских ежей обитают годовики камчатского краба.

В сообществах актиний и ламинарии происходит формирование поддинговых скоплений и линька двухлеток камчатского краба.

В сообществе корковых водорослей происходит нагул двухлеток.

Сообщества сессильного бентоса и разлагающихся водорослей служат убежищем сеголетков камчатского краба и основным местом нагула подростков камчатского краба.

В сообществе мидий и на рыхлых грунтах происходит нагул взрослых особей камчатского краба.

Таким образом, каждый из выделенных в данной работе сообществ бентоса имеет собственное функциональное значение для протекания жизненного цикла камчатского краба. Такое выделение имеет практическое значение, так как дальнейшее изучение распределения каждого из этих сообществ на прибрежных акваториях Баренцева моря позволит рассчитать соотношение численности различных возрастных группировок камчатского краба на различных участках побережья и, соответственно, их роль в процессе естественного воспроизводства данного вида.

По сравнению с морями Дальнего Востока, в Баренцевом море существенно более высокая мозаичность ландшафтов прибрежной зоны. Резкий свал глубин, и высокая изрезанность берегов Баренцева моря приводят к тому, что отдельные сообщества бентоса имеют небольшую площадь и зачастую отделены друг от друга всего несколькими десятками метров, в отличие от сублиторали морей Северной Пацифики, где однотипные биоценозы занимают существенно большие площади и отделены друг от друга на значительные расстояния.

То есть в условиях Баренцева моря биоценозы, играющие существенную роль в биологии камчатского краба оказываются «спрессованы» в пространстве, что позволяет молоди краба переходить из одного пригодного для обитания биотопа в другой не совершая длительных миграций и, следовательно, не подвергаясь риску повышенной элиминации. Вполне понятно, что эта особенность биотопической структуры оказывает существенное влияние на распределение, поведение и, вероятно, численность камчатского краба в условиях Баренцева моря. Дополнительным биотопическим фактором, влияющим на распределение и поведение камчатского краба в Баренцевом море, является сохраняющаяся до сих пор избыточность площадей (экологическая ёмкость) сообществ бентоса, в которых протекают ранние стадии жизненного цикла камчатского краба. Выделенные в ходе данного исследования сообщества бентоса в течение 4 лет наблюдений ни разу не были полностью заняты той или иной размерной группой крабов. В отличие от этого, в Беринговом море периодические отмечается лимит субстрата как для оседания мальков камчатского краба (гидроиды), так и для обитания годовиков, использующих в качестве субстрата некоторых гидробионтов (морские звезды) (Stevens, 2001b). Таким образом, с биотопической точки зрения, предел численности камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря еще не достигнут и можно ожидать дальнейший рост его популяции.

7.2. Особенности распределения камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря

Мальки

Различия в условиях обитания мальков камчатского краба в Баренцевом море и в районах нативного ареала заключаются в характере основного субстрата для оседания. В Баренцевом море оседание происходит преимущественно на растительные субстраты (десмарестия, красные водоросли), а на Дальнем Востоке - преимущественно на животные субстраты (гидроиды, мшанки), хотя десмарестия также широко распространена в бентосе сублиторали Северной Пацифики (Stevens, Kittaka, 1998; Loher, 2001; собственные данные). Причины этих различий неизвестны.

Годовики

Отличительными особенностями распределения годовиков камчатского краба была их наиболее частая встречаемость не к определенному сообществу бентоса или конкретным гидрологическим условиям, а к определенному типу поверхности субстрата, который может обеспечить им возможность укрытия в конкретных условиях. С этой точки зрения миграция годовиков в зимние месяцы из верхних горизонтов на глубины более 20 м объясняется повышенной гидродинамикой поверхностных вод во время штормов, что заставляет молодь краба искать места обитания с пониженной гидродинамикой. Отмечено, что зимой годовики избегают находиться среди организмов макробентоса, так как во время штормов друзья молиол раскачивает волнами, а морские ежи образуют агрегации, плотно прикрепленные амбулакральными ножками к субстрату. В таких условиях мест для комфортного обитания годовиков среди этих организмов не остается и они вынуждены мигрировать на глубину. Таким образом, в условиях Баренцева моря для годовиков основным фактором, определяющим распределение, является наличие индивидуальных убежищ с умеренной гидродинамической нагрузкой.

