

Российская академия наук
Кольский научный центр
Мурманский морской биологический институт

**БИОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ
КАМЧАТСКОГО КРАБА
ПРИБРЕЖЬЯ БАРЕНЦЕВА МОРЯ**

Апатиты
2008

Печатается по постановлению Президиума
Кольского научного центра Российской академии наук

УДК 595.384.8 (268.45)

Биология и физиология камчатского краба побережья Баренцева моря / Отв. ред. Г.Г.Матишов; Мурман. мор. биол. ин-т КНЦ РАН. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2008. – 168 с. – ISBN 978-5-91137-051-0 (в пер.).

Проанализированы и обобщены новые данные по биологии и физиологии камчатского краба в побережье Баренцева моря. Особое внимание уделено современному состоянию его популяции в губах и заливах. Представлены новые сведения о симбионтах и обрастателях камчатского краба, его трофическим связям и воздействию на донные биоценозы. Впервые приведены результаты экспериментальных исследований по двигательной активности и сердечной деятельности камчатского краба в различных диапазонах температур, роли эндокринной системы в регуляции его жизнедеятельности.

Книга представляет интерес для научных сотрудников, работников рыбопромысловых организаций, студентов и преподавателей вузов. Ил. – 63, табл. – 29, библиогр. – 250 назв.

Редакционная коллегия
академик Г.Г.Матишов (отв. редактор),
д.б.н. П.Р.Макаревич, д.б.н. Г.М.Воскобойников, к.б.н. А.Д.Чинарина

Рецензенты
Н.Г.Журавлева, Е.Н.Луппова

ISBN 978-5-91137-051-0

© Коллектив авторов, 2008
© Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, 2008
© Кольский научный центр РАН, 2008

*Оригинал-макет данного издания является собственностью ММБИ КНЦ РАН,
и его репродуцирование (воспроизведение) любым способом без согласия Института запрещается*

Russian Academy of Sciences
Kola Science Centre
Murmansk Marine Biological Institute

BIOLOGY AND PHYSIOLOGY OF THE RED KING CRAB
FROM THE COASTAL ZONE OF THE BARENTS SEA

Apatity
2008

Published by decision of the Presidium
of the Kola Science Centre Russian Academy of Sciences

UDC 595.384.8 (268.45)

Biology and physiology of the red king crab from the coastal zone of the Barents Sea / Editor-in-Chief G.G.Matishov; Murmansk Marine Biological Institute KSC RAS. – Apatity: Publ. KSC RAS, 2008. – 168 p. – ISBN 978-5-91137-051-0 (in cloth).

New data on biology and physiology of the red king crab from coastal zone of the Barents Sea are analyzed and summarized in the monograph. We focused on current state of the red king crab population in bays and gulfs. New data on symbionts and foulers of the red king crab as well as its trophic relations and impact on bottom biocenoses are presented. Results of experimental investigations of the red king crab motion and cardiac activity in different temperature span, and role of endocrine system in vital activity control are presented for the first time.

The book is interesting for the specialists in biology and ecology, specialists working in the fishery organizations, students and lecturers in higher schools. Ill. – 63, tabl. – 29, references – 250.

Editorial board

Academician RAS G.G.Matishov (Editor-in-Chief),
Dr. Sci. (Biology) P.R.Makarevich, Dr. Sci. (Biology) G.M.Voskoboynikov,
Ph. D. (Biology) A.D.Chinarina

Reviewers

N.G.Zhuravleva, E.N.Luppova

ISBN 978-5-91137-051-0

© Collective of authors, 2008
© Murmansk Marine Biological Institute KSC RAS, 2008
© Kola Science Centre Russian Academy of Sciences, 2008

The Original model of this issue is a property of MMBI KSC RAS,
and its reproducing by any means without concept of the Institute is forbidden

ВВЕДЕНИЕ

Крупномасштабный научный эксперимент XX столетия по транс-океаническому переселению дальневосточного камчатского краба в Баренцево море довольно подробно описан в ряде публикаций (Орлов, 1962, 1996; Сенников, 1993; Карпевич, Горелов, 1995; Кузьмин, Гудимова, 2002; Камчатский краб ..., 2003 и др.). Можно полагать, что некоторые сходства гидрологического и гидрохимического режимов дальневосточных морей и Баренцева моря послужили предпосылкой для реализации этого крупного научного эксперимента.

Интродукция камчатского краба в Баренцево море преследовала две цели: научную и экономическую. Если с последней все было ясно, и акклиматизация камчатского краба пополнила биоресурсный потенциал Баренцева моря новым и весьма ценным промысловым объектом (с этой точки зрения проведенный эксперимент по вселению камчатского краба в Баренцево море оказался весьма успешным), то относительно научной стороны проекта, особенно последствий интродукции, остается множество вопросов. Еще до начала эксперимента противники интродукции краба в качестве аргументов приводили доводы о возможном дефиците кормовой базы для камчатского краба в новом для него ареале обитания и акцентировали внимание на его негативном воздействии на донные биоценозы, что в целом должно было повлиять на баренцевоморскую экосистему.

Учитывая, что камчатский краб за долгие годы акклиматизации в Баренцевом море адаптировался к температурному режиму, создал устойчивую самовоспроизводящуюся популяцию (по разным оценкам специалистов ВНИРО, ПИНРО, ММБИ его численность составляет от 12 до 15 млн экз.), вопрос о его взаимоотношениях с донными биоценозами моря становится не только актуальным, но и приобрел определенную остроту.

Нельзя не учитывать тот факт, что краб в Баренцевом море находится на третьем этапе акклиматизации (Карпевич, 1975; Карпевич, Горелов, 1995), который характеризуется резким увеличением численности (фаза “взрыва” численности).

Согласно теории акклиматизации, вселенный вид при превышении некоторой пороговой численности (плотности, определяемой емкостью среды) должен вступить в следующую фазу в условиях перенасыщения численности краба, истощения кормовых ресурсов, обострения конкурентных взаимоотношений вселенца с представителями местной донной фауны за кормовую базу и свободное жизненное пространство. Эта фаза (этап акклиматизации) должна привести к снижению численности вида-вселенца (Камчатский краб ..., 2003).

На переход объекта акклиматизации к четвертой фазе (этапу), т. е. снижению численности, может повлиять также промысловое изъятие вселенца и браконьерство. При любом сценарии акклиматизационного процесса численность вселенца должна уменьшиться и стабилизироваться на определенном, но значительно меньшем уровне.

Хищнический образ жизни и огромная численность камчатского краба уже обусловили конкурентные пищевые отношения с некоторыми бентоядными животными, включая промысловых донных рыб. Краб успешно осваивает новые кормовые районы прибрежья Баренцева моря, которые являются высокопродуктивными и служат местом питания личинок и молоди рыб и других гидробионтов.

В то же время следует отметить, что оценка воздействия камчатского краба на донные биоценозы и на экосистему Баренцева моря специалистами и экспертами неоднозначна, а иногда диаметрально противоположна – от полного вылова вредного для местной фауны вселенца, до сохранения камчатского краба в Баренцевом море, как дополнительного и ценного биоресурса.

Исследователи, придерживающиеся последней точки зрения, в качестве аргумента в ее пользу приводят тот факт, что в результате резкого сокращения численности промысловых рыб, в том числе и бентоядных, освободившуюся пищевую нишу постепенно заполняет камчатский краб.

В одних работах, посвященных анализу состояния бентофауны отдельных районов прибрежной зоны Баренцева моря до и после вселения камчатского краба, отмечается, что в целом донные биоценозы

не претерпели значительных изменений, т. е. краб не наносит выраженного вреда и ущерба бентосным животным (Бритаев и др., 2006; Роль ..., 2006). В других научных публикациях звучат еще более категоричные суждения, смысл которых сводится к тому, что четыре десятка лет пребывания камчатского краба в Баренцевом море не дали пока обоснованных доказательств реального влияния вселенца на биообразие российских либо норвежских вод (Беренбойм, 2003). Следует относиться осторожно к таким “оптимистическим” выводам по отношению к вселенцу, так как только с начала 1990-х годов значительно увеличилось число сообщений об уловах крабов. Его численность пока не снижается, вопрос о том, когда закончится наблюдаемый демографический взрыв камчатского краба пока остается открытым, ареалы его обитания расширяются, адаптационные возможности краба в Баренцевом море достаточно широки, что требует более тщательного анализа новых данных по взаимоотношениям вселенца с местной донной фауной (Кузьмин, Гудимова, 2002; Матишов, 2003, 2006).

В литературе, посвященной исследованиям камчатского краба Баренцева моря, отражены различные аспекты его жизнедеятельности: история интродукции, зоогеографическое распространение и особенности распределения в Баренцевом море, биология краба в новом ареале обитания (размножение, рост, развитие, трофические связи, промысловые запасы, рациональное использование, марикультура). Основные результаты этих исследований обобщены в монографиях, изданных в ПИНРО и ММБИ (Камчатский краб ..., 2001, 2003; Кузьмин, Гудимова, 2002).

Однако, после издания этих работ, получены новые данные по биологии и физиологии камчатского краба, особенностям его распределения в зависимости от подводного ландшафта, грунта и кормовой базы, проведены экспериментальные исследования по рационам питания краба, выполнены расчеты по выедаемости им некоторых видов бентоса, изучена двигательная активность и сердечная деятельность при воздействии различных температур, получены новые данные по гормональной регуляции жизнедеятельности камчатского краба как в условиях естественного обитания, так и при аквариальном содержании животных. Все это требует анализа для оценки современного состояния популяции камчатского краба в Баренцевом море.

Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра с 2002 г. совместно с Институтом проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН проводит регулярные экспедиционные исследования по изучению камчатского краба в прибрежье Восточного Мурмана (губы Дальнезеленецкая, Ярнышная, Медвежья и Долгая). На базе биологической станции ММБИ в пос. Дальние Зеленцы в эти же годы выполнен широкий комплекс экспериментальных работ по питанию камчатского краба.

Основное внимание в этих работах было уделено исследованию биологии, динамики распределения, размерно-возрастной и половой структуре популяции камчатского краба в прибрежье Баренцева моря, качественным и количественным характеристикам бентосных сообществ мягких и твердых грунтов, симбиотическим взаимоотношениям краба с бентосными организмами, спектру питания и пищевому рациону, выедаемости бентоса крабом, оценке возможного негативного воздействия вселенца на донные биоценозы. В результате экспериментальных физиологических исследований получены принципиально новые данные по адаптационным механизмам и способностям камчатского краба Баренцева моря, приобретенным им в результате длительной акклиматизации, что нашло отражение в представляемой книге.

Основная цель данной работы – обобщение результатов исследований по камчатскому крабу прибрежья Баренцева моря, проведенных ММБИ с 2002 по 2007 годы. Приведена оценка современного состояния популяции камчатского краба в прибрежной зоне, качественная и количественная характеристика зообентоса в районах обитания краба, представлены новые данные по симбиотическим взаимоотношениям краба с морскими организмами, результаты экспериментальных исследований по пищевому поведению и спектру питания, особенно молодежи камчатского краба, уточнены методики оценки потребления крабом бентоса в прибрежных районах Баренцева моря. Впервые проанализированы результаты экспериментальных исследований двигательной активности и сердечной деятельности молодежи камчатского краба в различных диапазонах температуры морской среды, эндокринной регуляции его жизнедеятельности, распределения личинок краба в прибрежье Баренцева моря.

Глава 1

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал для гидробиологических исследований отобран в ходе береговых экспедиций в губах Дальнезеленецкая, Ярнышная и Долгая с 2002 по 2007 годы. При помощи водолазов крабов отлавливали на глубине 3–40 м, при помощи ловушек – на глубине 120–180 м (губа Дальнезеленецкая), 50 м (губа Ярнышная), 90 м (губа Долгая).

Биологический анализ крабов выполняли по общепринятым методикам (Руководство ..., 1979); он включал измерение, взвешивание, определение пола, линочной категории, стадий зрелости икры самок, регистрацию самоампутаций и регенерацию конечностей.

Длину карапакса измеряли от заднего орбитального края до середины заднего края карапакса, ширину карапакса – как максимальную ширину панциря головогруды, исключая шипы. Дополнительно измеряли высоту правой клешни. Все промеры крабов выполнены штангенциркулем с точностью до 1 мм.

Массу каждой особи определяли на электронных весах AND-5000 (с точностью до 1 г) или CAS ME 2100 (с точностью до 0.01 г).

Пол крабов определяли путем внешнего осмотра абдомена и его придатков.

Линочную стадию состояния панциря крабов сем. Lithodidae определяли по следующей шкале (Руководство ..., 1979):

1-я стадия – панцирь новый и мягкий, без обрастаний, коксоподит ходильных ног без царапин, белый;

2-я стадия – панцирь твердый, без известковых обрастаний, коксоподит белый, слегка пожелтевший, без царапин;

3-я ранняя стадия – панцирь твердый, незначительно обросший, коксоподит желтого или бурого цвета с царапинами;

3-я поздняя стадия – панцирь твердый, значительно обросший, коксоподит бурого или темно-бурого цвета с большим количеством царпин;

4-я стадия (предлиночная) – панцирь при надавливании прогибается, известковые обрастания на нем крупные, коксоподит темно-бурого или черного цвета.

У половозрелых самок с наружной икрой выделяли несколько стадий зрелости:

1 – икра новая фиолетового цвета;

1–2 (промежуточная) – икра бурая;

2 – икра, через оболочку которой видны глазки развивающихся эмбрионов, характерна для второй половины годового цикла развития;

3 – пустые оболочки от икринок, из которых выклюнулись личинки;

4 – икры под абдоменом нет, хотя самка половозрелая, или же икры мало и кладка икры разрушается (яловые самки).

Самок 3- и 4-й стадий зрелости в ходе исследований не было.

При регистрации состояния конечностей учитывали их сохранность (полная или частичная). Если сохранность частичная, то отмечали порядковый номер поврежденной конечности, ее расположение относительно карапакса (рис. 1) и характер повреждения – полное отсутствие или восстановленная конечность (рис. 2).

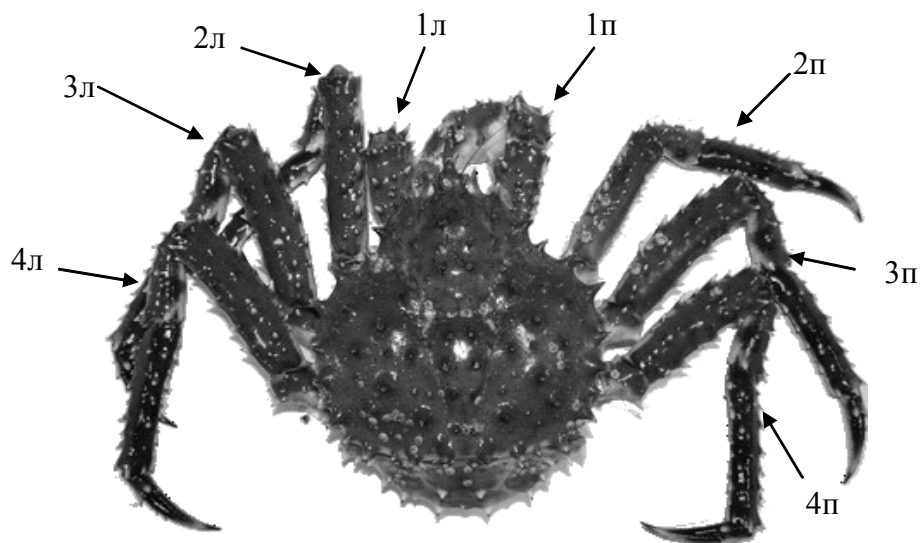


Рис. 1. Нумерация конечностей камчатского краба с левой (л) и правой (п) сторон тела при исследовании аутономии

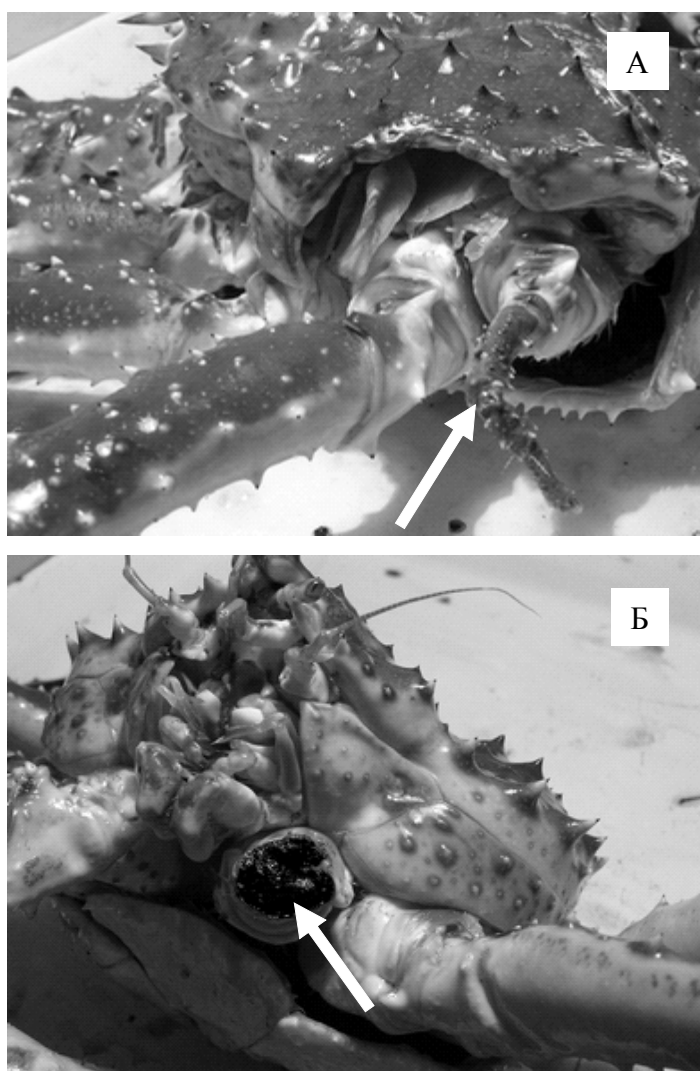


Рис. 2. Пример аутомии конечностей у крабов:

А – восстановленная конечность; Б – отсутствие конечности, левая клешня

Для определения наступления половозрелости самцов камчатского краба исходили из предположения, согласно которому у самцов различных видов крабов при наступлении половозрелости происходят изменения в аллометрическом росте клешни по отношению к длине карапакса (Hartnoll, 1978). Были определены уравнения роста высоты правой клешни по отношению к длине карапакса у заведомо неполовозрелых самцов камчатского краба (ширина карапакса < 80 мм) и за-

ведомо половозрелых особей (ширина карапакса > 150 мм). Точка пересечения кривых, описывающих полученные уравнения, показывала длину карапакса, при которой происходит изменение роста клешни относительно длины карапакса. Эта длина карапакса была принята как размер наступления половозрелости самцов камчатского краба.

Расчет наступления 50 %-й морфометрической половозрелости самок (SM50) проводили с использованием уравнения логистического вида (Лакин, 1990)

$$P = \frac{100}{1 + e^{(a-bCL)}}$$

где P – доля самок с наружной икрой, %; a и b – константы уравнения; CL – длина карапакса, мм.

Статистический анализ данных проводили при помощи стандартных методов (Лакин, 1990). Для оценки отличий в соотношении самцов и самок от теоретического уровня 1:1 использовали критерий хи-квадрат. Сравнение соотношений ширины к длине карапакса, длины меруса, соотношений длины к ширине карапакса между крабами разного пола проводили при помощи непараметрического критерия Манна-Уитни. Сравнение ширины карапакса самок камчатского краба, несущих икру разных стадий зрелости, проводили при помощи однофакторного дисперсионного анализа ANOVA при нормальном распределении данных и с помощью однофакторного анализа рангов Kruskal-Wallis test (Тюрин, Макаров, 1998). Сравнение уровней травматизма камчатского краба между особями разных групп проводили при помощи критерия хи-квадрат. Отличия считались достоверными при $p < 0.05$.

Материал для исследований симбионтов и обрастателей был отобран в ходе береговых экспедиций в губах Дальнезеленецкая (июль–август 2004–2006 гг.), Долгая (август 2005–2006 гг.) и Сайда (сентябрь 2004 г., май–июнь 2005 г.). При помощи водолазов крабов отлавливали в губах Дальнезеленецкая и Долгая на глубине 5–40 м, при помощи ловушек – в губах Сайда (с глубины примерно 35 и 70 м) и Долгая (90 м) и в открытом море в районе губы Дальнезеленецкая (120–180 м) (табл. 1).

Непосредственно после отлова производили морфометрический анализ крабов по стандартным методикам (Руководство ..., 1979) и отбор ассоциированных с хозяином организмов. В 2004 году в губе

Дальнезеленецкая и в 2004–2005 гг. в губе Сайда пробы симбионтов и обрастателей отбирали тотально, в 2005–2006 гг. в губах Дальнезеленецкая и Долгая отбор проб осуществляли с отдельного условно выделенного участка тела краба: ротового аппарата, карапакса, конечностей, абдомена и жабр.

Т а б л и ц а 1

**Объем проанализированного материала
на наличие симбионтов и обрастателей**

Район	Количество проб		
	2004 г.	2005 г.	2006 г.
Губа Дальнезеленецкая	120	141	102
Губа Долгая	–	44	138
Губа Сайда	12	23	–
Всего	132	208	240

Материал фиксировали в 4 %-м растворе формальдегида для последующего лабораторного анализа. Анализ симбионтов и обрастателей включал видовую идентификацию, определение размеров (при помощи бинокулярного микроскопа МБС-10) и массы тела (на торсионных весах).

Камеральная обработка амфипод также включала определение пола животного. У самок определяли стадию зрелости (Kjinnerood, 1950):

0 – без признаков развития овикулов, без яиц и марсупиальных пластин;

1 – рост марсупиальных пластин, без мерул;

2 – с мерой в марсупиуме;

3 – в марсупиуме молодь;

4 – марсупиальная сумка есть, молодь ее покинула.

Индивидуальную абсолютную плодовитость амфипод (ИАП) определяли прямым подсчетом количества яиц в марсупиальной сумке. Индивидуальную относительную плодовитость амфипод (ИОП) определяли как отношение количества икры в инкубаторной сумке самки к общей массе рачка. Учитывались только самки с ненарушенными кладками.

Для проверки характера распределения амфипод в органах дыхания у крабов примерно одной размерной группы отбирали жабры. Участки тканей, соответствующие каждой конечности, объединяли

в один блок. Нумерация блоков начиналась от ротового аппарата краба. В лаборатории производили сбор и обработку амфипод из каждого блока жабр. После этого определяли массу жабр каждого блока. Отношение общего количества амфипод в блоке жабр к массе данного блока показывало удельное количество амфипод.