Принципиальное отличие распределения годовиков в Баренцевом море от условий нативного ареала заключается в том, что на Дальнем Востоке аналогичные по размеру крабы либо живут в ассоциациях с морскими звездами, либо собираются в поддинги, то есть практически не используют индивидуальные убежища среди минеральных субстратов. Указанные различия могут быть связаны с различиями в биотопической структуре прибрежной зоны морей: в сублиторали Берингова моря скальные и валунные грунты представлены гораздо беднее, чем в Баренцевом море и занимают лишь небольшие глубины, что лимитирует количество возможных убежищ для крабов этой возрастной группы и заставляет молодь крабов гораздо раньше переходить от индивидуального образа жизни к коллективному с соответствующей сменой биотопа обитания.

Двухлетки

Двухлетки камчатского краба могут образовывать сверхплотные скопления (поддинги) или дисперсные поселения с низкой плотностью. Дисперсные поселения отмечены во всех биотопах и имеют те же тенденции, что и распределение годовиков - двухлетки располагаются на тех участках сублиторали, где могут найти убежища - среди камней соответствующей размерности, в глыбовых завалах, среди зарослей макрофитов. На открытых пространствах одиночные двухлетки встречались гораздо реже. Вполне вероятно, что дисперсные поселения двухлеток в сублиторали - специфическая черта биологии камчатского краба именно в условиях Баренцева моря. В Беринговом море эта молодь встречается только в агрегациях (Babcock et al, 1988; Dew, 1990). Причиной этого различия может быть лимит биотопов с подходящей структурой в прибрежной зоне морей Северной Пацифики (в той ее части, в которой проводились аналогичные исследования).

В отличие от дисперсных поселений двухлеток, их агрегации встречаются среди строго определенных биотопов: в сообществах ламинарий, актиний и литотамниевых галечников, где они образуют поддинги различной величины и конфигурации.

В сообществе ламинарий поддинговые скопления двухлеток по своей структуре схожи с поддингами, описанные для Берингова моря (Powell, Nickerson, 1965; Dew, 1990). Но и здесь есть различия. В Баренцевом море объемные («классические») поддинги могут соседствовать с плоскими агрегациями с плотностью особей на порядок ниже, чем в шарообразном поддинге. При этом сам поддинг может занимать площадь в сотни квадратных метров и содержать десятки тысяч особей, в отличие от Берингова моря, где эти показатели на порядок ниже.

Агрегированные скопления двухлеток на литотамниевых галечниках тоже имеют свои отличия от районов нативного ареала. В Баренцевом море для двухлеток камчатского краба галечники - в основном кормовые, нагульные угодья, на которых они пасутся круглые сутки в течение всего года. То есть какого-то выраженного циркадного ритма питания, аналогичного тому, что описано для Берингова моря, нами не зафиксировано. Можно предположить, что это влияние полярной фотопериодичности, когда отсутствие четкого суточного ритма (день/ночь) вызвало разрушение циркадного ритма в питании молоди краба.

В дневное время молодь образует поддинги, что может быть связано с отсутствием в прибрежной зоне Баренцева моря ряда естественных для двухлеток врагов (калан, крупные палтусы и треска), для защиты от которых поддинг и образуется.