Для анализа внутри- и межвидовых взаимодействий определяли отношение количества животных на определенном участке тела к общему количеству особей данного вида, собранных с краба, а также определяли соотношение особей разного размера на хозяине.

Под экстенсивностью заселения понимали отношение количества хозяев, заселенных симбионтами, к количеству исследованных крабов. Интенсивность заселения – количество особей данного вида на каждом хозяине; средняя интенсивность заселения – отношение общего количества симбионтов в пробе к количеству заселенных хозяев (Бритаев, 1999).

Сравнение экстенсивности заселения камчатских крабов в разных районах проводили при помощи критерия хи-квадрат. Интенсивность сравнивали при помощи критерия Манна-Уитни, поскольку распределение данных отличалось от нормального (Лакин, 1990). Оценку заселенности разных участков жабр амфиподами проводили при помощи однофакторного дисперсионного анализа.

Материал для исследования личинок был отобран в 4 мелководных районах в ходе экспедиции НИС “Дальние Зеленцы” с 30 мая по 1 июня 2007 г. (рис. 3). В каждом районе отбирали по 4 пробы. Облавливали слой дно–поверхность. Орудием лова служила планктонная сеть Джели (площадь входного отверстия 0.1 м^2 , размер ячее капронового газа 168 мкм). Пробы фиксировали нейтральным формалином (конечная концентрация 4 %). В каждой точке проводили измерение температуры и солености воды в поверхностном и придонном слоях с использованием СТД-зонда SEACAT SBE 19plus.

В лабораторных условиях осуществляли камеральную обработку мезозоопланктона по стандартной методике (Руководство ..., 1980). Численность рассчитывали на 1 м^3 , биомассу определяли по номограммам (Численко, 1977) и таблицам стандартных весов (Стандартные таблицы ..., 2004). Идентификацию личинок камчатского краба проводили с использованием литературных источников (Marukawa, 1933; Макаров, 1964). Длину личинок измеряли от конца рострума до конца задних оттянутых краев карапакса при 32-кратном увеличении.

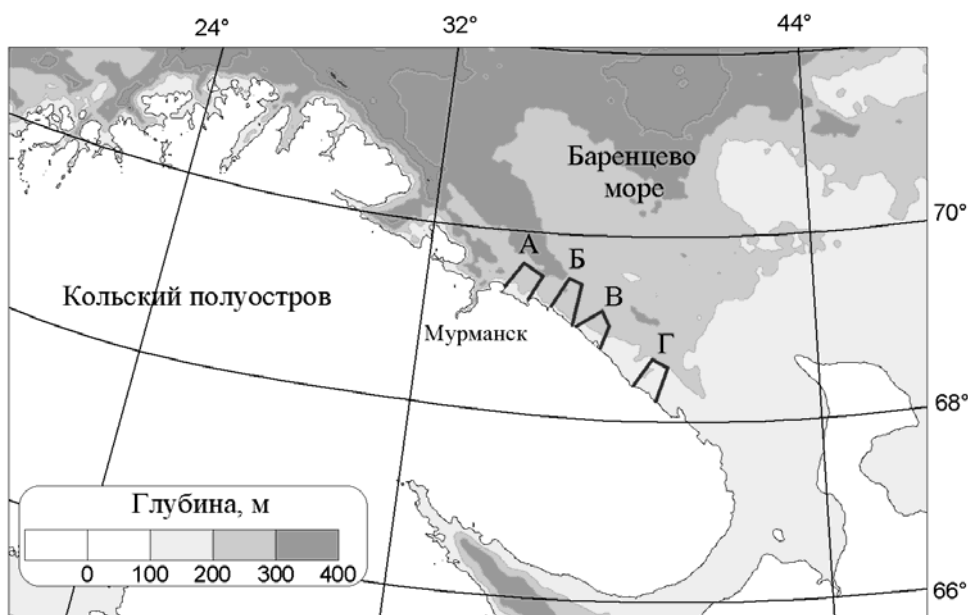


Рис. 3. Карта-схема отбора проб зоопланктона в Баренцевом море:
А – западная; Б, В – центральная; Г – восточная части

Математическую обработку данных проводили методами описательной статистики и кластерного анализа с использованием программного пакета STATISTICA 6.0. Мерой различия служили коэффициенты Брэя-Куртиса (Bray, Curtis, 1957), рассчитанные по обилию личинок способом взвешенных групповых средних.

Для проведения экспериментов по регистрации двигательной активности крабов использована разработанная в ММБИ термостатирующая установка, позволяющая регулировать температуру морской воды в экспериментальных аквариумах (от -2 до 16 °C).

Опыты проводили в аквариальной ММБИ при естественном освещении на 19 экз. камчатского краба в возрасте 4–5 лет. В качестве критерия жизнедеятельности животных использовали их двигательную активность, регистрацию которой осуществляли с помощью тензодатчика (рис. 4), связанного через кинематический узел с животным. Датчик через мостовую схему подключали к скоростному чернилопишущему регистратору Н-338-4П. Запись активности преобразовывали с помощью фотоэлемента в электрические потенциалы, которые являлись условными единицами двигательной активности. Для исключения влияния электромагнитных полей различного происхождения все эксперименты проводили в экранированной камере.

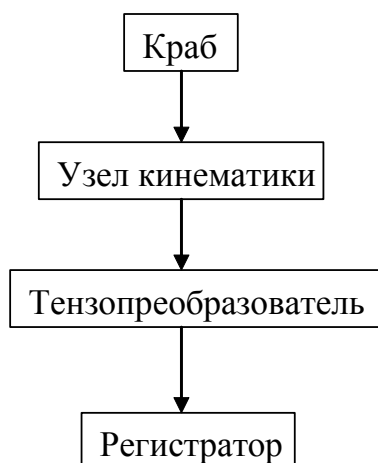


Рис. 4. Схема установки для определения активности камчатских крабов

Исследование сердечной деятельности камчатского краба проводили с использованием метода вживления электродов в сердечную область животного.

Для отведения электрокардиограммы крабам 3–4-летнего возраста вживляли золотые электроды диаметром 20 мкм, которые припаивали к многожильному проводу толщиной 1 мм. Место спайки изолировали ацетатным лаком. Карапакс в месте расположения сердца просверливали алмазным бором, в отверстие вводили электрод, который фиксировали быстросохнущим молекулярным клеем (рис. 5). В течение недели после операции в специальном аквариуме крабы проходили период адаптации, после чего животных помещали в специальную термостатирующую установку с регулируемой температурой воды. Вживленные электроды присоединяли к усилителю биопотенциалов УБП-4. Усиленные сердечные биопотенциалы регистрировали на 4-канальном самописце НЗЗ8-4П.



Рис. 5. Камчатский краб с вживленными электродами в область сердца

Для изучения распределения камчатского краба на мелководьях Кольского залива сбор животных проводили водолазы в прибрежье вдоль западного берега в среднем и южном колене залива на четырех полигонах (поселки Абрам-Мыс и Мишуково, губы Белокаменная и Ретинская) в диапазоне глубин от 0 до 30 м. При фоновом распределении плотность крабов определяли в полосе обзора путем подсчета встреченных особей, данные пересчитывали на 100 м². В скоплениях определяли плотность крабов на 1 м². На каждом полигоне среднюю плотность (P) крабов вычисляли по формуле

$$P = \frac{S_a P_a + S_b P_b}{S},$$

где S_a – площадь дна, занятая агрегацией; S_b – площадь фона; P_a – плотность крабов в агрегации; P_b – фоновая плотность крабов (Изучение ..., 2005).

Исследуемая территория отличается достаточно однородными ландшафтами и слабой изрезанностью береговой линии (Дерюгин, 1915). Некоторую мозаичность придают искусственные твердые субстраты (гидротехнические сооружения, затопленные суда), в значительных количествах довольно равномерно распределенные по изучаемой акватории (Лощия ..., 1983). В связи с этим плотность крабов на полигонах экстраполировали на большую площадь от пос. Абрам-Мыс до северной оконечности губы Ретинская в диапазоне глубин 0–15 м на юге и 0–30 м на севере (площадь 10 млн м²). В местах обитания *Paralithodes camtschaticus* отмечали характер биотопа, глубину, температуру, отбирали пробы воды для определения солености.

Скорость размерно-вещного прироста определяли только у особей 2-й линичной стадии с полным набором конечностей. У крабов с шириной карапакса 80–120 мм для определения стадии зрелости отмечали размер гонад, а у самок и их цвет. У взрослых самок камчатского краба стадии зрелости наружной икры определяли по 4-балльной системе (Руководство ..., 1979).

Для изучения питания камчатского краба материал собран в губе Дальнезеленецкая (Восточный Мурман) и Кольском заливе (табл. 2). В заливе исследования по питанию камчатского краба с 2005 г. проводятся совместно с лабораторией подводных исследований Российского

государственного гидрометеорологического университета (г. Санкт-Петербург), в губе Дальнезеленецкая – с 2002 г. совместно с Институтом проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН (г. Москва).

Т а б л и ц а 2

Объем материала по изучению питания камчатского краба, экз.

Район	Время сбора	Взрослые крабы	Неполовозрелые крабы
Кольский залив	Май 2000 г.	17	–
	Июнь 2003 г.	10	–
	Октябрь 2004 г.	–	38
	Декабрь 2004 г.	–	20
	Январь–февраль 2005 г.	–	23
	Ноябрь 2005 г.	–	42
	Февраль 2006 г.	–	14
	Май 2006 г.	–	41
	Сентябрь 2006 г.	–	41
Губа Дальне-зеленецкая	Август 2002 г.	–	113
	Август 2003 г.	77	–
	Август 2004 г.	53	19
Губа Ярнышная	Август 2004 г.	50	–

Сбор крабов осуществлен с применением легководолазной техники с глубины 0–30 м. В местах поимки крабов водолазы отмечали глубину, температуру, характер биотопа.

Для изучения питания у крабов вырезали желудок и кишечник и фиксировали в 4 %-м формалине.

Пищевой комок краба исследовали под бинокулярным микроскопом МБС-10. Наполнение желудка (преимущественно самого крупного кардиального отдела) выражали в процентах от его объема. Идентификацию организмов проводили до вида или таксона более высокого ранга, если точная идентификация была затруднительна. Для характеристики питания была рассчитана частота встречаемости объектов в пищевом комке в процентах (отношение числа пищеварительных трактов с данным компонентом к общему числу пищеварительных трактов с пищей).

Для последующей оценки степени выедания некоторых представителей зообентоса было подсчитано их количество в пищевых комках: морских ежей – по элементам зубного аппарата, полихет – по передним концам тела.

Для определения влияния камчатского краба на бентос важно знать, какую биомассу эти ракообразные изымают из окружающей среды за определенный промежуток времени.

Определение объема выедания проводили для морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* на основе реконструкции размера и массы их фрагментов из пищеварительного тракта камчатских крабов. Материалом для исследования послужили сборы крабов в губах Дальне-зеленецкая и Ярнышная (Восточный Мурман) в 2003–2004 гг. (табл. 3).

Т а б л и ц а 3

**Объем материала по исследованию выедания
морских ежей камчатскими крабами**

Возрастная группа крабов	Ширина карапакса краба, мм	Объем материала, экз.
Взрослые самки	116–175	107
Взрослые самцы	131–182	28
Неполовозрелые особи	19–90	51

Содержимое желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) крабов анализировали под бинокулярным микроскопом МБС-10. Отмечали частоту встречаемости морских ежей в пищевых комках (отношение числа ЖКТ с данным компонентом к общему числу ЖКТ с пищей). Количество съеденных ежей определяли по зубам. Зубы одинаковой ширины, но отличающиеся по цвету, считали принадлежащими двум разным ежам сходного размера, а при наличии в пищевом комке более 5 зубов одинаковых ширины и цвета считали, что краб съел двух ежей. При отсутствии фрагментов зубов в пищевых комках крабов ширину жевательной части (w) определяли по ее отпечатку на пирамидке. Восстановление исходных диаметра (d) и массы (m) ежей проводили по формулам, которые получены в результате измерения 300 ежей диаметром от 1.2 до 91 мм:

$$d = 29.121w^{1.1852} (R^2 = 0.965),$$

$$m = 9.9896w^{3.4576} (R^2 = 0.968).$$

При определении количества ежей, съеденных за сутки, предполагалось, что пища, в зависимости от температуры, из желудка взрос-

лого краба полностью эвакуируется примерно за 6–12 ч, из кишечника – за 24–48 ч (Логвинович, 1945). Полный кишечник краба – свидетельство того, что данная порция пищи была съедена в последние 24 ч. Поэтому ежи, чьи фрагменты заполняли желудок и весь кишечник краба, считались съеденными в последние сутки. Как показывают наши исследования (Л.В.Павлова, неопубл. данные), у молодых *P. camtschaticus* пища эвакуируется из пищеварительного тракта быстрее, чем у взрослых крабов, в результате этого в течение суток она неоднократно заменяется новой порцией. Все кормовые объекты, обнаруженные в желудке и кишечнике одного молодого краба, были съедены им за 2–10 ч (в зависимости от возраста краба) до его поимки. Поэтому в данной работе выедание ежей молодой краба оценивалось за временной промежуток, не превышающий 12 ч.

Отбор гемолимфы проводили путем введения иглы в сердечную мышцу по общепринятой методике (Павлов, 2003). У мелких крабов гемолимфу отбирали при вскрытии особи. Гемолимфу фиксировали 96°-м этиловым спиртом в пропорции 70 % спирта и 30 % гемолимфы.

Камчатские крабы в 2005–2006 гг. в губах Долгая и Дальнезеленцкая были отловлены водолазами, а также при помощи донных ставных ловушек в губах Сайда и Долгая.

Анализ гемолимфы проводили в лаборатории биохимии и биотехнологии растений Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Для определения титров гормонов линьки (20-гидроксиэкдизона и экдизона) камчатского краба образец гемолимфы (точная навеска) экстрагировали 70°-м этанолом в течение суток. Затем пробу центрифугировали (1200 об/мин) в течение 30 мин. Через концентрирующий патрон ДИАПАК С-16 (ЗАО “БИОХИММАК”, г. Москва) пропускали 3 мл супернатанта. Очищенную пробу анализировали на хроматографической системе Varian, Pro Star (США). Элюент – ацетонитрил:вода (20:100); скорость подачи элюента 1 мл/мин; $\lambda = 242$ нм; колонка – 150x4 мм; Diasorb 130 C16 T; $7 \cdot 10^{-9}$ м.

Уровни содержания экдистероидов у крабов обоих полов и разных размеров оценивали при помощи однофакторного анализа рангов Краскела-Валиса (Тюрин, Макаров, 1998).

Авторы благодарят директора Мурманского морского биологического института академика Г.Г.Матишова за всестороннюю помощь и поддержку при написании данной монографии.

Особая признательность и благодарность С.А.Кузьмину за помощь в сборе и обработке данных и предоставленную информацию по биологическим характеристикам краба губы Дальнезеленецкая (2002 и 2003 гг.), а также Т.А.Бритаеву, А.В.Ржавскому, О.В.Савинкину, Т.И.Антохиной, С.А.Лыскину (ИПЭЭ РАН, г. Москва), Ю.А.Зуеву (РГГМУ, г. Санкт-Петербург), А.В.Беляеву (МГПУ, г. Москва) за помощь в проведении гидробиологических исследований в ходе береговых экспедиций. Авторы благодарят А.В.Гудимова, А.А.Фролова (ММБИ) и П.А.Любина (ПИНРО), а также Н.Н.Пантелееву, О.С.Любину, Е.А.Фролову (ММБИ), Е.Н.Никулину (Кильский университет, Германия), С.Ю.Утевского (ХНУ, г. Харьков, Украина) за помощь в проведении видовой идентификации симбионтов и обрастателей, И.В.Рыжик (ММБИ) за определение водорослей, Д.В.Моисеева (ММБИ) за предоставленные данные по температуре и солености воды, А.А.Олейника (ММБИ) за сбор материалов в ходе планктонных исследований, С.О.Володину (ИБ Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар) за помощь в определении гормонов линьки камчатского краба. Отдельная благодарность В.Н.Широколову, предоставившему информацию по крабам из ловушечных уловов губы Ярнышная (2005 г.).

Глава 2

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КАМЧАТСКОГО КРАБА ПРИБРЕЖЬЯ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

2.1. Особенности биологии камчатского краба Восточного Мурмана

Большинство последних работ, посвященных камчатскому крабу в Баренцевом море, в основном касаются особенностей его биологии на больших глубинах, где основную долю траловых или ловушечных уловов составляют половозрелые особи (Кузьмин, Гудимова, 2002; Камчатский краб ..., 2003). В прибрежье Баренцева моря проводились водолазные исследования (Переладов, 2003а,б), однако они охватывали преимущественно Западный Мурман. Также следует отметить работу 2003–2004 гг., проведенную специалистами ВНИРО, которые изучали распределение камчатского краба в мелководной зоне Баренцева моря (Соколов, Милютин, 2006б). Тем не менее, до настоящего времени описание биологии камчатского краба в прибрежье Восточного Мурмана на основе данных многолетних исследований не проводилось.

Мурманский морской биологический институт проводит систематические исследования биологии камчатского краба с 2002 г., когда совместно с коллегами из Института проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН (г. Москва) была организована первая береговая экспедиция. За 2002–2007 годы накоплен значительный материал по биологии *Paralithodes camtschaticus* в губах Дальнезеленецкая, Ярнышная и Долгая. В данном разделе представлены сведения о размерном составе уловов, соотношении полов в популяции, морфометрических

показателях, репродуктивных особенностях камчатского краба, а также данные по частоте встречаемости особей с аутоамированными конечностями.

Губа Дальнезеленецкая. Исследования биологии камчатского краба охватывают значительный промежуток времени – 2002–2007 гг. Размерный состав уловов показан на рис. 6. Основную долю крабов составляли неполовозрелые животные. Соотношение полов отличается у неполовозрелых и половозрелых особей *P. camtschaticus* (рис. 7). Если среди неполовозрелых крабов примерно поровну были представлены самцы и самки, то среди половозрелых особей преобладали самки, в отдельные годы самцы в уловах отсутствовали (табл. 4). Соотношение полов является довольно типичным для камчатского краба в различных районах его обитания (Powell et al., 2002; Соколов, Милютин, 2006б). Молодь, как правило, концентрируется в прибрежной зоне в течение всего года (Кузьмин, Гудимова, 2002; Переладов, 2003а,б), в то время как половозрелые особи мигрируют на мелководье весной, в период спаривания (Rodin, 1990; Кузьмин, Гудимова, 2002; Powell et al., 2002; Studies ..., 2002). Именно в этот период времени обычно не наблюдается каких-либо значимых отклонений в соотношении полов в популяции от теоретического – 1:1 (Кузьмин, Гудимова, 2002). Однако впоследствии самцы мигрируют на большие глубины (Кузьмин, Гудимова, 2002), а самки остаются в прибрежной зоне (Переладов, 2003а,б) и мигрируют на большие глубины осенью (Матюшкин, 2003а; Моисеев, 2006). Сходные особенности распределения крабов, обусловленные миграциями половозрелых особей, наблюдали ранее у берегов Аляски (Fujita et al., 1973; Takeshita et al., 1990).

Анализ размерного состава указывает на периодические колебания модальных размерных классов неполовозрелых крабов (рис. 6). Например, в 2003 г. среди самцов преобладали особи модального размерного класса 30 мм по ширине карапакса, а в 2004 г. – особи с шириной карапакса 50 и 60 мм. В 2005 году среди самцов четко выделялись две группы особей с модальными размерами 15 мм по ширине карапакса (однолетние крабы), которые доминировали, и особи с шириной карапакса 35 мм (крабы старше одного года). В 2006 году отмечена схожая картина, однако доминировали особи, принадлежащие к размерному классу 35 мм, а в 2007 г. среди неполовозрелых самцов преобладали крабы с шириной карапакса 35 мм, хотя их доля по сравнению с предыдущими годами была значительно выше.