Массовые скопления двухлеток камчатского краба в сообществе актиний - уникальное явление Баренцева моря, до сих пор не описанное в районах нативного обитания. В условиях Берингова моря лишь молодь до года использует крупные формы зообентоса (асцидий) в качестве убежищ (McMurtagh et al, 1986). Роль актиний в распределении молоди камчатского краба в Баренцевом море спорна. С одной стороны, многочисленнее наблюдения показали, что молодь скапливается вокруг актиний, используя их в качестве убежищ (Фото 6). Но, с другой стороны, мной отмечены скопления молоди на вертикальных стенках лишенных актиний, а также использование крабами в качестве убежищ предметов, соизмеримых по размерам с актиниями (Фото 7, 8).



Фото 6-8 Использование молодью камчатского краба различных объектов в качестве убежищ слева - актиний, в центре - буйка на сетке в толще воды, справа - крупной медузы

С нашей точки зрения, вертикальные стенки сами по себе являются благоприятным субстратом для образования скоплений двухлеток, так как крабы на них защищены от возможного нападения донных хищников. Учитывая тот факт, что основная масса молоди в скоплениях на стенках активно линяет, этот фактор может иметь решающее значение. В этой ситуации актинии являются лишь маркерами мест возможного образования поддинга, хотя и играют роль дополнительной защиты от хищников. Таким образом, для двухлетней молоди камчатского краба основными факторами, определяющими распределение, являются либо наличие индивидуальных убежищ (для фоновых поселений), либо пригодность субстрата для образования поддинговых агрегаций (линочных или нагульных).

Подростки

За исключением закрытых лагун, подростки камчатского краба чаще всего отмечались на предельных для водолазного обследования глубинах. Вполне вероятно, что основным горизонтом для обитания подростков являются глубины более 30-40 м, где они проводят основное время своей жизни, поднимаясь на более мелкие участки преимущественно в зимний период. Этот вывод частично подтверждают данные съемки декабря 2004 г., когда было отмечено резкое (по сравнению с летом) возрастание численности подростков на глубинах 15-30 м. Причиной такого возрастания численности вполне могла быть миграция с глубины на мелководье, по аналогии с начавшейся в то же время миграцией взрослых особей к берегу для прохождения линьки и спаривания. Что же касается встреч подростков в лагунах, то можно предположить, что отделенные от открытого моря мелководными порогами лагуны являются для подростков тупиковыми биотопами, так как обитая ниже термоклина они к осени оказываются «запертыми» в котловинах лагун в отличие от двухлеток, которые успевают скатиться в открытое море, становясь по мере дальнейшего роста рекрутами промыслового стада. Однако, при формировании благоприятных трофических и гидрологических условий и лагуны могут периодически являться местом стабильного обитания подростков камчатского краба. В остальном распределение подростков камчатского краба в сублиторали Баренцева моря ничем принципиально не отличается от распределения аналогичной возрастной группы камчатского краба в местах нативного ареала и определяется только наличием кормовых угодий.

Взрослые особи

Особенности распределения взрослых особей камчатского краба в Баренцевом море практически повторяют особенности распределения аналогичных возрастных группировок камчатского краба в местах нативного ареала. Распределение взрослых особей камчатского краба определяется лишь распределением кормовых угодий. При этом в зависимости от температуры воды взрослые крабы либо приближаются к берегу на нерест (в зимне-весенний период), либо мигрируют в сторону открытого моря во время летне-осеннего нагула.

Как и на Дальнем Востоке, в прибрежной зоне Баренцева отмечены не только нерестовые скопления половозрелых особей, но и нагульные стада, как самцов, так и самок. Распределение промысловых самцов лимитируется только температурными условиями (отмечен отход скоплений от берега после начала интенсивного прогрева). Распределение самок с икрой более лабильно к температурным условиям и определяется, по всей видимости, лишь гидродинамическим фактором (стада самок держаться на мелководьях до начала зимних штормов не зависимо от температурных условий). Вполне понятно, что в районах, где 100-150 м изобаты проходят на расстоянии первых кабельтовых от берега, а кормовая база достаточна и доступна, у нагульных скоплений краба нет «повода» искать более благоприятные условия и, следовательно, осуществлять длительные и протяженные миграции вдоль побережья, как это происходит в дальневосточных морях.