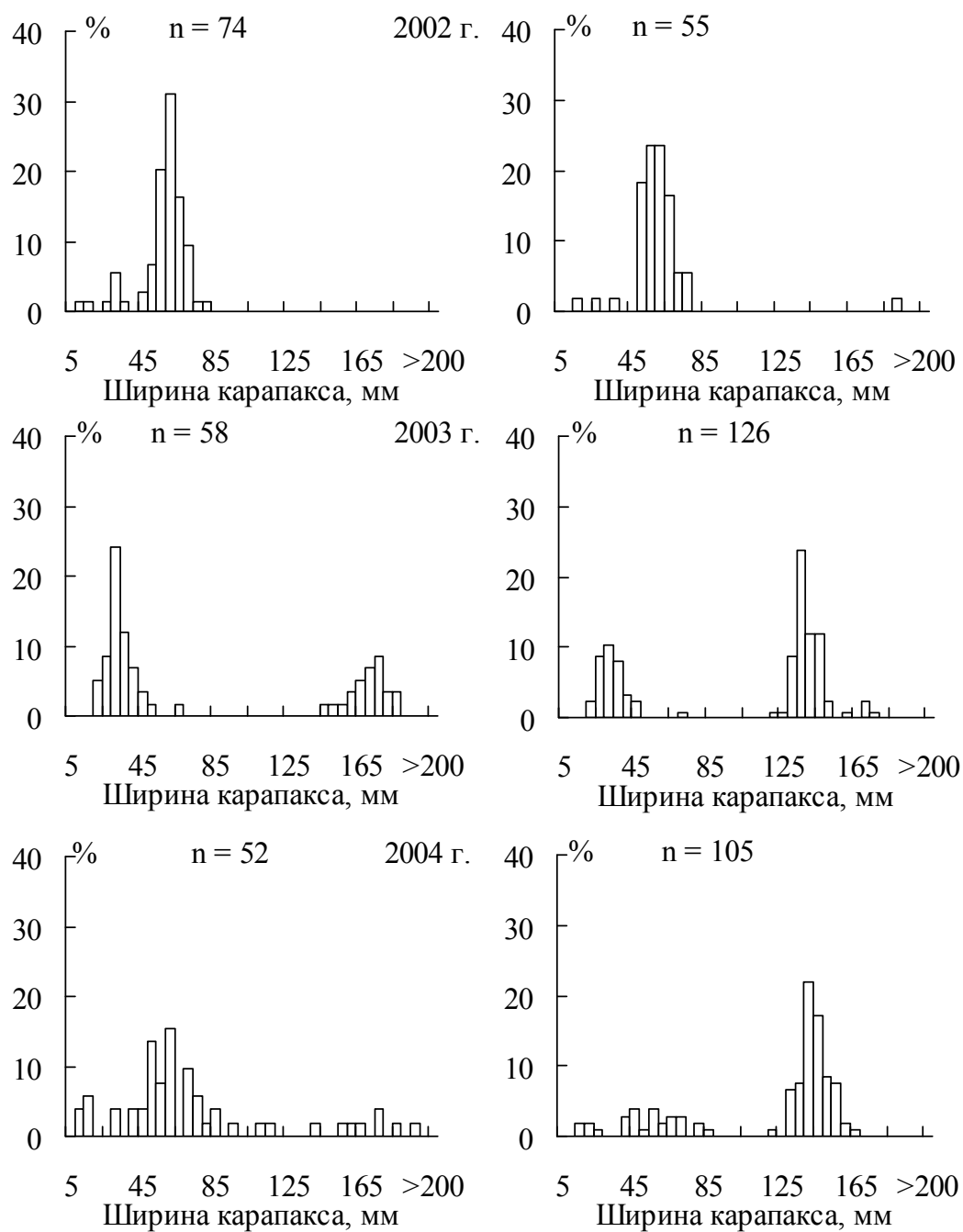


Рис. 6. Размерный состав камчатского краба в губе Дальнезеленецкая, 2002–2007 гг. Справа – самцы, слева – самки, n – количество проанализированных особей

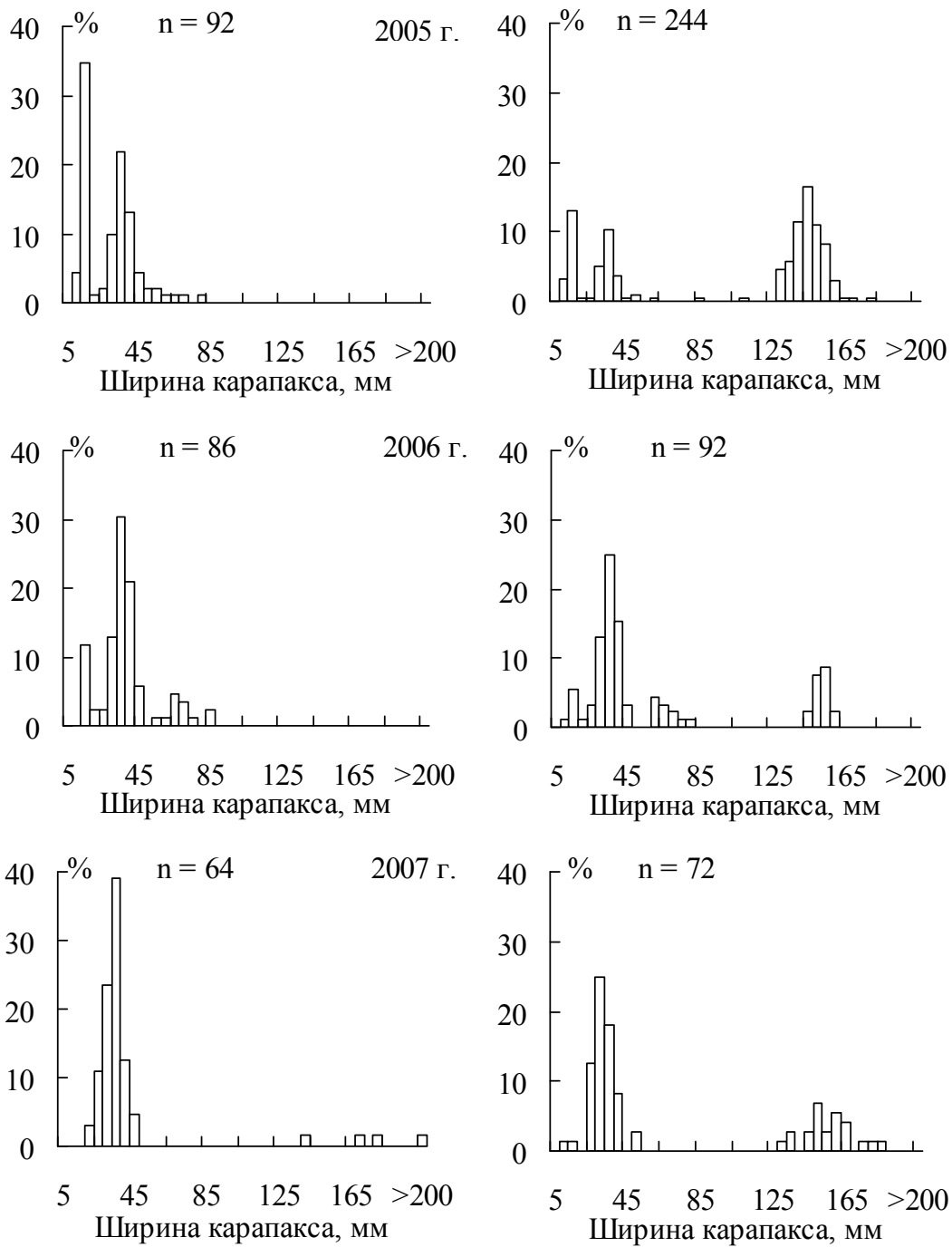


Рис. 6. Окончание

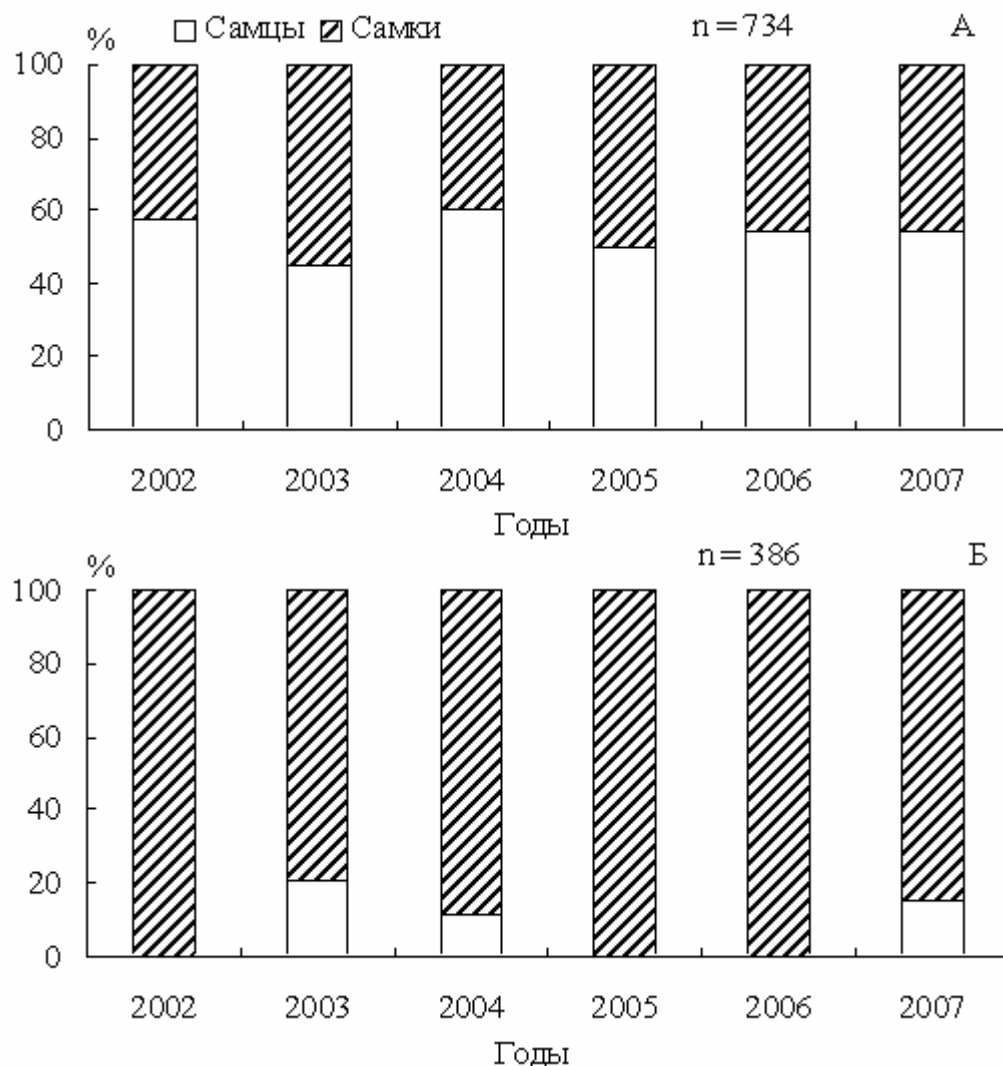


Рис. 7. Соотношение самцов и самок у неполовозрелых (А) и половозрелых (Б) особей камчатского краба в губе Дальнезеленецкая в летний период 2002–2007 гг.

Отмеченные полимодальные распределения камчатского краба младших возрастных групп позволяют оценить темпы роста камчатского краба. Для неполовозрелых крабов годовой прирост может быть оценен на уровне 20 мм по ширине карапакса. Эти данные хорошо согласуются с результатами, которые были получены для камчатского краба Баренцева моря по результатам мечения (Кузьмин, Гудимова,

2002). Уровни сходны с теми, которые наблюдали для 2–3-летних крабов в северной части Западно-Камчатского шельфа (Лысенко, Гайдаев, 2005) и 5–7-летних крабов в Охотском (Matsuura, Takeshita, 1990) и Беринговом морях (Schmidt, Pengilly, 1990; Vining et al., 2002). В целом общие темпы роста для всех размерных групп камчатского краба *P. camtschaticus* в Баренцевом море выше, чем у берегов Аляски и Камчатки (Kuzmin, Olsen, 1994).

Т а б л и ц а 4

Соотношение полов у неполовозрелых (ширина карапакса < 100 мм) и половозрелых (ширина карапакса > 100 мм) камчатских крабов в губе Дальнезеленецкая в летний период 2002–2007 гг. и результаты сравнения данных с теоретическим распределением 1:1

Год	Неполовозрелые крабы					Половозрелые крабы				
	М	F	М:F	χ^2	p	М	F	М:F	χ^2	p
2002	74	54	1.37	3.13	0.072	–	1	–	–	–
2003	37	45	0.82	0.78	0.269	21	81	0.26	35.29	< 0.001
2004	42	28	1.50	2.80	0.087	10	77	0.13	51.60	< 0.001
2005	92	93	1.00	0.01	0.415	–	151	–	–	–
2006	86	73	1.18	1.06	0.230	–	19	–	–	–
2007	60	50	1.20	0.91	0.251	4	22	0.18	12.46	< 0.001

ПРИМЕЧАНИЕ. М – самцы, F – самки, М:F – соотношение самцов и самок, χ^2 – критерий хи-квадрат, p – уровень достоверности отличий от распределения 1:1.

Следует отметить относительно низкую встречаемость неполовозрелых особей с шириной карапакса более 60 мм, что может быть вызвано высокой смертностью животных. Эта закономерность была выявлена ранее и, возможно, связана с изменениями стереотипов оборонительного поведения (Переладов, 2003а,б, 2005). Так, известно, что крабы с шириной карапакса 40–60 мм, которые были наиболее распространены в уловах в губе Дальнезеленецкая, довольно часто образуют плотные скопления (podding) (Powell, Nickerson, 1965a; Dew, 1990). Ранее также было показано, что данная размерная группа является наиболее распространенной среди крабов на мелководье Баренцева моря, однако плотных скоплений не наблюдали (Переладов, 2003а,б).

Морфометрические показатели проанализированных камчатских крабов из губы Дальнезеленецкая представлены в табл. 5. Максимальный размер самки составил 187.1 мм, самца – 227.0 мм.

**Морфометрические показатели камчатских крабов
в губе Дальнезеленецкая в летний период 2002–2007 гг.**

Показатель	Минимум	Максимум	Среднее	SD	SE	Медиана
Самцы						
ШК, мм	9.10	227.00	48.33	39.13	1.90	35.55
ДК, мм	9.20	191.00	45.46	33.54	1.63	34.84
ДМ, мм	4.00	178.50	36.03	32.61	1.66	25.72
ВМ, мм	1.60	44.50	9.41	8.64	0.44	6.70
ПКД, мм	4.50	105.00	17.41	11.76	0.64	15.96
ПКВ, мм	1.84	63.20	12.25	8.31	0.45	10.50
Масса, г	0.38	4972.00	253.06	725.32	35.31	28.35
Самки						
ШК, мм	7.90	187.10	89.56	55.33	2.10	124.75
ДК, мм	8.52	172.60	83.60	50.33	1.91	113.25
ДМ, мм	2.29	197.00	60.73	37.99	1.52	55.30
ВМ, мм	1.50	37.00	17.21	11.09	0.44	15.10
ПКД, мм	4.60	61.50	31.05	18.04	0.80	22.30
ПКВ, мм	2.40	45.90	22.08	13.11	0.58	17.75
Масса, г	0.20	6182.00	856.84	873.69	33.70	212.00

ПРИМЕЧАНИЕ. Здесь и в таблицах 6, 12–14: ШК – ширина карапакса, ДК – длина карапакса, ДМ – длина меруса III правого перепопода, ВМ – высота меруса, ПКД – длина правой клешни, ПКВ – высота правой клешни, SD – стандартное отклонение, SE – стандартная ошибка среднего.

У камчатского краба зависимость между размерными величинами имеет тесный линейный характер (Кузьмин, Гудимова, 2002). Для крабов из губы Дальнезеленецкая нами были выявлены соответствующие зависимости основных линейных показателей друг от друга:

Самцы

$$\begin{aligned}
 \text{ДК} &= 0.8244 \text{ ШК} + 5.3292 & R^2 &= 0.9976, n = 541 \\
 \text{ШК} &= 1.2101 \text{ ДК} - 6.2546 & R^2 &= 0.9976, n = 541 \\
 \text{ДМ} &= 0.8347 \text{ ШК} - 3.4638 & R^2 &= 0.9953, n = 501 \\
 \text{ШК} &= 1.1925 \text{ ДМ} + 4.5113 & R^2 &= 0.9953, n = 501 \\
 \text{ДМ} &= 1.0116 \text{ ДК} - 8.701 & R^2 &= 0.9943, n = 501 \\
 \text{ДК} &= 0.9829 \text{ ДМ} + 8.9653 & R^2 &= 0.9943, n = 501
 \end{aligned}$$

Самки

$ДК = 0.9085 ШК + 2.2377$	$R^2 = 0.9977, n = 694$
$ШК = 1.0982 ДК - 2.2544$	$R^2 = 0.9977, n = 694$
$ДМ = 0.6787 ШК + 1.4951$	$R^2 = 0.9795, n = 623$
$ШК = 1.4431 ДМ - 0.3675$	$R^2 = 0.9795, n = 623$
$ДМ = 0.7461 ДК - 0.0904$	$R^2 = 0.9799, n = 623$
$ДК = 1.3135 ДМ + 1.7561$	$R^2 = 0.9799, n = 623,$

где ШК – ширина карапакса, ДК – длина карапакса, ДМ – длина меруса III правого перепопода.

Анализ данных показывает, что у неполовозрелых особей основные морфометрические показатели (соотношение ширины и длины карапакса, длина меруса третьего правого перепопода и отношение длины меруса к ширине карапакса) статистически не отличаются у самцов и самок. У камчатских крабов небольших размеров прослеживаются более высокие значения длины карапакса по сравнению с его шириной (максимальный размер краба, у которого ширина карапакса была меньше, чем длина карапакса, составил 59.9 мм у самцов и 59.0 мм у самок). Сравнение соотношения ШК:ДК мы проводили для особей, имеющих ШК:ДК < 1 и особей с соотношением ШК:ДК > 1. В обоих случаях эти соотношения достоверно не отличались у особей разных полов (табл. 6). В случае половозрелых крабов четко видно, что данное соотношение было достоверно большим у самцов, чем у самок (табл. 7). Действительно, затраты самок на размножение достаточно велики, по некоторым данным они составляют более половины среднего энергосодержания тела (Paul, Paul, 1996a), поэтому на соматический рост они могут тратить меньше энергии, чем самцы, соответственно рост длины карапакса по отношению к ширине замедлен. Подобные тенденции известны для камчатского краба как в Баренцевом море (Кузьмин, Гудимова, 2002), так и в дальневосточных морях (Клитин, 2003).

Длина меруса и отношение длины меруса к ширине карапакса (ДМ:ШК) у неполовозрелых особей достоверно не отличается у самцов и самок (табл. 8), в то время как среди половозрелых крабов наблюдаются достоверно более высокие значения длины меруса и соотношения ДМ:ШК у самцов по сравнению с самками (табл. 9). Схожую ситуацию наблюдали у камчатского краба западного побережья Сахалина (Клитин,

2003). Различия в размерах ходильных ног особей разного пола могут быть обусловлены тем, что самцы совершают миграции чаще и преодолевают большие расстояния во время миграций (Клитин, 2003).

Т а б л и ц а 6

Соотношение ШК:ДК (медиана) у неполовозрелых особей камчатского краба в губе Дальнезеленецкая в летний период 2002–2007 гг.

Год	ШК:ДК < 1			ШК:ДК > 1		
	самки	самцы	р	самки	самцы	р
2002	0.978	0.973	0.486	1.033	1.038	0.058
2003	0.972	0.976	0.516	1.020	1.004	0.293
2004	0.985	0.986	0.443	1.049	1.045	0.282
2005	0.972	0.969	0.418	1.023	1.032	0.188
2006	0.982	0.987	0.542	1.030	1.033	0.627
2007	0.991	0.967	0.311	1.023	1.027	0.249

ПРИМЕЧАНИЕ. Здесь и в таблицах 7–9: р – уровень достоверности отличий для критерия Манна-Уитни.

Т а б л и ц а 7

Соотношение ШК:ДК (медиана) у половозрелых особей камчатского краба в губе Дальнезеленецкая в летний период 2002–2007 гг.

Год	Самки	Самцы	р
2003	1.081	1.143	< 0.001
2004	1.082	1.134	0.006
2007	1.091	1.176	0.008

Т а б л и ц а 8

Длина меруса третьего правого перепода и отношение длины меруса к ширине карапакса у неполовозрелых самок и самцов камчатского краба в губе Дальнезеленецкая в летний период 2002–2007 гг.

Год	Длина меруса, мм					ДМ:ШК		
	самки		самцы		р	самки	самцы	р
	Ср±SE	медиана	Ср±SE	медиана		медиана	медиана	
2002	41.5±0.9	42.5	41.7±1.3	43.0	0.581	0.754	0.759	0.126
2003	21.0±0.7	20.75	23.0±1.3	21.3	0.355	0.729	0.73	0.226
2004	36.1±3.1	39.75	38.8±3.2	42.8	0.434	0.745	0.766	0.568
2005	17.0±1.0	19.4	19.7±1.2	20.3	0.281	0.772	0.772	0.607
2006	26.7±1.3	23.7	25.9±1.2	24.5	0.416	0.726	0.725	0.732
2007	21.4±0.9	21.43	23.1±0.6	23.5	0.129	0.712	0.72	0.402

Т а б л и ц а 9

Длина меруса третьего правого переопода и отношение длины меруса к ширине карапакса у половозрелых самок и самцов камчатского краба в губе Дальнезеленецкая в летний период 2002–2007 гг.

Год	Длина меруса, мм				p	ДМ:ШК		
	самки		самцы			самки	самцы	p
	Ср±SE	медиана	Ср±SE	медиана		медиана	медиана	
2003	109.8±2.3	111.0	143.2±1.7	142.0	< 0.001	0.703	0.836	< 0.001
2004	104.3±1.9	98.0	139.9±5.8	133.9	0.001	0.690	0.839	< 0.001
2007	107.2±6.9	89.2	145.2±13.6	144.9	0.014	0.665	0.826	0.006

Линейно-весовой рост камчатского краба, как и у других животных, хорошо аппроксимируется степенным уравнением

$$W = aL^b,$$

где W – масса, г; L – ширина карапакса, мм.

Для камчатского краба из губы Дальнезеленецкая (учитывали только особей с полным набором конечностей) также характерна подобная зависимость (рис. 8). Полученные взаимосвязи довольно близки к тем уравнениям, которые были выявлены для камчатского краба Баренцева моря в целом по результатам исследований 1993–1999 гг. (Кузьмин, Гудимова, 2002).

Для определения длины карапакса, при которой наступает половозрелость самцов камчатского краба, были получены уравнения роста высоты правой клешни по отношению к длине карапакса у заведомо неполовозрелых самцов и заведомо половозрелых особей (Hartnoll, 2001).

Поскольку для более точного определения длины карапакса, при которой наступает половозрелость, необходим достаточно большой объем выборки, мы использовали данные морфометрического анализа 115 самцов камчатского краба, отловленных в губе Дальнезеленецкая при помощи ловушек. Средняя ширина карапакса (±SD) этих особей составила 197.3±14.3 (169.0–231.8) мм. Объединив полученные данные с результатами измерения самцов, отловленных водолазами, определили зависимость высоты клешни от длины карапакса у половозрелых самцов камчатского краба. Соответствующие кривые представлены на рис. 9. Исходя из уравнений роста, было найдено, что длина карапакса краба при наступлении половозрелости составляет 81.0 мм, что примерно соответствует ширине карапакса, равной 91.8 мм.