Линочный и репродуктивный цикл камчатского краба в условиях Баренцева моря существенно растянут по сравнению с условиями нативного ареала. При этом диапазон годовых миграций взрослых особей наоборот - существенно меньше, чем в условиях Северной Пацифики. Мечение показало, что на акватории Варангер-фьорда основная масса взрослых особей камчатского краба в течение года незначительно уходит от берега, накапливаясь в конце осени в глубоких котловинах, а в начале зимы начинает движение к берегу. При этом конкретный вектор миграции определяется лишь орографией дна локального участка акватории и не имеет выраженных тенденций к смещению в западном направлении (Тальберг, 2005).

Таким образом, распределение взрослых особей камчатского краба в сублиторали Баренцева моря определяется распределением кормового бентоса и цикличностью гидрологических условий, от которых зависят миграции, связанные с протеканием репродуктивного цикла и линьки. Сводная характеристика биотопических предпочтений различных размерных группировок камчатского краба в условиях Баренцева и Берингова морей приведена в Таблице 2.

Таблица 2

Ширина караяксы, мм	Баренцево море			Ширина караяксы, мм	Берингово море		
	Глубина обитания, м	Субстрат	Многолетняя динамика биотопов, лимиты экологической ёмкости		Глубина обитания, м	Субстрат	Многолетняя динамика биотопов, лимиты экологической ёмкости
1,5-5	3-20	Растительный (водоросли)	Стабильны, не лимитированы	1,5-5	3-10	Животный (гидроиды)	Нестабильны, лимитированы
5-40	0-50	Минеральный (валуны), Животный (митилыды, морские ежи, гребешок)		5-20	10-15	Животный (морские звезды)	
40-70	5-50	Растительный (ламинарии), Животный (актинии) Минеральный (валуны, галечники)	Стабильны, не лимитированы	20-70	10-25	Минеральный (галечники)	Стабильны, не лимитированы
80-100	70-70	Условия обитания одинаковые, биотопических и экологических лимитов нет.					
>100	5-300						

7.3. Особенности поведения камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря

Анализ полученных результатов показал, что многие из перечисленных выше аспектов распределения камчатского краба в сублиторали Баренцева моря связаны с определенными поведенческими стереотипами данного объекта. Поведенческие предпочтения оказывают существенное влияние на:

- ❑ выбор мест обитания на той или иной стадии жизненного цикла,
- ❑ на выживаемость в борьбе за существование против хищников,
- ❑ 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.

ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Стереотипы пищевого поведения закладываются у камчатского краба начиная от стадии малька. Непосредственно после оседания мальки не только сканируют поверхности субстрата в поисках пищи, но пытаются ловить клешнями объекты в толще воды. Возможность использования планктона в пищу определяет особенности распределения мальков на субстрате, в частности, на внешних частях талломов водорослей. Через несколько месяцев после оседания стереотип пищевого поведения полностью меняется на бентосный и в дальнейшем меняется мало.

Единственным различием в пищевом поведении у камчатских крабов, обитающих в условиях Баренцева и Берингова морей, является различия в ритме суточной активности. В Беринговом море в ритме питания крабов четко отслежен циркадный ритм — активное питание в темное время суток и пассивное нахождение в поддинговых скоплениях в течение дня (Dew, 1990). В условиях Баренцева моря питающиеся скопления камчатского краба отмечались круглосуточно (в условиях полярного дня). Также круглосуточно (в условиях полярного дня) отмечалась линька крабов в поддингах. При проведении съемки в условиях полярной ночи циркадный ритм также не был отмечен. Зарубежные аналоги таких наблюдений отсутствуют, поэтому можно констатировать, что полярная фотопериодичность влияет на поведение камчатского краба в условиях Баренцева моря.

ОБОРОНИТЕЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Под оборонительным поведением понимаются все формы поведения организма, направленные на уменьшение возможной элиминации, вызванной направленным воздействием внешних факторов (Хайдн, 1975; Фабри, 1978; Тинберген, 1987). При анализе поведения камчатского краба были выделены следующие формы оборонительного поведения:

- ✓ Уход от источника опасности
- ✓ Поиск и использование убежища
- ✓ Прекращение двигательной активности (затаивание)
- ✓ Индивидуальная оборона
- ✓ Коллективная оборона.

В отличие от пищевого поведения, оборонительные реакции существенно меняются по мере роста камчатского краба. Первые поведенческие реакции, которые можно трактовать как оборону отмечают еще у глаукотое. Экспериментально доказано, что глаукотое в процессе поиска субстрата для оседания активно ищет именно безопасное убежище для метаморфоза, иначе ее элиминация от хищников (молодь лососевых рыб) может достигать 100%. Если в процессе оседания глаукотое находит подходящее убежище — то элиминация резко снижается и зависит лишь от физиологического состояния глаукотое (Stevens, 2003).

После оседания и метаморфоза малек камчатского краба несколько раз меняет стереотип поведения. Только что осевшие мальки располагаются на внешних поверхностях субстратов, то есть располагаются открыто по отношению к возможным хищникам, что существенно повышает риск возможной элиминации. Этот парадокс можно объяснить с точки зрения пищевого поведения мальков, в пищу которых входят планктонные организмы. Эта фаза в жизненном цикле камчатского краба очень короткая - 1-2 месяца, однако именно

на этой стадии риск элиминации и, следовательно, потенциальная смертность мальков максимальна. По всей видимости именно этим противоречием объясняется резкое, на 1-2 порядка сокращение численности мальков в природных условиях за первые месяцы жизни. Непосредственно после оседания оборонительное поведение у мальков камчатского краба практически отсутствует.

Когда подросшие мальки становятся способными активно использовать в пищу бентосные объекты, 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 активные оборонительные реакции на приближение потенциальной опасности (принятие «позы угрозы»), что подтверждается данными лабораторных экспериментов. Однако, попыток убежать от опасности не предпринимается (Ковачева, Переладов, 2001).

У молоди с ШК 10-20 мм оборонительная реакция также заключается преимущественно в поиске убежищ, которыми служат каверны в скальном субстрате, друсы 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.

Если сравнивать поведение мальков камчатского краба в условиях сублиторали Баренцева моря с их поведением в районах нативного ареала, то в возрасте до года их поведенческие реакции практически одинаковые, не смотря на то, что в качестве индивидуальных убежищ мальки и сеголетки используют разные организмы бентоса. Различия в поведении начинаются при достижении молодью камчатского краба размеров 20 мм по ШК. В условиях Баренцева моря молодь этой размерной группы продолжает жить в индивидуальных убежищах, проявляя те же оборонительные реакции, что и сеголетки. В условиях же Берингова моря она именно с этого возраста начинает образовывать поддинги, то есть переходить от индивидуальных форм оборонительного поведения к коллективным (Stevens et al, 2001b). Аналогичное изменение поведения (переход от индивидуального к стайному образу жизни) камчатского краба в условиях Баренцева моря происходит лишь при достижении молодью размеров 45-70 мм, то есть на год позже. Кроме этого, в условиях Берингова моря вне агрегаций (поддингов) плотность молоди крабов практически равна нулю (Dew, 1990), а в условиях Баренцева моря вне поддинговых скоплений постоянно обитает значительное количество особей, продолжающих вести индивидуальный образ жизни.