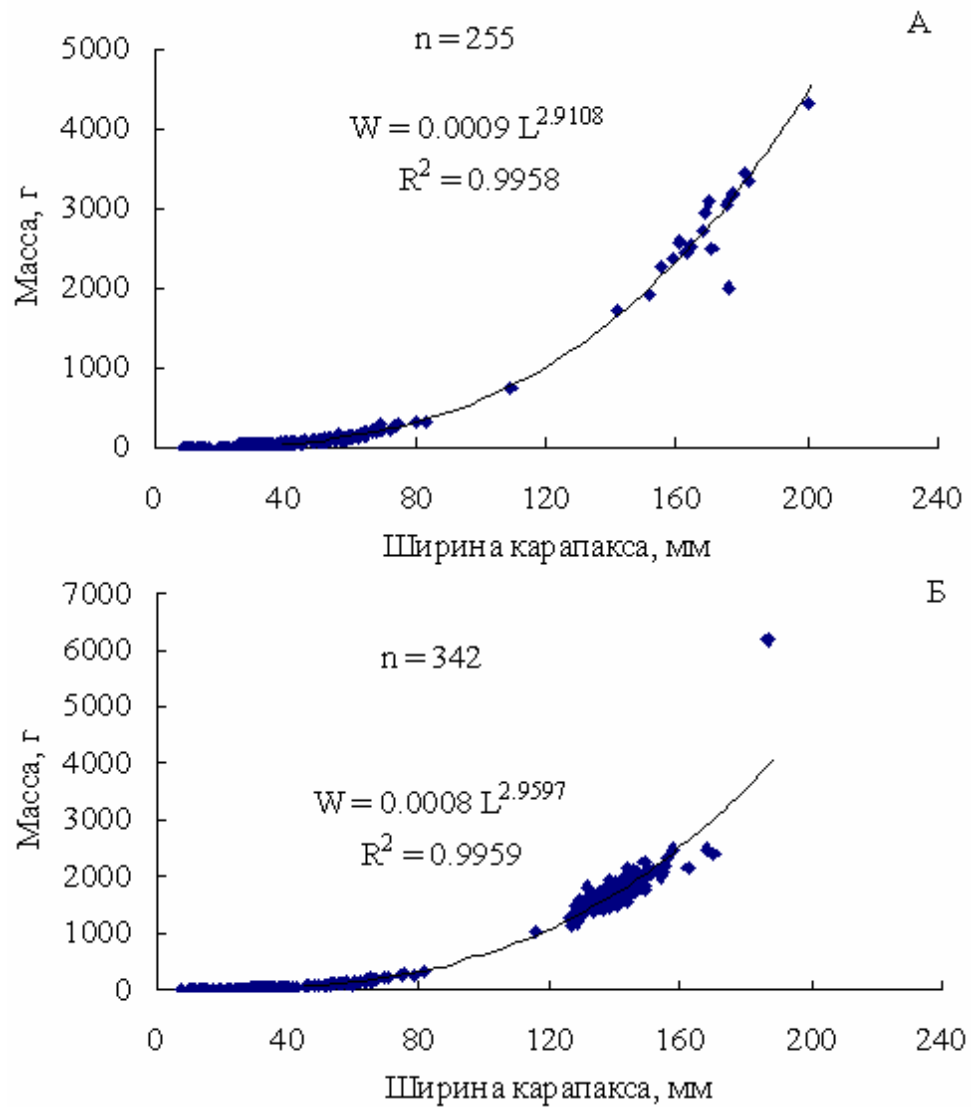


Рис. 8. Соотношение массы (W) и ширины карапакса (L) у самцов (А) и самок (Б) камчатского краба в губе Дальнезеленецкая

Этот показатель существенно ниже, чем приводится для Варангер-фьорда, где размер половозрелости самцов был рассчитан по анализу меруса третьей пары переойопод и составил 110 мм по длине карапакса (Rafter et al., 1996). Полученные нами показатели имеют более низкие значения, чем приводится для камчатского краба у берегов Сахалина (Клитин, 2003) и Аляски, где длина карапакса половозрелых самцов составила примерно 90–100 мм, что соответствует размеру наступле-

ния половозрелости самок (Powell, Nickerson, 1965b; Gray, Powell, 1966). Более поздние исследования с использованием морфометрических данных показали, что в Беринговом море длина карапакса, при которой 50 % самцов достигают половозрелости, составляла 103 мм (Somerton, 1980). Известно, что даже полностью зрелые самцы не всегда принимают участие в нересте. Например, в Беринговом море фактический размер самцов, которые находились в позе “рукопожатия” с самками, обычно превышал 120 мм по длине карапакса (Powell et al., 1974), что подтверждается и экспериментально (Paul, Paul, 1990b). Для Баренцева моря размер самцов по ширине карапакса, которые были отмечены в парах с самками, составляет по данным С.А.Кузьмина 130 мм (Кузьмин, 2000; Кузьмин, Гудимова, 2002). Этот уровень несколько ниже, чем был отмечен у *P. camtschaticus* в районе о. Кодьяк на Аляске (Powell et al., 2002). В то же время, самцы с полностью сформировавшимися гонадами, т. е. фактически половозрелые, ранее были отмечены уже среди особей с шириной карапакса, равной 80 мм (Герасимова и др., 1996). Для некоторых других видов крабов была установлена такая же закономерность: функционально половозрелые особи встречались при более низких размерах длины карапакса, чем фактически вступающие в размножение самцы (Paul, Paul, 1990a; Life history ..., 1996, 2002).

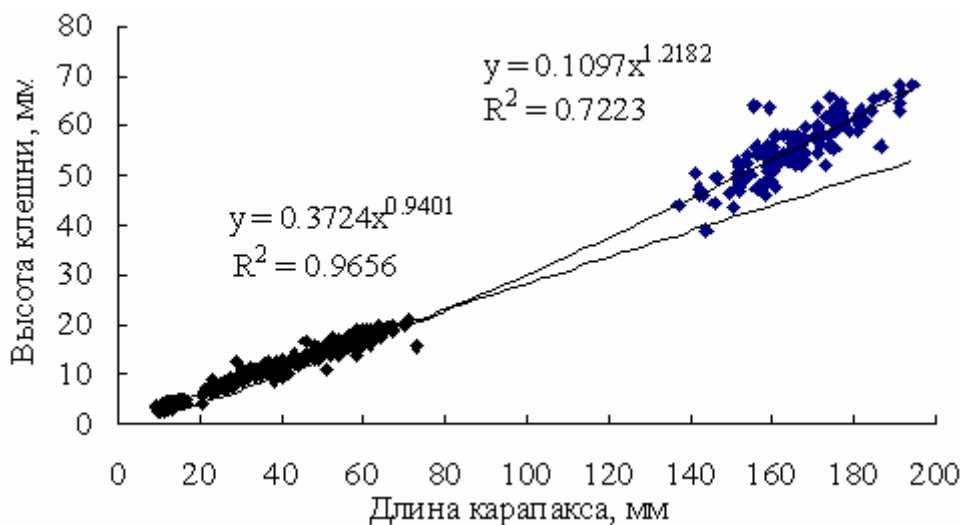


Рис. 9. Кривая роста правой клешни у самцов камчатского краба по мере увеличения ширины карапакса у заведомо неполовозрелых (ширина карапакса < 80 мм) и половозрелых (ширина карапакса > 150 мм) особей в губе Дальнезеленецкая

Можно предположить, что относительно небольшие размеры ширины (длины) карапакса при наступлении половозрелости у самцов в губе Дальнезеленецкая, по сравнению с западными районами Баренцева моря, связаны с определенным влиянием гидрологических условий, прежде всего температуры воды, которая в данном районе ниже, чем в губах Западного Мурмана (Бойцов, 2006). Известно, что рост камчатского краба во многом зависит от температуры воды. Так, в своей экспериментальной работе Б.Стивенс и Дж.Манк установили прямую зависимость между размерами *P. camtschaticus* и температурой, которая и определяет темпы роста крабов (Stevens, Munk, 1990).

Для самок определить ширину карапакса, при которой 50 % особей имеют наружную икру, в губе Дальнезеленецкая не представляется возможным из-за небольшого количества животных с шириной карапакса 100–120 мм. Именно при этом размере большинство авторов отмечают 50 %-ю половозрелость самок (Somerton, 1980; Blau, 1990; Otto et al., 1990). Этому размерному классу в ходе наших исследований соответствовало только три самки, и все они несли наружную икру. Минимальный размер икрной самки в губе Дальнезеленецкая составил 108.3 мм по ширине карапакса.

Соотношение в уловах самок, несущих икру на разных стадиях зрелости, представлено на рис. 10. Наиболее часто в уловах встречались самки на стадии зрелости 1 (икра новая фиолетового цвета), реже – на стадии зрелости 1–2 (икра бурая). Самки на стадии зрелости икры 2 (с глазками) были отмечены только в 2004 г. Наблюдаемое распределение самок, несущих икру на разных стадиях зрелости соответствует установленным ранее закономерностям (Кузьмин, Гудимова, 2002). Также известно, что икра на стадии глазка обычно характерна для второй половины годового цикла развития. Ее встречаемость в конце августа 2004 г., по всей видимости, объясняется колебаниями гидрологических факторов, скорее всего, способствующих ускорению развития. Следует отметить увеличение численности сеголеток и однолетних крабов в 2005 г., что, возможно, также связано с изменением океанологических условий Баренцева моря, которые наблюдаются в последнее время (Бойцов, 2006). Похожие изменения в популяционной структуре камчатского краба наблюдали в районе Западной Камчатки (Effect ..., 1990).

Самки, несущие икру на разных стадиях зрелости достоверно не отличались по размерам (табл. 10). Это свидетельствует о том, что темп созревания икры не зависит от размера самок. Сходные результа-

ты были получены в ходе экспериментального изучения длительности репродуктивного цикла самок камчатского краба у побережья Аляски. Американские ученые сравнивали этот показатель у самок, которые неоднократно вступали в размножение, и самок, которые ранее не размножались. Хотя первые имели более крупные размеры, каких-либо отличий в длительности репродуктивного цикла не установлено (Stevens, Swiney, 2007).

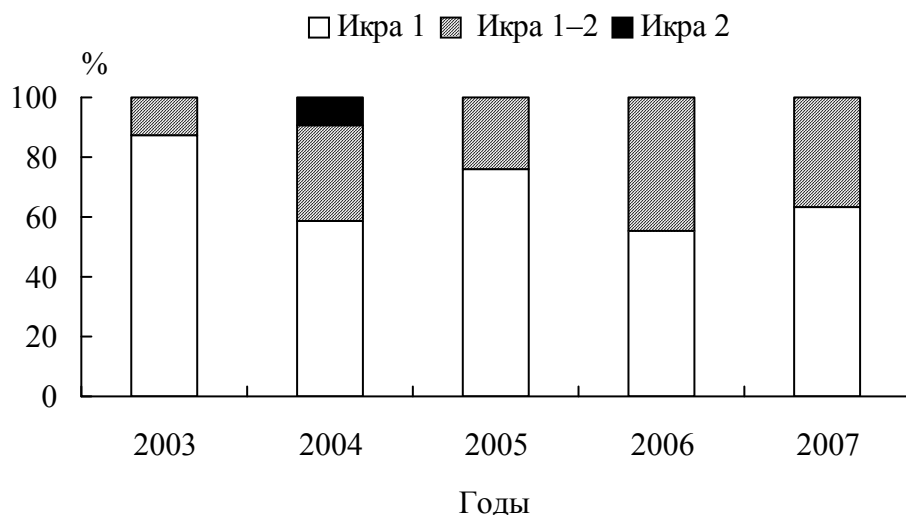


Рис. 10. Частота встречаемости самок камчатского краба с наружной икрой разных стадий зрелости в губе Дальнезеленецкая в летний период

Т а б л и ц а 10

Показатели сравнения ширины карапакса и стадий зрелости икры у самок камчатского краба, выполненного при помощи факторного анализа, губа Дальнезеленецкая, 2002–2007 гг.

Год	ANOVA			Kruskal-Wallis test		
	DF	F	p	DF	H	p
2003	–	–	–	1	0.608	0.436
2004	2	0.98	0.380	–	–	–
2005	–	–	–	1	0.105	0.746
2006	1	0.69	0.417	–	–	–
2007	1	0.71	0.411	–	–	–

ПРИМЕЧАНИЕ. DF – число степеней свободы, F – значение F-критерия для однофакторного дисперсионного анализа, H – значение критерия хи-квадрат для однофакторного анализа рангов, p – уровень достоверности отличий.

Наиболее часто в водолазных уловах в губе Дальнезеленецкая встречались крабы с новым экзоскелетом – стадия линьки 2. С 2002 по 2006 годы все половозрелые самки находились на этой стадии линьки. В 2007 году 13.6 % самок в уловах имели мягкий экзоскелет (стадия линьки 1). Среди неполовозрелых самок отмечены единичные находки особей с экзоскелетом на 3-й стадии линьки, которая у мелких крабов может быть выделена в большей мере условно. Преобладали также особи на 2-й стадии линьки. Их доля в 2002 и 2003 гг. достигала 100 %. В остальные годы в уловах отмечались особи 1-й стадии линьки (от 2.7 % в 2006 г. до 10.7 % в 2005 г.).

Для половозрелых самцов была характерна несколько иная картина распределения особей крабов на разных стадиях линьки по сравнению с самками (рис. 11). Более часто встречались особи на 3-й стадии линьки. Это связано с тем, что крупные самки обычно линяют ежегодно после спаривания, в то время как для самцов характерны пропуски линьки, которые наблюдаются у особей, достигших ширины карапакса 110 мм (Кузьмин, Гудимова, 2002).

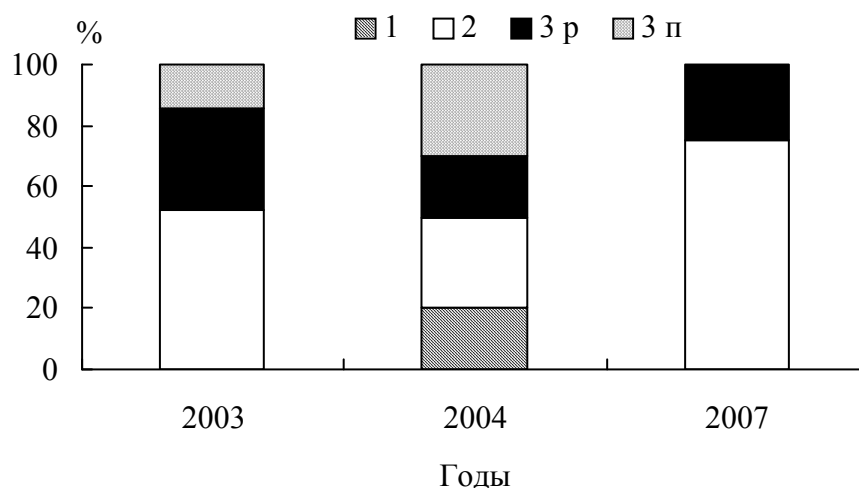


Рис. 11. Частота встречаемости половозрелых самцов камчатского краба разных стадий линьки в губе Дальнезеленецкая в летний период:

1 – стадия линьки 1; 2 – стадия линьки 2; 3 p – стадия линьки 3-я ранняя; 3 п – стадия линьки 3-я поздняя

Среди неполовозрелых самцов преобладали особи на 2-й стадии линьки, хотя, в отличие от самок, отмечались крабы на 4-й стадии линьки (при вскрытии у них отмечен новый формирующийся экзоскелет под старым карапаксом). Наибольшая частота встречаемости осо-

бей на 1-й стадии линьки была отмечена в 2005 г. (рис. 12), как и для неполовозрелых самок. Объясняется это высоким количеством в уловах 2005 г. сеголеток и однолеток, которые линяют довольно часто.

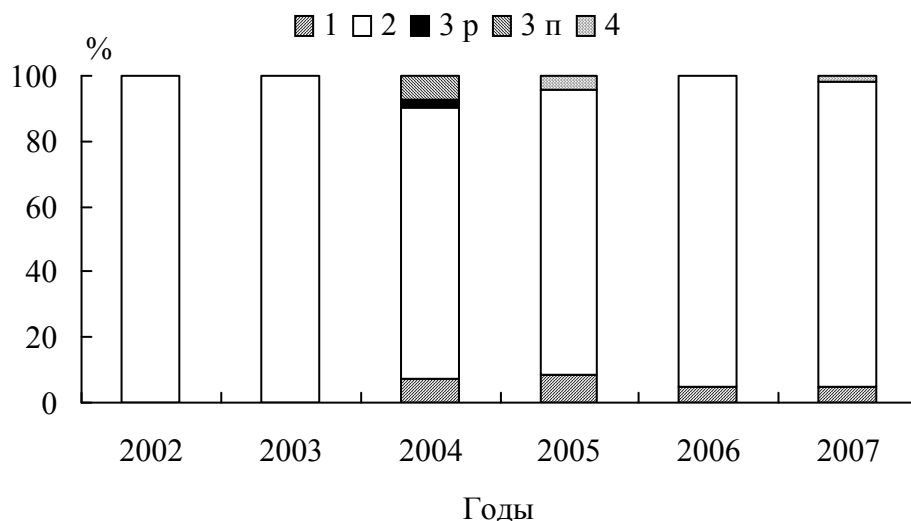


Рис. 12. Частота встречаемости половозрелых самок камчатского краба разных стадий линьки в губе Дальнезеленецкая в летний период:

1 – стадия линьки 1; 2 – стадия линьки 2; 3 р – стадия линьки 3-я ранняя; 3 п – стадия линьки 3-я поздняя; 4 – стадия линьки 4

Уровень травматизма конечностей является важной характеристикой популяции камчатского краба, поскольку является косвенным показателем влияния хищников, служит индикатором внутривидовых взаимоотношений и пресса антропогенной нагрузки (Ivanov, 1994).

У камчатского краба при аутоотомии происходит отделение ног у их основания между сросшимися вторым (базиподитом) и третьим (ишиоподитом) члениками, по заранее сформированной плоскости ломки. Закупорка поперечной мембраной места ампутации предотвращает потерю гемолимфы. Во время последующих линек происходит регенерация конечностей. Подсчитано, что для полного восстановления исходного размера конечности необходимо не менее пяти линек (Edwards, 1972; Лысенко, 2001). Однако регенерированная конечность, уже равная по длине симметричной неповрежденной, не бывает полностью идентичной. Бывшая самоампутация конечности хорошо просматривается по форме мероподита, имеющего более округлую форму поперечного среза по сравнению с более приплюснутой формой нормального мероподита (Кузьмин, Гудимова, 2002).

За период исследований уровень травматизма конечностей у самок камчатского краба колебался у неполовозрелых особей от 28.3 до 43.6 % (в среднем 35.7 %) (рис. 13А). У половозрелых самок частота встречаемости особей с повреждениями варьировала от 48.8 до 73.3 % (в среднем 54.6 %) (рис. 13Б). У самцов камчатского краба уровень травматизма неполовозрелых особей составил в целом за 2002–2007 гг. 39.4 % (30.2–57.1 %) (рис. 14А). У половозрелых самцов уровень травматизма в эти годы колебался от 33 до 75 % (рис. 14Б), однако эти данные из-за малого объема материала вызывают определенные сомнения. В целом частота встречаемости повреждений конечностей у крупных самцов составила 42.9 %. Общий уровень травматизма конечностей у *P. camtschaticus* равен 45.6 %. Эти показатели травматизма превышали таковые, которые были получены по результатам водолазных и ловушечных съемок, выполненных специалистами ВНИРО в 2002–2005 гг. Так, уровень травматизма неполовозрелых самок составлял 24 %, самцов – 22 %; половозрелых самок – 16 %, самцов – 9 % (Соколов, Милютин, 2006а). Одной из причин, которая ведет к увеличению травматизма конечностей в губе Дальнезеленецкая, на наш взгляд, является повышенная антропогенная нагрузка. Не секрет, что в губе Дальнезеленецкая в последнее время развивается подводный туризм. Целью водолазов-любителей служит также и камчатский краб. По свидетельствам водолазов, часто наблюдается ситуация, когда при лове животное успевает скрыться, отдав одну из конечностей. Этим можно объяснить высокую травмированность более крупных крабов. Мелкие же особи часто попадают в нелегально поставленные ловушки, и в ходе сортировки улова выбрасываются обратно в море. Однако известно, что технические работы (так называемый “handling”) часто ведут к увеличению уровня травматизма коммерческих видов крабов (Effects ..., 1996; Zhou, Shirley, 1996; Tracy, Byersdorfer, 2002; Warrenchuk, Shirley, 2002). Еще одним подтверждением влияния нелегального лова на травматизм конечностей камчатского краба являются довольно частые находки в уловах крабов, имеющих характерные повреждения конечностей от ловчих сетей (рис. 15).

Анализ наших данных показывает, что показатели травмированности достоверно не отличались у неполовозрелых самцов и самок (табл. 11). Для половозрелых и неполовозрелых особей не прослеживается отличий как в отдельно взятые годы, так и в целом за период исследований. В этом наши данные совпадают с результатами, кото-

рые были получены в ходе ловушечных съемок камчатского краба в Варангер-фьорде (Моисеев, 2003). Тем не менее, в некоторых литературных источниках приводят данные о более высокой травмированности самок по сравнению с самцами (Пинчуков, 2006), что объясняется более хрупким телосложением самок. Возможно, отличия обусловлены тем, что авторы изучали популяцию краба на больших глубинах, где более выраженное влияние на травматизм оказывают естественные факторы. Мы же исследовали крабов на акватории, которая подвержена значительной антропогенной нагрузке, прежде всего со стороны дайверов-любителей.