Переход к стайному образу жизни в обоих сравниваемых районах приводит к изменению стереотипа обороны. Доминирующей реакцией агрегации молоди становится активное избегание источника опасности, особенно ярко выраженное на горизонтальных и наклонных грунтах, когда вся стая синхронно убегает от опасности. Если скорость приближения источника опасности превышает скорость движения молоди, 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 40-70 мм гораздо реже прибегает к активному уходу от опасности, предпочитая сразу же прятаться в складках рельефа, среди талломов водорослей или под крупными актиниями. В целом скопления молоди на вертикальных стенах менее подвижны. Слабо выраженная реакция убегания у крабов, обитающих на вертикальных стенах вполне понятна - этот биотоп не располагает к активному перемещению, так как на стене краб физически не может быстро бегать без риска оторваться от скалы и свалиться вниз по склону.

Отдельной формой оборонительного поведения является «поддинг» среди зарослей ламинарий. В этих скоплениях реакция крабов на опасность имеет и пассивные, и активные элементы. Как уже отмечалось, при приближении фактора опасности к поддинговому скоплению молоди, все особи, входящие в скопления, реагируют как единое существо - активно разворачиваясь в сторону опасности и принимая «позу угрозы». И только если фактор опасности не исчезает и продолжает приближаться, крабы проявляют пассивные

реакции ухода от опасности - поддинг рассыпается и отдельные особи затаиваются или разбегаются в разные стороны. Учитывая тот факт, что в Баренцевом море основными хищниками по отношению к молоди краба являются тресковые рыбы (Матюшкин, 2001), агрессивная реакция поддингового скопления должна их отпугивать так же эффективно, как и на Беринговом море.

Чтобы разобраться в возможных причинах отмеченных выше различий между агрегированными скоплениями, описанными в сублиторали Баренцева и Берингова морей, следует остановиться на биологической сути стайного поведения. Стайное поведение присутствует у организмов практически всех систематических групп. Биологический смысл стаи может быть разнообразным (обеспечение репродукции, миграций, охоты) и, в том числе, коллективной обороны. Для образования стаи необходимо два условия:

- Наличие побудительного мотива
- Наличие необходимой плотности особей, обладающих этим мотивом.

Первое условие в Баренцевом и Беринговом морях одинаково и заключается в необходимости защиты особей от хищников либо во время протекания критических стадий жизненного цикла (нерест, линька), либо в процессе питания в биотопах, не обладающих необходимым количеством индивидуальных убежищ. А вот второе условие, с нашей точки зрения, объясняет различия в минимальном размере особей, образующих поддинг и различия в фоновых поселениях особей, способных образовывать поддинг. Суть второго условия, применительно к рассматриваемой ситуации, заключается в следующем:

Сублитораль Баренцева моря гораздо богаче каменистыми грунтами, которые к тому же захватывают гораздо больший диапазон глубин, чем аналогичные биотопы в прибрежной зоне Берингова моря (Babcock et al., 1988; Blau et al., 1990; Пропп, 1971; Вилкова, 2005). При этом плотность отдельных размерных группировок камчатского краба в сублиторали Баренцева моря такова, что его молодь может найти для себя Достаточное количество индивидуальных убежищ как при ШК 10-20 мм, так и при ШК 40-70 мм. То есть, годовики в условиях Баренцева моря при существующей в настоящий момент плотности ПОЛНОСТЬЮ обеспечены индивидуальными убежищами и у них нет стимула собираться в стаи, а двухлетки ЧАСТИЧНО обеспечены индивидуальными убежищами, что заставляет их собираться в стаи лишь в годы высокой численности.

В пользу этой гипотезы говорят мои наблюдения за скоплением двухлеток камчатского краба в районе мыса Палтусово Перо. С 2001 по 2002 гг. в этом районе стабильно регистрировали скопление двухлеток в сообществе актиний, численность которых хотя и колебалась в зависимости от сезона года, но во время летнего максимума составляла 20-30 тыс. особей. Однако в 2003 году его численность резко снизилась, и до зимы 2004 года не превышала 1-2 тысяч особей. Было отмечено, что и в других районах, где в 2001-2002 гг. отмечались агрегированные скопления молоди, в 2003-2004 гг. произошло снижение их численности вплоть до полного исчезновения. При этом плотность двухлеток в дисперсных поселениях не претерпела существенных изменений в течение всего периода наблюдений. В условиях же Берингова моря, молодь камчатского краба, по всей видимости, не обеспечена достаточным количеством индивидуальных убежищ и вынуждена собираться в стаи (поддинг) независимо от общей численности.

Таким образом, в настоящий момент биотопы сублиторали Баренцева моря обладают избыточной «экологической ёмкостью» для годовалой и двухлетней молоди камчатского краба, что позволяет ей вести как индивидуальный, так и коллективный образ жизни с соответствующей реализацией форм обороны.

При достижении молодь ШК более 80 мм, оборонительное поведение резко меняется. При приближении опасности крабы этой размерной группы практически перестают прятаться и убегают, а основной реакцией на опасность становится «поза угрозы». Наиболее ярко эта реакция на опасность выражена у самцов крабов, самки активно реагируют на опасность лишь в половине случаев.

Таким образом, доминирующим фактором, оказывающим влияние на структуру прибрежных скоплений камчатского краба в Баренцевом море является возможность

реализации особыми текущего стереотипа оборонительного поведения. В зависимости от текущего стереотипа обороны меняется биотоп обитания особей и, следовательно, остальные формы поведения (пищевое, коммуникативное, территориальное и т.д.). Изменения в распределении камчатского краба в зависимости от стереотипа обороны показано на Табл. 3.

Таблица 3
Распределение молоди камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря в зависимости от
возраста и доминирующего стереотипа оборонительного поведения

Стереотип обороны	ШК, мм	Возраст, годы	Биотоп	Глубины, м
Индифферентная	1,5-3	1-2 месяца	Разветвленный субстрат (водоросли, гидроида)	3-20
Индивидуальная пассивная	5-25	0-1+	Полости внутри субстрата (агрегации бентоса, осыпи, глыбы)	0-50
Коллективная активная	40-70	2-3	Поверхность субстрата (галечники, сообщества ламинарий, актиний, скалы)	10-50
Индивидуальная активная	80-100	4-5	Кормовые угодья (ракушечник, рыхлые грунты)	10-100

ВЫВОДЫ:

1. На сублиторали Баренцева моря выделено 14 сообществ бентоса, которые играют существенную роль в биологии камчатского краба. Показано, что сеголетки камчатского краба обитают преимущественно в сообществах десмарестии и красных водорослей, годовики - среди организмов макрозообентоса, двухлетки - в сообществах ламинарии и корковых водорослей, а более взрослые особи камчатского краба встречаются практически во всех сообществах.
2. Распределение различных возрастных группировок камчатского краба определяется в первую очередь наличием индивидуальных убежищ (типом и структурой биотопа), возможностью реализовать текущий стереотип оборонительного поведения и, в меньшей степени, конкретными абиотическими факторами (глубина, гидрологические параметры) среды обитания данной возрастной группировки.
3. Стереотипы оборонительного поведения камчатского краба меняются по мере роста с пассивных (использование индивидуальных убежищ) на активные (коллективная или индивидуальная оборона). Однако, в отличие от естественного района обитания (Берингово море), в Баренцевом море переход к коллективному образу жизни происходит у молоди камчатского краба только в годы высокой численности, когда их плотность превышает возможность биотопов сублиторали предоставить отдельным особям индивидуальные убежища. При низкой численности молодь ведет индивидуальный образ жизни на протяжении практически всего периода обитания в прибрежной зоне.
4. В условиях Баренцева моря молодь камчатского краба переходит к формам коллективного поведения примерно на год позже, чем в Беринговом море, что определяется биотопическими особенностями сублиторали Мурманского побережья (наличием достаточного количества индивидуальных убежищ).
5. Пищевая активность камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря отмечена во всех сообществах бентоса. Выраженный циркадный ритм питания, характерный для районов нативного ареала отсутствует или слабо выражен. Избирательность в использовании пищевых объектов не выражена. Встречаемость отдельных размерных группировок молоди камчатского краба во время питания в определенных сообществах бентоса определяется лишь наличием в этих биотопах убежищ или возможностью реализаций коллективных форм поведения.