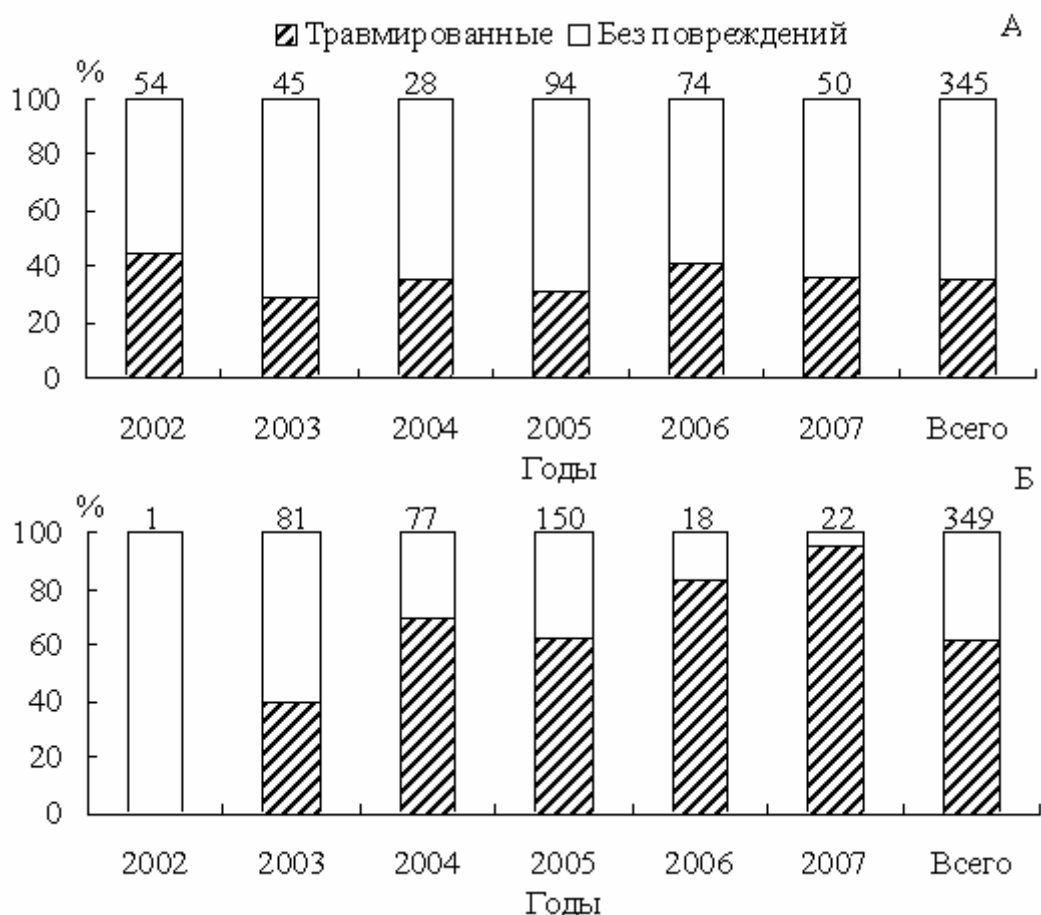


Рис. 13. Частота встречаемости травмированных и нетравмированных самок камчатского краба в водолазных уловах в губе Дальнезеленецкая в летний период:

А – неполовозрелые особи (ширина карапакса < 100 мм); Б – половозрелые особи (ширина карапакса > 100 мм). Цифры над столбцами – количество крабов

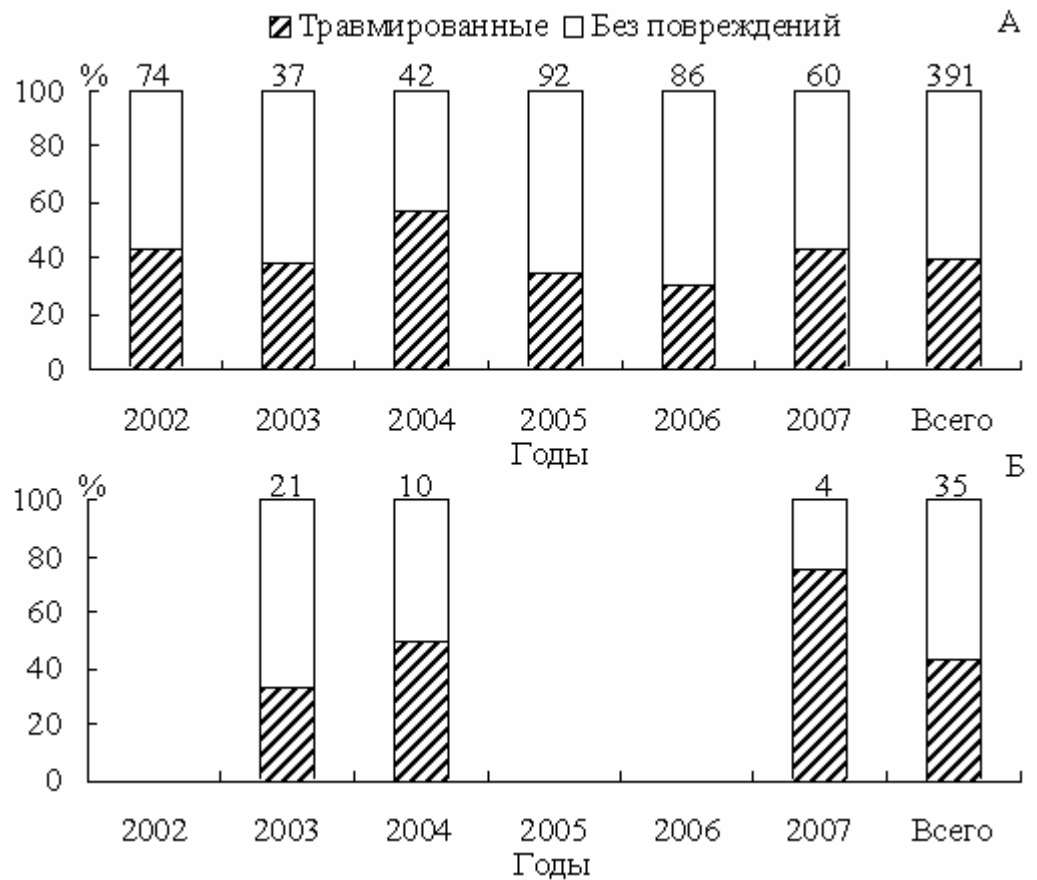


Рис. 14. Частота встречаемости травмированных и нетравмированных самцов камчатского краба в водолазных уловах в губе Дальнезеленецкая в летний период:

А – непопозрелые особи (ширина карапакса < 100 мм); Б – попозрелые особи (ширина карапакса > 100 мм). Цифры над столбцами – количество крабов

Как показали исследования, по мере увеличения размеров камчатских крабов происходит некоторое увеличение травмированности особей. У непопозрелых самцов *P. camtschaticus* это четко выражено у особей шириной карапакса до 100 мм. У крупных особей, с шириной карапакса более 150 мм, наоборот – происходит некоторое снижение травмированности (рис. 16А). Схожую ситуацию наблюдали и ранее при исследовании аутогамии камчатского краба в прибрежье Баренцева моря (Соколов, Милютин, 2006а). Возможно, увеличение травмированности непопозрелых крабов с ростом особей заключается в том, что крабы размерного класса 40–70 мм начинают активнее мигриро-

вать и поэтому становятся более доступными для хищников (Соколов, Милютин, 2006а). У самок также происходит увеличение уровня травматизма конечностей по мере роста особей. В наших исследованиях эта тенденция более выражена у самок, чем у самцов (рис. 16Б). Высокие уровни травматизма крупных самок могут быть обусловлены несколькими факторами. Во-первых, самки могут терять конечности в период спаривания, когда самцы “ухаживают” за самками (Кузьмин, Гудимова, 2002). Во-вторых, самки могут травмироваться при сортировке уловов (Zhou, Shirley, 1996; Tracy, Byersdorfer, 2002), хотя известно, что при браконьерском лове самки идут в переработку наравне с самцами.

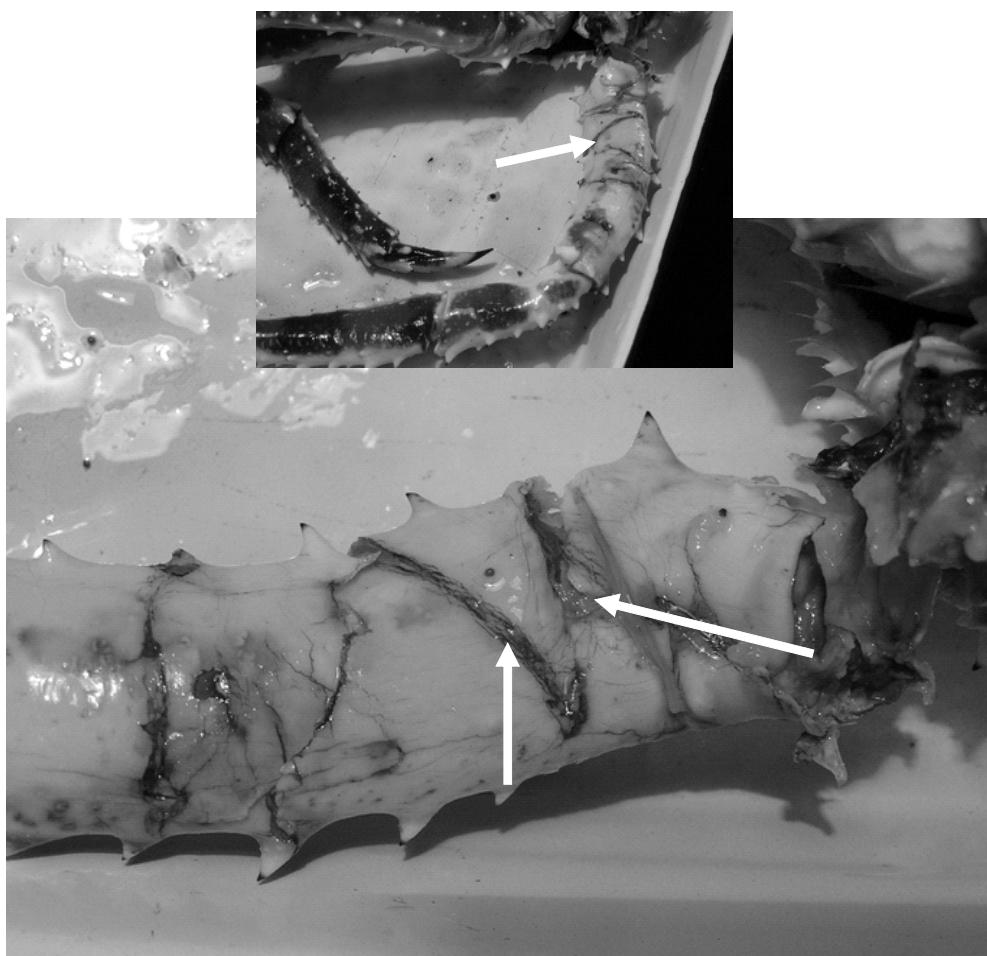


Рис. 15. Конечность камчатского краба с повреждениями от ловчих сетей (губа Дальнезеленецкая, 2006 г.)

Уровень травматизма конечностей самцов и самок камчатского краба в летний период 2002–2007 гг. в губе Дальнезеленевская, экз.

Год	Самки		Самцы		χ^2	p
	1	2	1	2		
Неполовозрелые крабы						
2002	24	30	32	42	0.002	0.964
2003	13	32	14	23	0.387	0.534
2004	10	18	24	18	2.290	0.130
2005	29	65	32	60	0.172	0.678
2006	30	44	26	60	1.432	0.231
2007	18	32	26	34	0.344	0.558
Всего	124	221	154	237	0.784	0.376
Половозрелые крабы						
2002	–	1	–	–	–	–
2003	32	49	7	14	0.071	0.790
2004	54	23	5	5	0.850	0.357
2005	94	56	–	–	–	–
2006	15	3	–	–	–	–
2007	21	1	3	1	0.154	0.695
Всего	107	73	15	20	2.644	0.104

ПРИМЕЧАНИЕ. 1 – травмированные; 2 – интактные особи; χ^2 – значение критерия хи-квадрат; p – уровень достоверности отличий.

В целом можно отметить, что уровень травматизма конечностей был выше у половозрелых крабов, чем у неполовозрелых особей (рис. 17). Однако статистический анализ выявил достоверность отличий только в случае с самками ($\chi^2 = 45.72$, $p < 0.001$) и общем уровне травматизма ($\chi^2 = 50.10$, $p < 0.001$). Для самцов крупных размеров, из-за малого количества проанализированных особей, значимых отличий между половозрелыми и неполовозрелыми крабами не было обнаружено ($\chi^2 = 0.05$, $p = 0.825$). Более высокая травмированность крупных особей является характерной чертой камчатского краба (Кузьмин, Гудимова, 2002; Камчатский краб ..., 2003) и ряда других видов крабов, в частности синего краба *Paralithodes platypus* в Охотском море (Лысенко и др., 2000), азиатского краба *Hemigrapsus sanguineus* у Восточного побережья США (Autotomy ..., 2005), эстуарного краба *Cyrtograpsus angulatus* у берегов Аргентины (Spivak, Politis, 1989). Это объясняется тем, что с возрастом способность к регенерации конечностей из-за уменьшения частоты линек снижается (Кузьмин, Гудимова, 2002; Stevens, 2006).

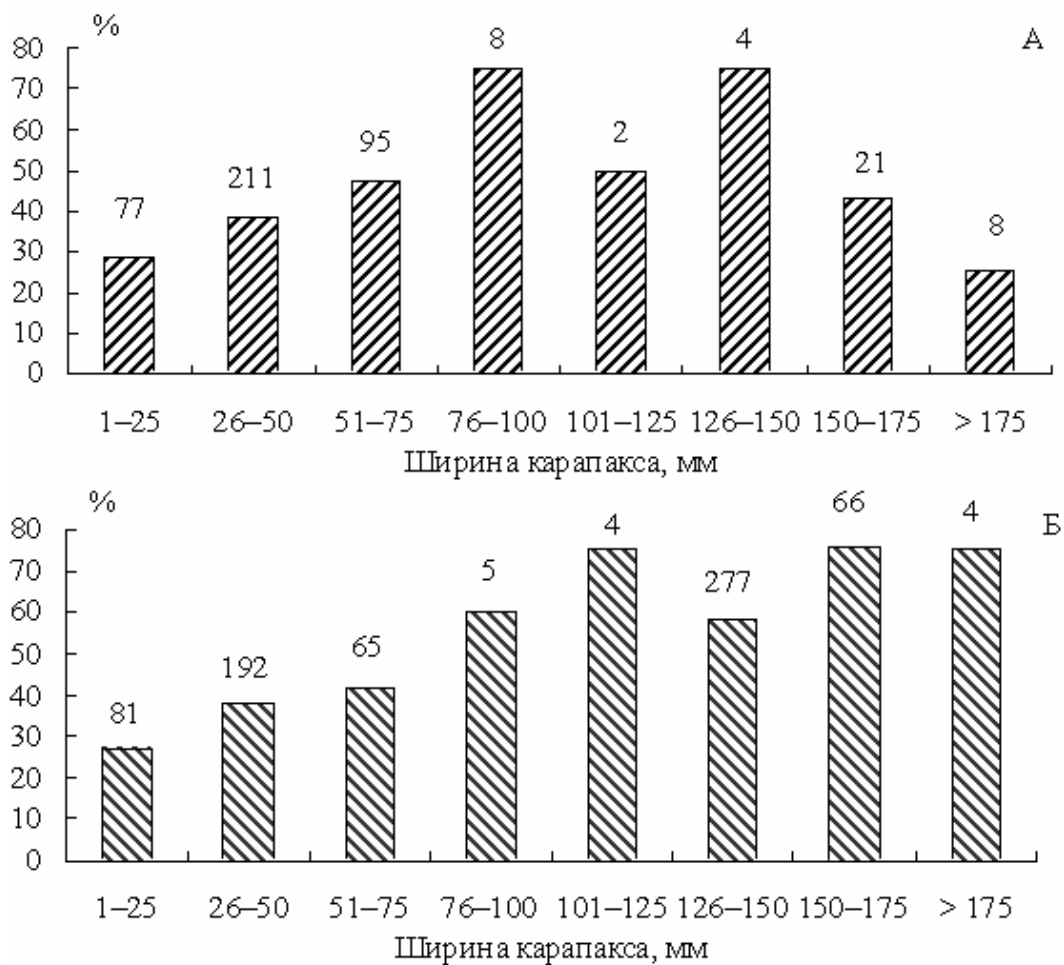


Рис. 16. Частота встречаемости травмированных конечностей у самцов (А) и самок (Б) камчатского краба в зависимости от размера особей в губе Дальнезеленецкая в летний период 2002–2007 гг.

Если рассматривать распределение частоты повреждений конечностей краба относительно оси тела, то можно отметить, что у неполовозрелых крабов (самцов и самок) сложно выделить какую-либо тенденцию, крабы теряли конечности примерно в равной пропорции (рис. 18). Также сложно судить о каких-либо закономерностях у половозрелых самцов камчатского краба из-за малого объема выборки. У самок же четко заметна более высокая травмированность ног последней четвертой пары конечностей (рис. 19). Эта тенденция была отмечена для камчатского краба ранее (Кузьмин, Гудимова, 2002; Соколов, Милютин, 2006а) и обусловлена тем, что хищники предпочитают атаковать краба сзади,

избегая клешней. Как видно из рисунков 18 и 19, заметной асимметрии в количественном распределении повреждений у неполовозрелых крабов и крупных самцов (скорее всего, из-за малого объема выборки) не прослеживается. Статистический анализ также не выявил отличий ($\chi^2 = 0.016-3.155$, $p = 0.898-0.076$). У самок же заметна более высокая травмированность правой клешни, чем левой ($\chi^2 = 10.814$, $p = 0.001$), а также более частые потери третьей пары ходильных ног с правой стороны тела, нежели с левой ($\chi^2 = 9.996$, $p = 0.002$). Асимметрию количественного распределения повреждений, когда правые клешненоносные конечности травмируются чаще, чем левые, наблюдали и другие исследователи в восточной части Берингова моря (Edwards, 1972) и в Охотском море у побережья Камчатки (Лысенко, Селин, 2001). Для других литодид, в частности *Paralithodes platypus* отмечена сходная тенденция асимметричности в распределении особей с травмированными клешнями (Ivanov, 1994). В то же время более частые повреждения конечностей правой стороны тела, по мнению некоторых авторов (Лысенко, Селин, 2001), характерны именно крабам сем. Lithodidae, так как для других видов ракообразных, в частности *Carcinus maenas* и *Chionoecetes* spp. отмечена иная зависимость распределения травмированных ног относительно оси тела (McVean, 1976; Ivanov, 1994; Warrenchuk, Shirley, 2002), которая может быть связана с внутривидовыми столкновениями между самцами в период размножения (Paul, Paul, 1996b).

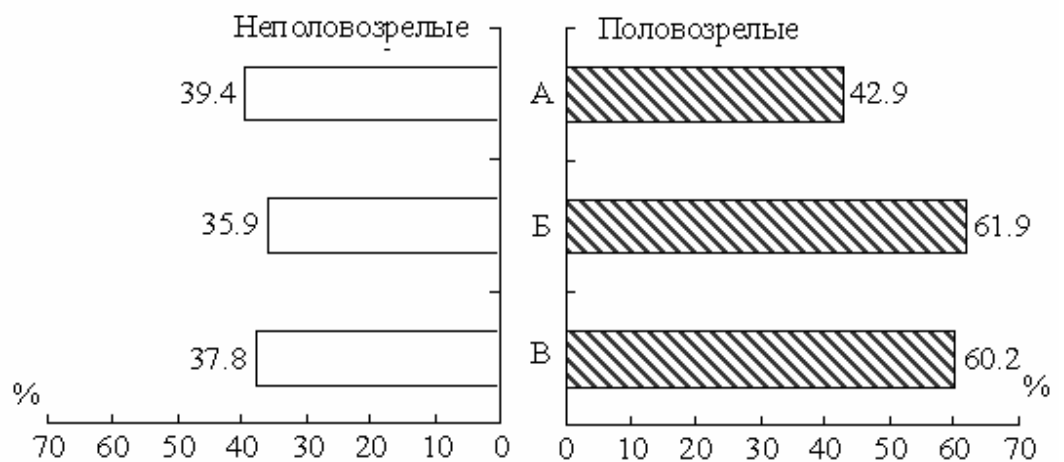


Рис. 17. Уровень травматизма неполовозрелых и половозрелых камчатских крабов в губе Дальнезеленецкая в 2002–2007 гг.:
А – самцы, Б – самки, В – общее

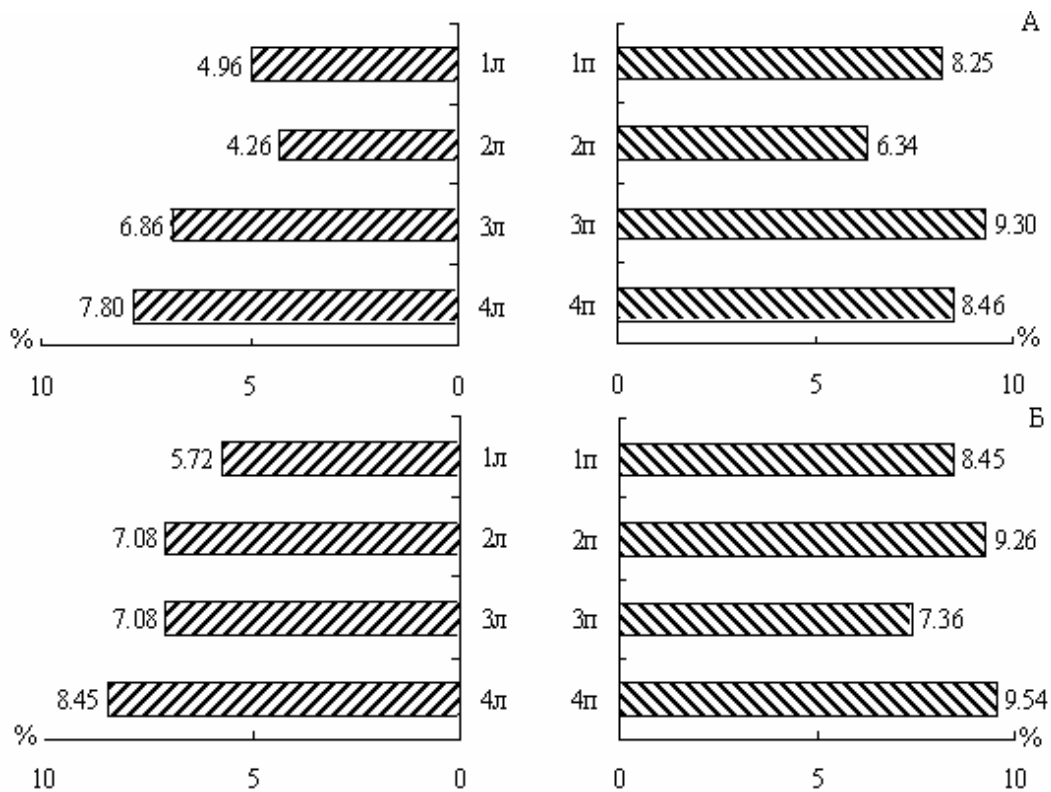


Рис. 18. Количество поврежденных ног (ось абсцисс) у неполовозрелых самцов (А) и самок (Б) камчатского краба в губе Дальнезеленецкая в 2002–2007 гг. Здесь и на рис. 19 цифры указывают порядковый номер конечности (л – левая, п – правая сторона тела)

Чаще всего у животных только одна конечность отсутствовала или была восстановлена (рис. 20), а визуально определяемое максимальное количество когда-либо аутоамированных ног у одной особи камчатского краба не превышало пяти (у самцов) и четырех (у самок). Именно этот уровень приводится в качестве критического, который еще позволяет выживать крабам (Ivanov, 1994; Пинчуков, 2006). Следует отметить высокую встречаемость половозрелых самок камчатского краба, которые имели повреждения двух конечностей. Это служит еще одним подтверждением высокого уровня травматизма самок камчатского краба в губе Дальнезеленецкая, обусловленным влиянием антропогенного фактора.

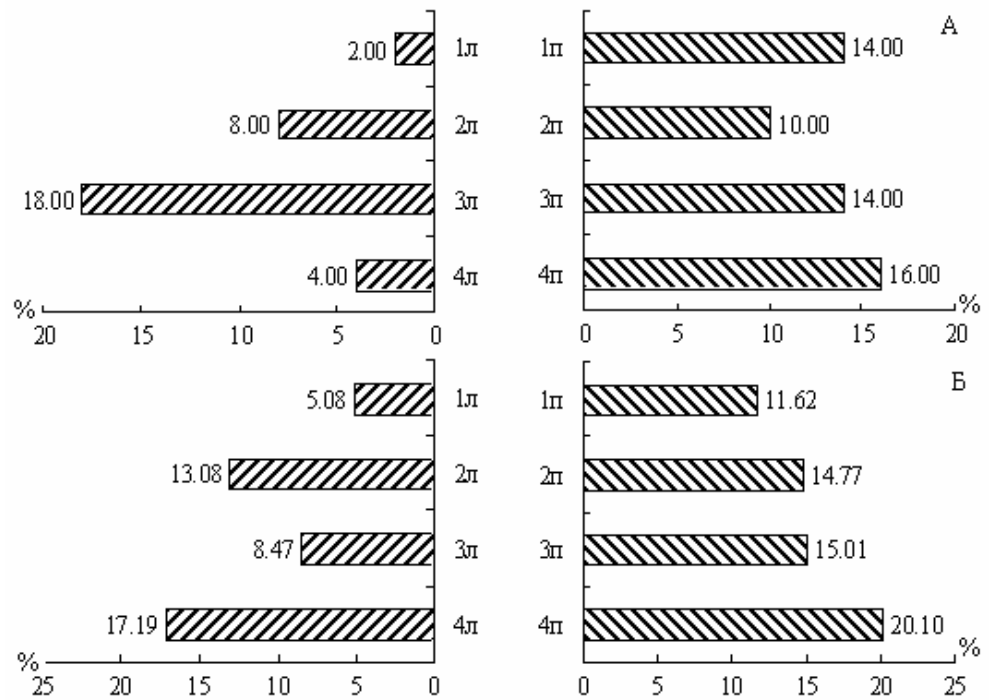


Рис. 19. Количество поврежденных ног (ось абсцисс) у половозрелых камчатских крабов в губе Дальнезеленецкая в 2002–2007 гг.

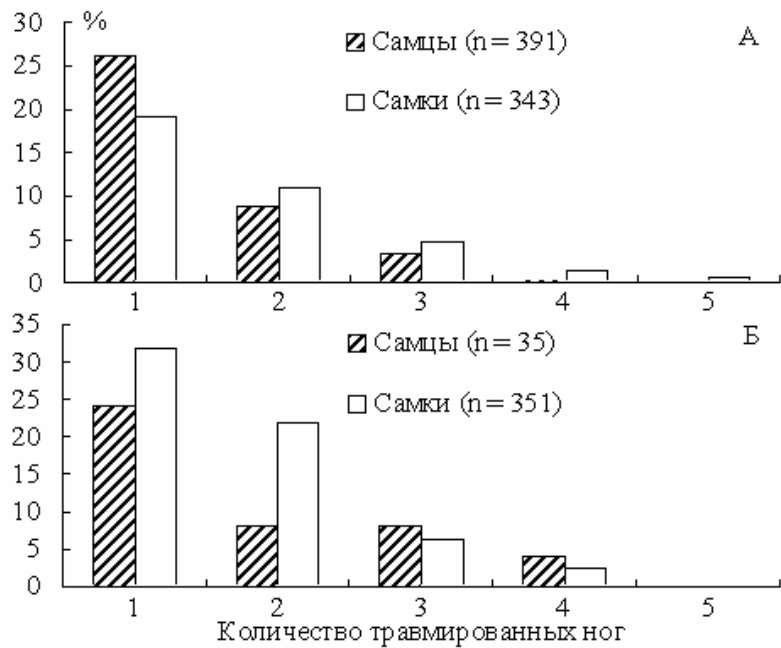


Рис. 20. Частота встречаемости неполовозрелых (А) и половозрелых (Б) камчатских крабов с поврежденными ногами в губе Дальнезеленецкая

Губа Ярнышная. Исследования проводили параллельно с работами в губе Дальнезеленецкая, однако объем выборки был существенно меньше. Так, в 2002 г. была поймана только одна самка с шириной карапакса 11.9 мм, в 2003 г. – ни одного краба, в 2005 г. – две икряных самки с шириной карапакса 138.8 и 144.6 мм и один самец с шириной карапакса 35.4 мм. Размерный состав уловов камчатского краба в остальные годы представлен на рис. 21. В 2004 и 2007 годах основную часть уловов составили икряные самки, в 2006 г. преобладали небольшие однолетние крабы. Доминирование однолеток в 2006 г. сходно с тем, что мы наблюдали в 2005 г. в губе Дальнезеленецкая и свидетельствует о пополнении популяции камчатского краба урожайным поколением. Для неполовозрелых крабов с шириной карапакса менее 100 мм в распределении полов не наблюдалось статистически значимых отличий от теоретического уровня – 1:1 ($\chi^2 = 1.81$, $p = 0.151$), в то время как среди половозрелых особей преобладали самки в соотношении 14:1 ($\chi^2 = 1.81$, $p < 0.001$). Морфометрические показатели крабов, отловленных при помощи водолазов, представлены в табл. 12.

Размерный состав камчатского краба из ловушек в губе Ярнышная в 2005 г. имеет типичную картину, которая характерна для данного орудия лова (рис. 22), когда основную часть уловов составляют половозрелые особи (Clark et al., 2002; Клитин, 2003; Моисеев, 2003). Также хорошо заметно преобладание в уловах самок, соотношение полов составило примерно 1.7:1, достоверность отличий данного распределения от теоретического уровня 1:1 подтверждается и статистически ($\chi^2 = 39.32$, $p < 0.001$). Как уже упоминалось, преобладание самок среди крупных камчатских крабов вполне объяснимо: самцы мигрируют на большие глубины после весеннего спаривания, в то время как часть самок остается на мелководье. В то же время ранее было показано, что в прибрежной зоне Баренцева моря соотношение полов *P. camtschaticus*, отловленных при помощи ловушек, подвержено сильным колебаниям в зависимости от глубины (Моисеев, 2006).

Морфометрические показатели крабов, отловленных при помощи ловушек, представлены в табл. 13. Наиболее крупные экземпляры камчатского краба, как самцы, так и самки, были отловлены именно при помощи ловушек с глубин более 50 м. Это еще раз подтверждает неоднородность распределения половозрелых камчатских крабов по глубинам в прибрежье Баренцева моря. Схожая ситуация наблюдалась у берегов Аляски и была обусловлена отличиями в миграционном поведении крабов разных размерных групп (Stone, O'Clair, 1990).

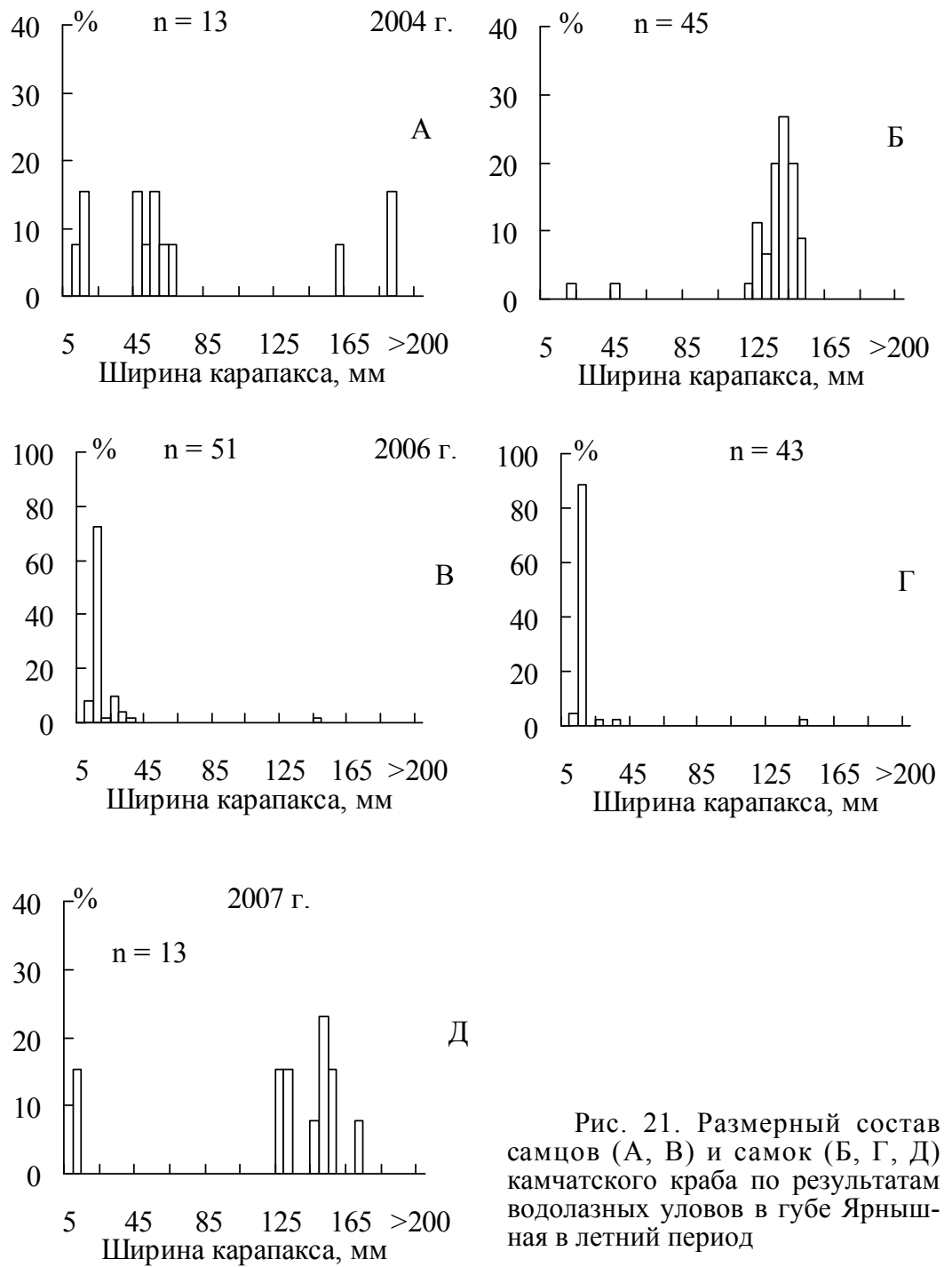


Рис. 21. Размерный состав самцов (А, В) и самок (Б, Г, Д) камчатского краба по результатам водолазных уловов в губе Ярнышная в летний период

Т а б л и ц а 12

**Морфометрические показатели камчатских крабов,
отловленных при помощи водолазов в губе Ярнышная
в летний период 2002–2007 гг.**

Показатель	Минимум	Максимум	Среднее	SD	SE	Медиана
Самцы						
ШК, мм	8.84	190.20	27.66	39.00	4.84	12.74
ДК, мм	9.00	167.00	26.65	34.17	4.24	13.30
ДМ, мм	5.50	163.80	21.30	34.35	4.36	8.77
ВМ, мм	1.65	44.30	6.11	9.01	1.15	2.80
ПКД, мм	5.00	77.20	12.24	13.59	1.71	7.30
ПКВ, мм	3.00	56.60	8.09	9.98	1.26	4.53
Масса, г	0.55	4020.00	200.58	756.91	93.88	1.40
Самки						
ШК, мм	9.00	170.00	81.59	62.12	6.09	122.25
ДК, мм	9.42	155.00	76.22	56.86	5.58	113.45
ДМ, мм	4.69	111.50	51.52	43.00	4.64	28.80
ВМ, мм	1.52	33.00	14.83	12.11	1.31	12.25
ПКД, мм	3.73	58.50	29.46	20.25	2.12	43.50
ПКВ, мм	2.80	41.80	20.72	14.75	1.55	31.00
Масса, г	0.52	2767.00	834.64	785.29	77.00	1168.50

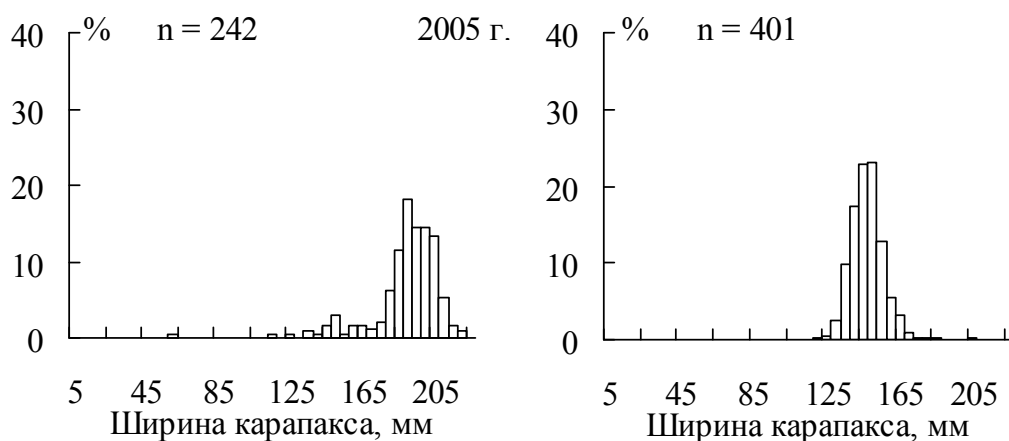


Рис. 22. Размерный состав камчатского краба из ловушек в губе Ярнышная в летний период 2005 г. Справа – самцы, слева – самки

Морфометрические показатели камчатских крабов из ловушечных уловов в губе Ярнышная в летний период 2002–2007 гг.

Показатель	Минимум	Максимум	Среднее	SD	SE	Медиана
Самцы						
ШК, мм	56.30	222.40	187.32	19.21	1.24	190.55
ДК, мм	54.30	185.50	159.97	15.51	1.00	162.45
ДМ, мм	45.50	186.00	153.08	18.16	1.17	156.80
ВМ, мм	10.00	70.00	41.91	5.83	0.38	43.00
ПКД, мм	29.50	138.40	116.17	12.48	0.82	118.00
ПКВ, мм	10.60	73.60	53.28	7.08	0.46	54.40
Масса, г	112.00	5686.00	3580.91	883.16	57.13	3710.00
Самки						
ШК, мм	119.20	203.20	145.24	9.25	0.46	144.50
ДК, мм	113.10	171.40	133.86	8.33	0.42	133.30
ДМ, мм	60.50	167.60	97.32	8.17	0.41	97.30
ВМ, мм	20.70	45.20	28.33	2.68	0.13	28.20
ПКД, мм	41.40	124.00	84.35	6.82	0.35	84.90
ПКВ, мм	13.10	57.90	35.51	4.10	0.21	35.80
Масса, г	905.00	4124.00	1681.22	334.64	16.71	1669.00

Линейные зависимости между основными размерными показателями камчатского краба в губе Ярнышная следующие:

Самцы

$$\begin{aligned} \text{ДК} &= 0.8332 \text{ ШК} + 3.8373 & R^2 &= 0.993, n = 307 \\ \text{ШК} &= 1.1918 \text{ ДК} - 3.4954 & R^2 &= 0.993, n = 307 \\ \text{ДМ} &= 0.8289 \text{ ШК} - 2.07343 & R^2 &= 0.9836, n = 304 \\ \text{ШК} &= 1.1866 \text{ ДМ} + 5.0017 & R^2 &= 0.9836, n = 304 \\ \text{ДМ} &= 0.9886 \text{ ДК} - 5.0536 & R^2 &= 0.9786, n = 304 \\ \text{ДК} &= 0.9899 \text{ ДМ} + 7.8439 & R^2 &= 0.9786, n = 304 \end{aligned}$$

Самки

$$\begin{aligned} \text{ДК} &= 0.9071 \text{ ШК} + 2.1396 & R^2 &= 0.9927, n = 505 \\ \text{ШК} &= 1.0943 \text{ ДК} - 1.3703 & R^2 &= 0.9927, n = 505 \\ \text{ДМ} &= 0.6627 \text{ ШК} + 1.2159 & R^2 &= 0.9535, n = 482 \\ \text{ШК} &= 1.439 \text{ ДМ} + 4.4176 & R^2 &= 0.9535, n = 482 \\ \text{ДМ} &= 0.7277 \text{ ДК} + 0.0235 & R^2 &= 0.9519, n = 482 \\ \text{ДК} &= 1.3081 \text{ ДМ} + 5.8604 & R^2 &= 0.9519, n = 482, \end{aligned}$$

где ШК – ширина карапакса, ДК – длина карапакса, ДМ – длина меруса III правого перепопода.

Зависимость массы (W , г) от ширины карапакса (L , мм) у камчатского краба из губы Ярнышная подобна той, которая была установлена для *P. camtschaticus* в губе Дальнезеленецкая:

$$W = 0.001 L^{2.8907} \quad (R^2 = 0.9959, n = 252) \text{ для самцов,}$$

$$W = 0.0011 L^{2.8639} \quad (R^2 = 0.9910, n = 329) \text{ для самок.}$$

С целью установления длины карапакса, при которой наступает половозрелость самцов *P. camtschaticus* в губе Ярнышная, нами определены уравнения роста высоты правой клешни по отношению к длине карапакса у заведомо неполовозрелых самцов камчатского краба и заведомо половозрелых особей. Полученные зависимости представлены на рис. 23. Исходя из уравнений, половозрелость наступает при длине карапакса 85.2 мм, что соответствует ширине карапакса 98.0 мм. Этот показатель несколько превышает уровень, отмеченный для губы Дальнезеленецкая, несмотря на близость районов исследований. Подобную ситуацию наблюдали и при изучении популяционных характеристик камчатского краба на Аляске (Somerton, 1980). Известно, что расчетные показатели половозрелости самцов могут испытывать значительные колебания в зависимости от года исследования и гидрологических особенностей района (Tyler, Kruse, 1996).

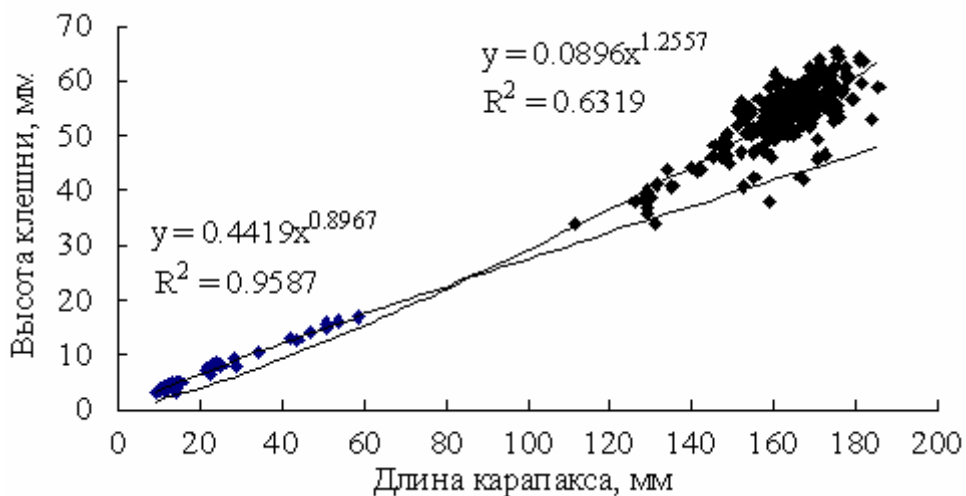


Рис. 23. Кривая роста правой клешни камчатского краба по мере увеличения ширины карапакса у заведомо неполовозрелых (ширина карапакса < 80 мм) и половозрелых (ширина карапакса > 150 мм) самцов в губе Ярнышная

Минимальный размер икринной самки, отловленной в губе Ярнышная, составил 120.7 мм по ширине карапакса, что не позволяет определить размер 50 %-й морфометрической половозрелости.

Соотношение в уловах самок, несущих икру разных стадий зрелости, представлено на рис. 24. В водолазных уловах преобладали самки с икрой первой стадии зрелости, как это наблюдалось в губе Дальнезеленецкая. В ловушечных уловах более часто встречались самки с бурой икрой. Объясняется это тем, что ловушечные сборы охватывали и осенний период, когда доля самок с икрой поздних стадий зрелости повышается (Кузьмин, Гудимова, 2002).

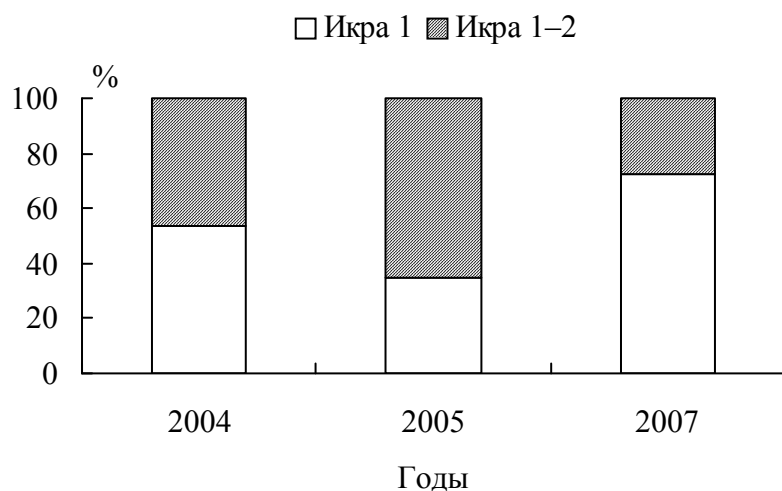


Рис. 24. Частота встречаемости самок камчатского краба с наружной икрой разных стадий зрелости в губе Ярнышная по данным водолазных (2004 и 2007 гг.) и ловушечных уловов (2005 г.)

Наиболее часто в водолазных уловах отмечались крабы 2-й стадии линьки. Особи 3-й ранней стадии отмечены только в 2004 г. (две самки с шириной карапакса 130.4 и 138.8 мм). В ловушечных уловах у половозрелых особей крабы 3-й ранней стадии линьки встречались только среди самцов, их доля составила 15.2 %. Достоверных отличий в размерах крабов 2- и 3-й ранней стадии линьки обнаружено не было: средняя ширина карапакса первых составила 187.3 ± 19.2 мм, вторых – 188.0 ± 15.4 мм ($p = 0.944$). Наши данные соответствуют установленным ранее закономерностям по результатам траловых съемок в сентябре 2000 г. (Kuzmin, Sundet, 2000).

Уровень травматизма конечностей неполовозрелых самцов *P. camtschaticus* в губе Ярнышная составил за период исследований 30.0 %. Этот показатель статистически не отличался от уровня аутоомии неполовозрелых самок (23.8 %, $\chi^2 = 2.98$, $p = 0.089$). Говорить об отличиях уровней травматизма половозрелых самцов и самок камчатского краба, отловленных при помощи водолазов, не приходится из-за малого объема выборки. Однако, можно сопоставить травмированность крабов из ловушечных сборов. Частота встречаемости травмированных ног у самцов составила 13.3 %, у самок – 31.2 %. Наблюдаемые уровни отличаются достоверно: $\chi^2 = 25.13$, $p < 0.001$. Такой же результат был отмечен и для крабов из губы Дальнезеленецкая. Общий уровень травматизма конечностей *P. camtschaticus* из водолазных сборов в губе Ярнышная составил 42.8 %. Данный показатель достоверно не отличается от аналогичного уровня травматизма, отмеченного для краба в губе Дальнезеленецкая ($\chi^2 = 0.35$, $p = 0.554$). Этот результат вполне объясним, поскольку губа Ярнышная также подвержена высокому антропогенному воздействию со стороны нелегального промысла.