Список работ, опубликованных по теме диссертации

Переладов М.В., 1999. Некоторые особенности поведения волосатого краба в естественных условиях и вблизи орудий лова. // - в сб. «Прибрежные гидробиологические исследования», М., ВНИРО, 1999, с. 155-162.

Переладов М.В., Войдаков Е.В., 1999 Некоторые данные об агрегациях колючего краба // - в сб. «Прибрежные гидробиологические исследования», М., ВНИРО, 1999, с. 243-244.

Ковачева Н.П., Переладов М.В., 2001. Биотехника искусственного воспроизводства камчатского краба *Paralithodes camtschatica* в системе с замкнутым циклом водоснабжения // Тезисы докладов «Международная научно-практическая конференция 19-21 сентября 2001г.- Прибрежное рыболовство-XXI век», Южно-Сахалинск, 2001, стр. 61-62

Переладов М.В., 2002 Некоторые данные о распределении камчатского краба на мелководьях Баренцева моря // в сб. Международная конференция «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки»: Тезисы Докладов. -М.Изд-во ВНИРО. Стр. 32.

Переладов М.В., 2002 Некоторые особенности распределения камчатского краба на акватории закрытых фьордов Баренцева моря // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки. Материалы Первой Международной научно-практической конференции. М.: Изд-во ВНИРО. Стр. 83-87.

Pereladov M.V., Miljutin D.M., 2002, Population Structure of Blue King Crab (*Paralithodes platypus*) 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, 511-520.

Переладов М.В., 2003. Некоторые особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschatica*, Tilesius), на прибрежных мелководьях Баренцева моря, // в сб. «Донные экосистемы Баренцева моря». Труды ВНИРО. Вып. 142. М: Изд-во ВНИРО., стр. 103-119.

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 сб. «Донные экосистемы Баренцева моря», труды ВНИРО. Т. 142. Стр. 120-131. М.: Изд-во ВНИРО.

Переладов М.В., 2003 Особенности распределения и поведения камчатского краба на прибрежных мелководьях Баренцева моря // в кн. «Камчатский краб в Баренцевом море», под редакцией Б.И.Беренбойма., Изд. 2-е, переработанное и доп. Мурманск: Изд-во ПИНРО, глава 3.12. стр. 152-169

Павлов В.Я., Переладов М.В., Сабурин М.Ю. и др. 2003 Жизнеописание краба камчатского *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1885) // М.: Изд-во Print Studio, 110 стр.

Pereladov M.V., 2004 New crab species in Barents Sea // Science in Russia, # 2, pp. 101-105.

Переладов М.В., 2004 Сравнительная характеристика процессов естественного воспроизводства камчатского краба в условиях Баренцева моря и в районах нативного обитания // Тезисы докладов научно-практической конференции «О приоритетных задачах рыбохозяйственной науки в развитии рыбной отрасли России до 2020 года», М., Изд-во ВНИРО, стр. 106-107.

Переладов М.В., 2005 Изучение особенностей распределения промысловых крабов в прибрежной зоне морей России // Материалы международной научно-практической конференции «Развитие подводной деятельности в СССР и России», Москва, ИОАН, (в печати)

Переладов М.В., 2005 Подводные наблюдения за работой пассивных орудий лова при промысле крабов // Материалы международной научно-практической конференции «Развитие подводной деятельности в СССР и России», Москва, ИОАН, (в печати)

Подписано в печать 17 03 05г Объем 1,5 пл Тираж 100 экз Заказ 45
ВНИРО, 107140, Москва, В Красносельская, 17.

Бл.

22 MAR 2005

757