Асимметрия распределения конечностей у камчатских крабов, отловленных при помощи водолазов, показана на рис. 25. Хорошо заметна более высокая травмированность конечностей правой стороны тела по сравнению с левой. В основном это касается правой клешни самок, частота потерь которой была достоверно более высокой по сравнению с левой ($\chi^2 = 7.22$, $p = 0.007$); у самцов статистических отличий в травмированности клешней установить не удалось. Более частые потери правой клешни по сравнению с левой вполне объяснимы, поскольку именно правая клешня имеет больший размер, и используется крабом как рабочая. Соответственно, она чаще подвергается механическому воздействию и чаще травмируется. Потери клешней могут иметь негативные последствия для популяции крабов, поскольку снижают репродуктивные способности самцов, которые при спаривании в течение нескольких суток удерживают самку в позе “рукопожатия”. Осложняется ситуация еще и тем, что для восстановления конечности до нормального размера крабам-литодидам требуется 6–7 линек (Лысенко и др., 2000; Лысенко, Селин, 2001; Кузьмин, Гудимова, 2002). Этим камчатский краб отличается от некоторых других видов крабов, которым требуется не более трех линек до восстановления клешни до нормального размера, причем после первой же линьки восстановленная конечность по длине лишь на 25 % уступает нормальной (Brock,

Smith, 1998). Учитывая, что крупные самцы камчатского краба линяют довольно редко, сложно предположить, что они могут восстановить утраченную клешню до нормального размера.

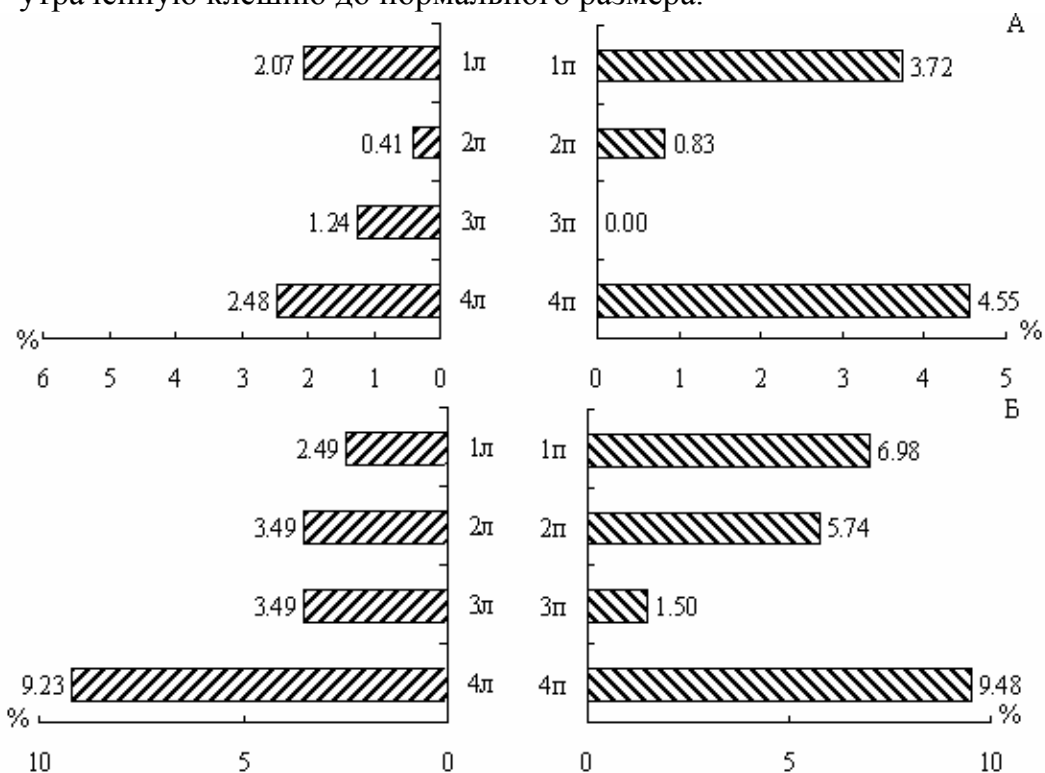


Рис. 25. Количество поврежденных ног (ось абсцисс) у неполовозрелых самцов (А) и самок (Б) камчатских крабов в губе Ярнышная по результатам ловушечных сборов 2005 г. Цифры указывают порядковый номер конечности (л – левая, п – правая сторона тела)

Губа Долгая. Размерный состав уловов камчатского краба в 2005 и 2006 гг. представлен на рис. 26.

Соотношение самцов и самок у неполовозрелых особей достоверно не отличалось от теоретического – 1:1 как у крабов, отловленных при помощи водолазов ($\chi^2 = 0.007$, $p = 0.754$), так и у особей, пойманных ловушками ($\chi^2 = 1.04$, $p = 0.233$). Это касается и половозрелых крабов, отловленных с небольших глубин водолазами ($\chi^2 = 0.86$, $p = 0.258$). Говорить о соотношении полов крупных особей *Paralithodes camtschaticus* в ловушечных уловах ввиду небольшого количества крабов ($n = 14$) довольно сложно.

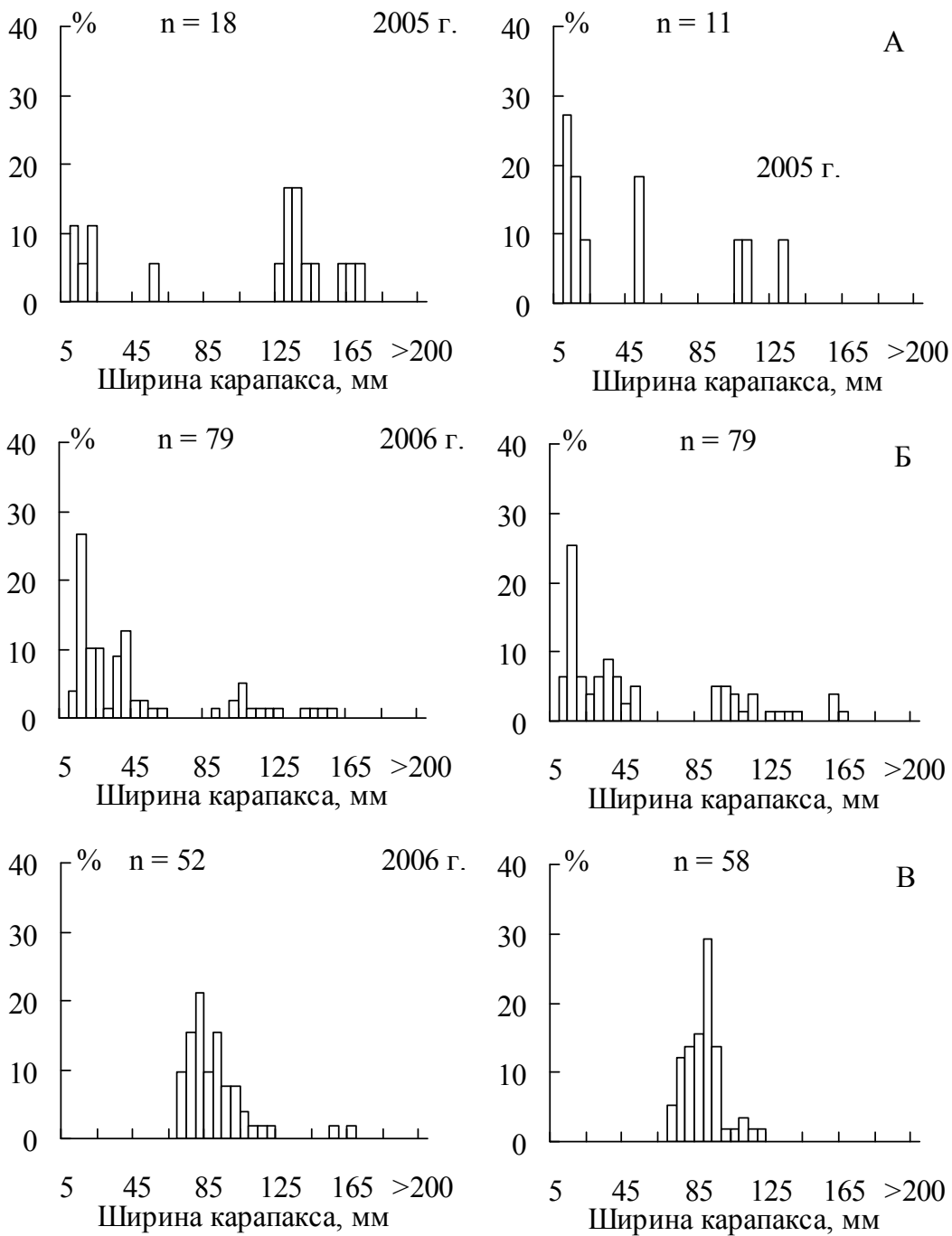


Рис. 26. Размерный состав водолазных (А, Б) и ловушечных (В) уловов камчатского краба в губе Долгая в летний период 2005–2006 гг. Справа – самцы, слева – самки

Морфометрические показатели крабов представлены в табл. 14. По размерным показателям самцы и самки в губе Долгая довольно сходны, статистический анализ не выявил достоверных отличий в ширине карапакса особей разного пола ($p = 0.947$), в отличие от других районов. Вероятно, определенное влияние на такую равномерную структуру популяции оказывают гидрологические условия. Известно, что в губе Долгая диапазон глубин широк (до 98 м; Анисимова, Фролова, 1994), а как уже отмечалось, распределение крабов разных размерных групп может сильно варьировать по глубинам (Моисеев, 2006).

Т а б л и ц а 14

Морфометрические показатели камчатских крабов в губе Долгая в летний период 2005–2006 гг.

Показатель	Минимум	Максимум	Среднее	SD	SE	Медиана
Самцы						
ШК, мм	6.10	166.00	64.57	44.32	3.63	70.00
ДК, мм	6.32	144.00	59.30	38.46	3.15	65.10
ДМ, мм	3.13	149.50	52.18	37.47	3.25	53.30
ВМ, мм	1.29	38.50	13.24	9.29	0.81	14.10
ПКД, мм	2.27	67.00	24.96	16.04	1.40	26.65
ПКВ, мм	2.63	51.40	17.91	12.21	1.06	17.65
Масса, г	0.14	2430.00	350.25	522.14	43.66	184.00
Самки						
ШК, мм	5.90	161.00	63.78	40.03	3.29	75.25
ДК, мм	6.50	155.10	59.54	36.31	2.99	71.15
ДМ, мм	4.52	103.40	45.47	29.06	2.54	54.00
ВМ, мм	1.30	32.10	11.87	7.81	0.68	14.10
ПКД, мм	4.11	54.80	25.65	13.38	1.16	29.75
ПКВ, мм	2.50	40.00	17.91	9.83	0.85	19.70
Масса, г	0.07	2360.00	336.70	446.59	37.22	271.00

Линейные зависимости между основными размерными показателями камчатского краба в губе Долгая следующие:

Самцы

$$\begin{aligned}
 \text{ДК} &= 0.8667 \text{ ШК} + 3.3376 & R^2 &= 0.9973, n = 149 \\
 \text{ШК} &= 1.1507 \text{ ДК} - 3.6677 & R^2 &= 0.9973, n = 149 \\
 \text{ДМ} &= 0.845 \text{ ШК} - 3.2703 & R^2 &= 0.9892, n = 133 \\
 \text{ШК} &= 1.1706 \text{ ДМ} + 4.538 & R^2 &= 0.9892, n = 133 \\
 \text{ДМ} &= 0.9725 \text{ ДК} - 6.3777 & R^2 &= 0.9861, n = 133 \\
 \text{ДК} &= 1.0139 \text{ ДМ} + 7.3061 & R^2 &= 0.9861, n = 133
 \end{aligned}$$

Самки

$$\begin{array}{ll}
 \text{ДК} = 0.9058 \text{ ШК} + 1.7685 & R^2 = 0.997, n = 148 \\
 \text{ШК} = 1.1006 \text{ ДК} - 1.7529 & R^2 = 0.997, n = 148 \\
 \text{ДМ} = 0.7206 \text{ ШК} + 1.2184 & R^2 = 0.9777, n = 131 \\
 \text{ШК} = 1.3568 \text{ ДМ} - 0.284 & R^2 = 0.9535, n = 131 \\
 \text{ДМ} = 0.7933 \text{ ДК} - 0.1385 & R^2 = 0.9767, n = 131 \\
 \text{ДК} = 1.2312 \text{ ДМ} + 1.5099 & R^2 = 0.9767, n = 131,
 \end{array}$$

где ШК – ширина карапакса, ДК – длина карапакса, ДМ – длина меруса III правого перепопода.

Зависимость массы (W, г) от ширины карапакса (L, мм) у камчатского краба из губы Долгая несколько отличаются от той, которая была установлена для *P. camtschaticus* в губах Дальнезеленецкая и Ярнышная:

$$\begin{array}{l}
 W = 0.0008 L^{2.9559} (R^2 = 0.9984, n = 77) \text{ для самцов,} \\
 W = 0.0007 L^{2.9778} (R^2 = 0.9938, n = 81) \text{ для самок.}
 \end{array}$$

Вероятно, определенное влияние на различия оказывает сравнительно малый объем проанализированных крабов, хотя по гидрологическим условиями губа Долгая отличается от предыдущих районов (Анисимова, Фролова, 1994).

В целом, если сравнивать размерно-весовые зависимости для камчатского краба на исследованных нами акваториях и данные, которые имеются для некоторых районов Аляски, можно отметить достаточно высокий уровень сходства (табл. 15)

Т а б л и ц а 15

Зависимость массы тела (W, г) от длины карапакса (L, мм) у самцов камчатского краба из районов Восточного Мурмана и Аляски

Район	Уравнение	Литературный источник
О. Кодьяк, Аляска	$W = 0.0004 L^{3.16}$	Blau, 1986
Восточная часть Берингова моря	$W = 0.0004 L^{3.1194}$	Otto, 1986
Губа Дальнезеленецкая	$W = 0.0005 L^{3.0932}$	Наши данные
Губа Ярнышная	$W = 0.0005 L^{3.1166}$	Наши данные
Губа Долгая	$W = 0.0004 L^{3.1653}$	Наши данные

Поскольку количество крупных самцов, проанализированных из губы Долгая было невелико, рассчитать длину (ширину) карапакса,

при которой наступает половозрелость, не удалось. Однако выборка крабов включала в себя самок с шириной карапакса 100–120 мм, что позволило провести грубый подсчет наступления 50 %-й морфометрической половозрелости с использованием уравнения логистического вида.

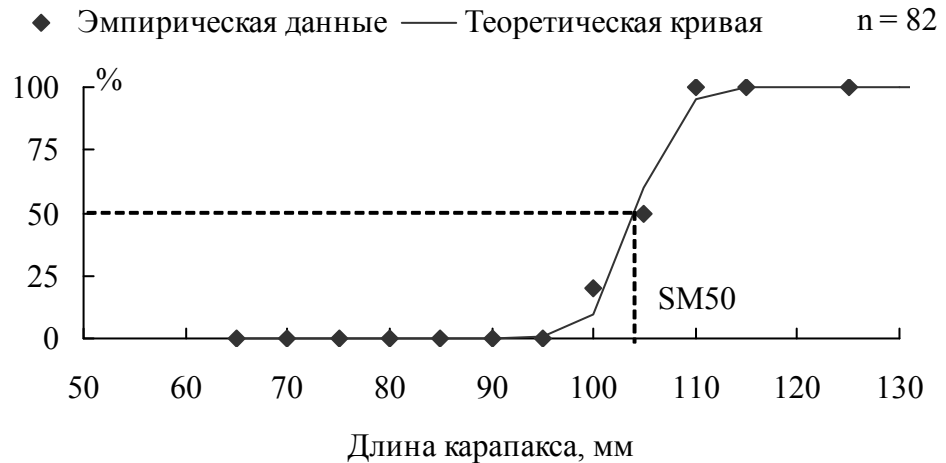


Рис. 27. Зависимость численности самок камчатского краба с наружной икрой от длины карапакса особей и размер 50 %-й половозрелости (SM50) в губе Долгая

Доля самок с наружной икрой в зависимости от длины карапакса особей представлена на рис. 27. Согласно расчетам, 50 %-я морфометрическая половозрелость для самок камчатского краба в губе Долгая составляет 104.2 мм по длине карапакса, что соответствует ширине карапакса 112.9 мм. Полученная величина ниже той, которую приводит С.А.Кузьмин для самок камчатского краба Баренцева моря (Kuzmin et al., 1996; Кузьмин, Гудимова, 2002), однако превышает аналогичную величину, отмеченную для *P. camtschaticus* в других районах его обитания. Например, в Беринговом море длина карапакса, при которой 50 % самок достигают половой зрелости, варьирует в очень широких пределах – от 86 до 102 мм (Weber, 1967; Macintosh et al., 1979; King and Tanner crab ..., 1980; Somerton, 1980; Pengilly et al., 2002). В заливе Анива размер 50 %-й морфометрической половозрелости составлял 120 мм по ширине карапакса (Клитин, 2003), а у самок Западно-Камчатского шельфа – 89 мм (Лысенко, Гайдаев, 2005). Известно, что 50 %-я морфометрическая половозрелость у самок камчатского краба варьирует

в зависимости от популяции и года исследований, и во многом определяется гидрологическими условиями района (Blau, 1990). В целом же пространственная вариабельность размеров наступления половозрелости самок была отмечена и для других видов крабов, в частности *Lithodes santolla* (Bertuche et al., 1985), *Paralomis spinosissima* (Otto, Macintosh, 1996) и *Chionoecetes bairdi* (Otto, Pengilly, 2002).

Известно, что в Баренцевом море самки достигают половозрелости при ширине карапакса 110–130 мм (Кузьмин, Гудимова, 2002; Матюшкин, 2003б). Наблюдаемые различия от приведенных ранее данных можно объяснить отличием температурных условий акваторий: большая часть ранних исследований была проведена на Западном Мурмане, где температура воды отличается от Восточного Мурмана. Ранее в ходе экспериментальных работ было показано, что в зависимости от температуры воды могут изменяться как сроки нереста и последующей линьки, так и темпы роста самок камчатского краба (Shirley et al., 1990).

Крабы 2-й стадии линьки преобладали в уловах в губе Долгая (97.3 %). Недавно линявшие особи (1-я стадия линьки) были отмечены только среди неполовозрелых крабов, а особи 3-й ранней и 3-й поздней стадии линьки отмечены среди крупных самцов. Наблюдаемая картина соответствует данным, отмеченным выше для губ Дальнезеленецкая и Ярнышная.

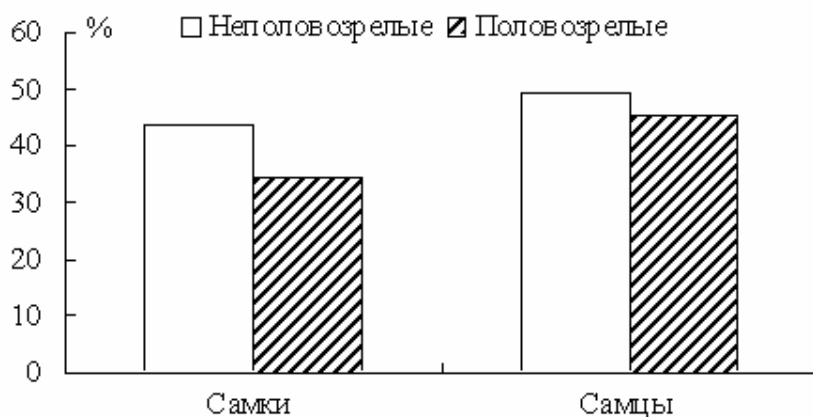


Рис. 28. Травмированность половозрелых и неполовозрелых крабов в губе Долгая

Общий уровень травматизма конечностей камчатского краба в губе Долгая был достаточно высок (46.8 %). Этот уровень достоверно не отличался от аналогичных показателей, отмеченных в губах Дальнезе-

ленецкая ($\chi^2 = 0.088$, $p = 0.767$) и Ярнышная ($\chi^2 = 0.527$, $p = 0.477$). Травмированность половозрелых и неполовозрелых особей была очень близкой (рис. 28) и достоверно не отличалась как в целом, так и у самцов и самок в отдельности ($\chi^2 = 0.088-0.527$, $p = 0.860-0.968$). Как уже отмечалось выше, причиной высокого уровня травматизма мелких особей обычно является пресс хищников (Соколов, Милютин, 2006а). Для более крупных особей большее значение имеет промысел. Скорее всего, в губе Долгая оба фактора оказывают влияние на популяцию краба. Несмотря на меньшую доступность данной акватории для нелегального промысла, можно отметить достаточно высокую нагрузку со стороны водолазов-любителей. Так, во время работ в губе Долгая в 2006 г., автор наблюдал суда с туристами-подводниками, целью которых являлся лов гребешка и камчатского краба.

2.2. Биологическая характеристика камчатского краба на мелководье Кольского залива

Камчатские крабы на мелководьях южного и среднего колена Кольского залива в течение всего года существуют в условиях щадящего температурного режима. В местах обитания крабов температура придонного слоя воды составляла в летний и осенний гидрологические периоды 7–11 °С, в зимний и весенний – 3–4 °С, с кратковременным понижением температуры воды в марте или апреле до 2 °С. В течение года соленость воды в районах исследования слабо варьировала, достигая при отливах 31–33 ‰ на глубине 6–7 м, а во время приливов 32–33 ‰ на глубине 3–4 м.

Распространение сеголетков камчатского краба с шириной карапакса 3–7 мм на мелководье среднего колена Кольского залива было приурочено к зарослям красных водорослей *Odontalia dentata*, *Phycodris rubens* и поясу водорослей *Laminaria saccharina* и *Desmarestia aculeata*, в южном колене – к биотопам илисто-песчаных грунтов.

Неполовозрелые камчатские крабы с шириной карапакса от 15 до 120 мм наиболее широко распространены в Кольском заливе от нижнего горизонта литорали до глубины 25–26 м. Здесь они обитают круглый год, совершая, в зависимости от возраста, более-менее протяженные миграции вдоль берега. В Кольском заливе преобладающий

тип грунта – илистый песок (Дерюгин, 1915), на его долю приходится 80–90 % площади дна мелководья. Тем не менее, неполовозрелые *Paralithodes camtschaticus* были отмечены в самых различных биотопах, разнообразие которых постепенно уменьшается в направлении от открытой части к куту залива. В губе Ретинская – это нижний горизонт каменистой литорали, пояс ламинариевых водорослей, вертикальная скала, валунный свал под скалой, илисто-песчаный грунт с отдельными камнями и валунами. В губе Белокаменная – стенка пирса, затопленные суда, валунный свал искусственного происхождения на границе с литоралью, илисто-песчаное дно. В районе пос. Мишуково – илисто-песчаное дно, стенка пирса, нижний горизонт каменистой литорали, пос. Абрам-Мыс – илисто-песчаное дно, строительный мусор (плиты). В районе пирса молодь крабов регистрировали постоянно. Миграции на литораль, по-видимому, связаны пищевой активностью молоди краба.

Прослеживается определенная тенденция смещения на глубину верхней границы встречаемости молоди крабов в направлении с севера на юг. В южном колене залива в районе пос. Абрам-Мыс крабы не встречались глубже 6–7 м. Здесь на вертикальное распределение крабов влияет верхний слой распресненной воды с соленостью 7–30 ‰, толщина которого в разные сезоны ориентировочно составляет 4–6 м.

При анализе пространственного распределения молодых крабов вдоль залива отмечено, что на юге исследуемого района, как правило, встречается ранняя молодь камчатского краба, а севернее – самые разные категории молоди. Однако, по устным сообщениям рыбаков, более крупные особи краба (подростки с шириной карапакса более 70 мм) были отмечены и в южном колене залива, как в районе пос. Мишуково, так и в районе пос. Абрам-Мыс. Пока самым южным местом обитания крабов является район пос. Абрам-Мыс, расположенный напротив центра г. Мурманска.

Взрослые камчатские крабы обитают на мелководьях в среднем колене залива в весенне-летний период (с марта по июль–август). Они отмечены с глубины 6 м в биотопах илисто-песчаных грунтов и зарослях ламинариевых водорослей, чаще и в больших количествах с 12 м. Самое южное нахождение размножающихся особей камчатского краба было отмечено в марте в среднем колене залива в районе губы Белокаменная на глубине 17 м.

Плотность поселения мальков крабов в поясе водорослей примерно составляла 2 экз/м² при проективном покрытии макрофитов не более 10 %. Плотность более крупных особей *P. camtschaticus* на полигонах варьировала в широких пределах из-за постоянного перемещения крабов вдоль берега. Однако в целом отмечена тенденция постепенного снижения плотности поселения молодежи крабов в направлении с севера на юг (рис. 29). Она связана, скорее всего, с уменьшением доли естественных твердых субстратов, более благоприятных для молодежи *P. camtschaticus* в качестве источников укрытий и пищи в направлении к куту залива.

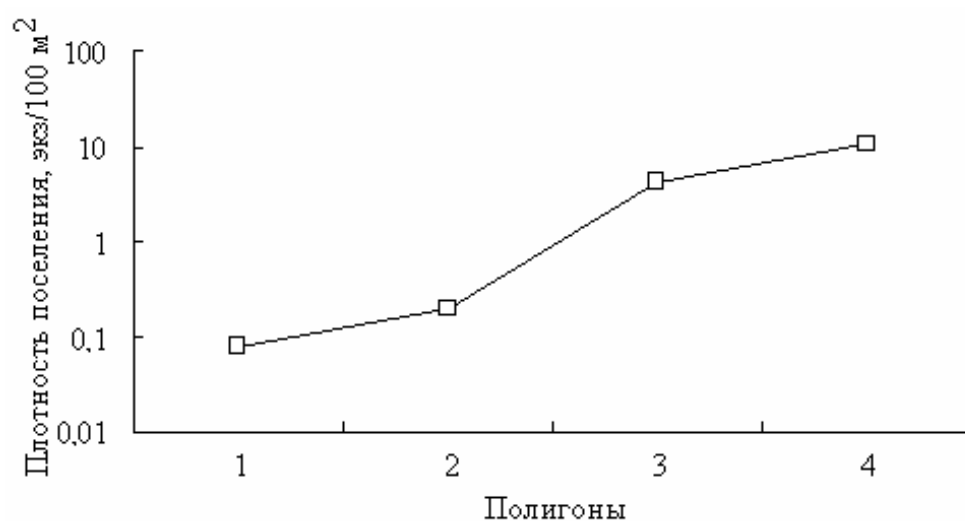


Рис. 29. Пространственное распределение плотности поселения неполовозрелых камчатских крабов в Кольском заливе в 2005–2006 гг.:

1 – пос. Абрам-Мыс, 2 – пос. Мишуково, 3 – губа Белокаменная, 4 – губа Ретинская

В 2005–2006 годах наиболее плотные поселения образовывали особи поколения 2004 г. Для этих крабов было характерно как случайное, так и агрегированное распределение, причем оба вида распределения по времени часто совпадали. Скопления молодежи имели слабо выраженный “ленточный” характер или имели вид локальных пятен. В ленточных скоплениях средняя плотность поселения составляла 1–2 экз/м², а максимальная – 2–7 экз/м². Численность в скоплении могла достигать нескольких тысяч или десятков тысяч особей. В небольших локальных пятнах на скалах, валуннике и стенах пирсов максимальная плотность достигала 6–14 экз/м². Более крупные особи молодых *P. cam-*

tschaticus образовывали локальные скопления вблизи пирсов только в среднем колене залива (губа Белокаменная). За время исследований массовые поселения крабов с шириной карапакса более 70 мм отмечались в осенний период. В скоплениях плотность крабов-подростков с шириной карапакса более 70 мм достигала 0.5 экз/м², иногда – 3 экз/м².

По результатам исследований 2003 г. в прибрежье Мурмана, средняя плотность поселения молоди крабов в северном колене залива составляла примерно 5 экз/100 м² (Соколов, Милютин, 2006б). Эти данные соответствуют общей тенденции увеличения обилия крабов в направлении от кута к открытой части залива.

Четкой зависимости плотности поселения молодых камчатских крабов от вида биотопа не выявлено.

Средняя численность молоди краба в Кольском заливе – 80 тыс. особей. В течение года она варьировала от 30 тыс. до 200 тыс. особей.

Главная особенность распределения молоди крабов в среднем и южном коленах залива – приуроченность к узкой мелководной зоне сублиторали, где сконцентрированы основные поселения, и снижение численности по направлению к куту залива. Поселения молоди динамичны во времени и пространстве. Другая особенность распределения неполовозрелых особей краба заключается в их миграции на литораль во время приливов, где они кормятся. В этом отношении поведение крабов сходно с поведением бентоядных рыб-кочевников – камбаловых, бельдюг, керчаковых (Зенкевич, 1977).

В распределении взрослых камчатских крабов прослеживается та же тенденция сокращения численности в направлении с севера на юг. На севере среднего колена залива плотность поселения составляла единицы на сотни квадратных метров, на юге плотность была на порядок ниже – единицы на несколько тысяч квадратных метров.

Из особенностей поведения крабов в Кольском заливе следует отметить явление двигательной диапаузы, сопровождавшееся закапыванием в илисто-песчаный грунт. Неполовозрелых крабов с шириной карапакса 15–20 мм в течение 2005–2006 гг. на полигоне у Абрам-Мыса неоднократно находили закопавшимися в илистый песок. В октябре 2004 г. в губе Ретинская были обнаружены небольшие группы крабов-подростков с шириной карапакса 100–120 мм, наполовину погруженные в грунт. На ровной поверхности грунта крабы закапывались в горизонтальном положении, а вплотную с валунами – в вертикальном (над песком на треть возвышалась передняя часть головогруды).

Сходное поведение наблюдали у половозрелых самок с икрой из губы Ура, а также у волосатого краба из Северной Пацифики (Переладов, 1999, 2003).

Размерно-возрастная структура популяции камчатского краба зависит от успешного пополнения молодь, которое в свою очередь определяется условиями окружающей среды. Появление урожайных поколений, которые в будущем сформируют промысловые стада краба, обусловлено сочетанием благоприятных факторов (температурные условия, наличие пищи для планктонных личинок, укрытий для мальков, отсутствие пресса хищников и т. п.). Пополнение популяции молодь краба в заливе происходит неравномерно: урожайные поколения чередуются с неурожайными.

За время исследований на мелководье в среднем и южном коленах Кольского залива были обнаружены крабы практически всех размеров, от сеголеток до половозрелых особей обоих полов. Минимальный размер по ширине карапакса неполовозрелых крабов составил 3.8 мм, максимальный – 120.0 мм. Анализ размерно-возрастной структуры молоди краба показал, что в 2004 г. в Кольском заливе благоприятные условия позволили успешно осесть и выжить большому количеству мальков *P. camtschaticus*. Это поколение в 2005–2006 гг. было представлено особями с шириной карапакса 20–40 мм, которые доминировали по численности среди всех остальных размерных групп крабов, и были широко распространены по всем полигонам (рис. 30). Вторыми по численности были поколения 2001 и 2002 годов с шириной карапакса 80–100 мм. Вероятно, что в 2002–2003 гг. условия для выживания личинок краба были не столь благоприятными, так как в выборке крабов особи этих поколений (с шириной карапакса 50–70 мм) встречались единично.

У взрослых самцов камчатского краба различные размерно-возрастные категории были представлены более полно, чем у самок (рис. 31). Минимальная ширина карапакса самки с икрой составила 118 мм, максимальная – 178 мм. На мелководьях численно преобладали самки с шириной карапакса 130–139 мм. Ширина карапакса взрослых самцов варьировала от 119 до 186 мм.

Соотношение полов у молоди *P. camtschaticus* приблизительно равно. Совместное обитание на мелководьях взрослых самцов и самок после периода размножения прослеживается в течение весеннего и частично летнего периодов (вплоть до июля), однако соотношение полов постепенно изменяется в сторону преобладания самок (рис. 32).

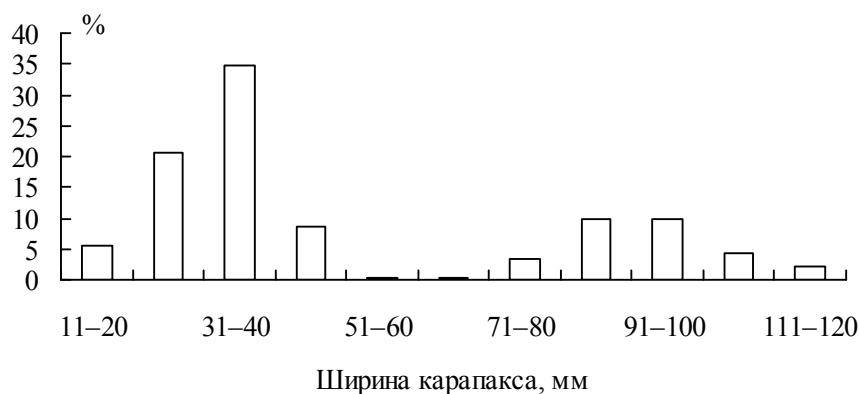


Рис. 30. Размерно-возрастная структура неполовозрелых камчатских крабов в южном и среднем коленах Кольского залива в 2005–2006 гг.

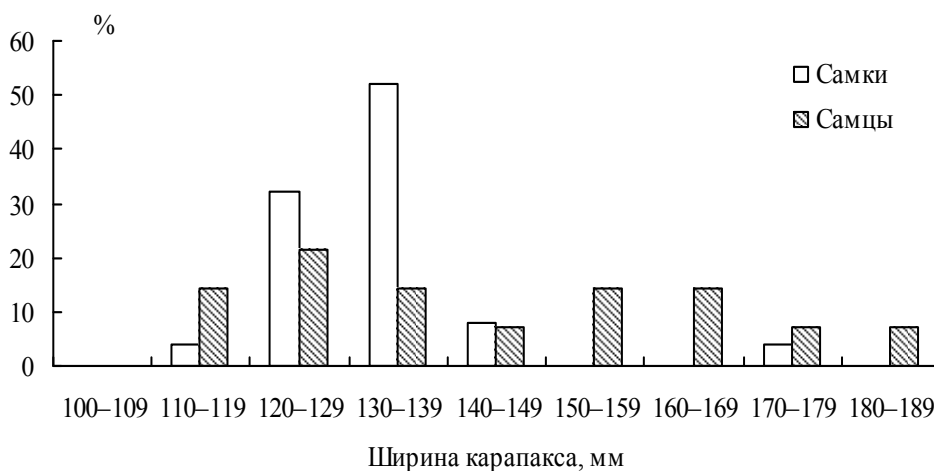


Рис. 31. Размерно-возрастная структура половозрелых камчатских крабов в среднем колене Кольского залива в весенне-летний период 2000–2006 гг.

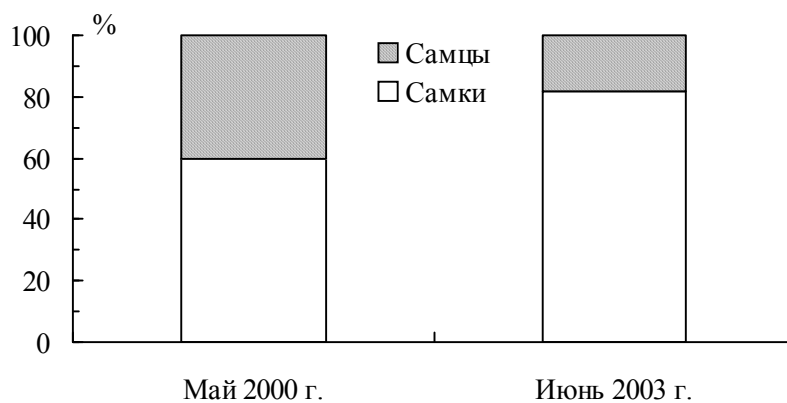


Рис. 32. Соотношение полов у взрослых камчатских крабов на мелководье Кольского залива

Самки камчатского краба в Кольском заливе становятся половозрелыми при достижении 115–125 мм по ширине карапакса, и по данному параметру практически не отличаются от самок из других прибрежных районов Баренцева моря. Периоды массового размножения в заливе варьируют по годам. Периодически наблюдаются условия, препятствующие нормальному протеканию репродуктивного процесса. Вероятная причина этого явления – изменение соотношения полов в период размножения.

В Кольском заливе 50 % самок камчатского краба впервые приступают к размножению при ширине карапакса 115–125 мм. Это утверждение сделано на том основании, что в размерной группе неполовозрелых самок с шириной карапакса 95–115 мм 50 % особей имели увеличенную в различной степени гонаду, цвет которой изменялся от белого или зеленоватого до ярко-фиолетового. Очевидно, что эти самки после следующей линьки примут участие в размножении. После линьки размер впервые нерестящихся самок должен увеличиться примерно на 10–20 мм. Во многих районах Баренцева моря созревание самок краба происходит при достижении ими 110–140 мм по ширине карапакса (Матюшкин, 2003б).

Анализ скорости созревания наружной икры у самок краба в разные годы свидетельствует о варьировании сроков размножения. Созревание наружной икры в 2000 г. происходило быстрее, чем в 2003 г. Кроме того, обнаружены периодические нарушения в протекании репродуктивных процессов, выраженные в явлении яловости половозрелых самок или в малых порциях икры. Яловые самки с шириной карапакса 129–137 мм встречались в 2000 г. Они явно прошли через линьку, имели чистые наружные покровы. Среди остальных особей развитие наружной икры протекало нормально (рис. 33).

В 2005 году (напротив Североморска) была обнаружена самка с шириной карапакса 149 мм и малым количеством отложенной икры первой стадии зрелости, составляющем только треть от нормального объема. Возможно, что наиболее вероятной причиной периодически возникающей яловости самок краба является недостаток самцов в период массового размножения. Отмечено, что в летний период доля самцов в западных районах прибрежья Мурмана, к которым относится и Кольский залив, меньше, чем в районах Восточного Мурмана (Соколов, Милютин, 2006).

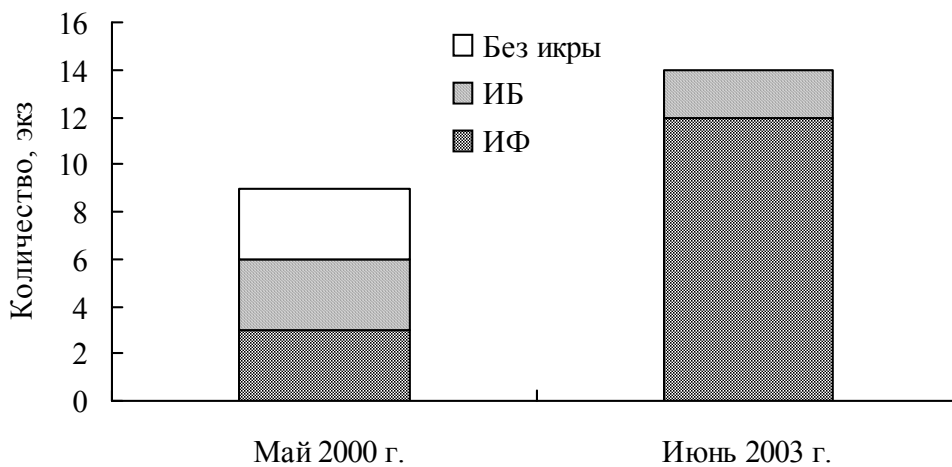


Рис. 33. Соотношение самок разных стадий зрелости на мелководье Кольского залива:

ИФ – икра фиолетовая (первая стадия зрелости), ИБ – икра бурая (переходная стадия)

От количества линек в год и величины прироста за линьку зависит общая скорость линейного и весового роста крабов. Молодь камчатского краба из Кольского залива отличается высокой скоростью годового прироста, более 20 мм в год по ширине карапакса, что может положительно сказаться на мариккультуре этого беспозвоночного в условиях Баренцева моря.

Периоды линьки у молоди камчатского краба, по всей видимости, растянуты во времени и слабо синхронизированы. Неполовозрелые крабы в пред- или послелиночном состоянии встречались в южном и среднем коленах залива практически во все сезоны. Наибольший процент готовящихся к линьке (4-я межлиночная стадия), линяющих или уже перелинявших особей (1-я межлиночная стадия) отмечен в феврале, минимальный – в ноябре (рис. 34). Крабы с состоянием панциря, соответствующим 2-й межлиночной стадии, доминировали в выборках.

У неполовозрелых особей краба зависимость между шириной карапакса (L, мм) и массой тела (W, г) имеет вид

$$W = 0.0017 L^{2.7433} (R^2 = 0.9817) \text{ для самцов и}$$

$$W = 0.0012 L^{2.8355} (R^2 = 0.9847) \text{ для самок.}$$

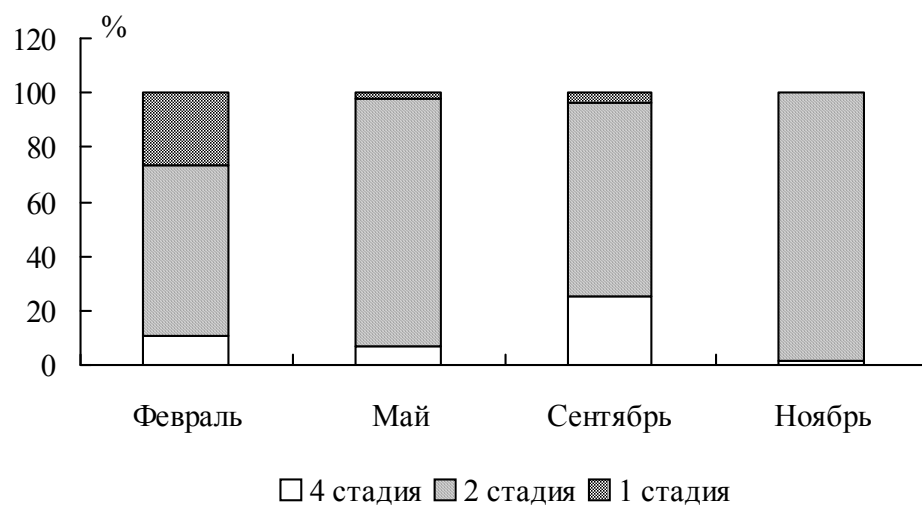


Рис. 34. Соотношение крабов различных межлиночных стадий в разные месяцы

На примере широко распространенных и наиболее многочисленных молодых *P. camtschaticus* поколения 2004 г. определен их линейный прирост в течение года. В целом за 10 мес. эти молодые крабы подросли практически на 20 мм, и увеличение линейных размеров составило примерно 100 % от первоначального. Такой прирост был достигнут крабами за 4 линьки в феврале, в конце апреля или первой половине мая, в июле (предположительно) и октябре.

2.3. Распределение личинок камчатского краба в прибрежье Баренцева моря

В последние годы в связи с успешной интродукцией камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* новым компонентом планктонных сообществ стали личиночные стадии этого вида. В ряде публикаций отражены некоторые закономерности их локализации в прибрежной зоне Баренцева моря (Баканев, 1999, 2003; Ушакова, 1999; Матюшкин, Ушакова, 2003).

В весенний период в прибрежных районах южной части Баренцева моря личинки десятиногих ракообразных во многом определяют качественный состав и количественные характеристики меропланктон-

ных сообществ. Высокие значения плотности популяций отмечаются для личинок северной креветки, а также крабов и крабоидов, среди которых определяющая роль во многом принадлежит ювенильным стадиям камчатского краба.

Надо отметить, что с каждым годом ареал краба увеличивается, и во многом это происходит за счет переноса личинок с течениями. Таким образом, мониторинг планктонных сообществ с акцентом на исследование характера распределения личинок *P. camtschaticus* позволяет отслеживать скорость и характер расселения вида в прибрежье Баренцева моря. Знание количественных особенностей локализации личинок позволяет более точно оценить продуктивность акватории, так как они, являясь потребителями фитопланктона, микрозоопланктона, а также мелких личинок других видов беспозвоночных, составляют основу кормовой базы молоди рыб, в том числе и промысловых. Кроме того, исследование пространственного распределения личинок краба можно использовать при расчете запасов этих ракообразных. В связи с этим в конце весеннего периода 2007 г. в некоторых губах Мурманского побережья (южная часть Баренцева моря) была проведена работа, целью которой было описание возрастной структуры и распределения гемипопуляций личиночных стадий камчатского краба.

Температура поверхностного слоя воды в районе исследования варьировала от 3.4 до 5.8 °С (4.0 ± 0.08 °С), соленость – от 30.1 до 34.2 ‰ (33.3 ± 0.14 ‰), в придонном горизонте температура изменялась в диапазоне от 3.1 до 4.1 °С (3.4 ± 0.03 °С), соленость – от 33.2 до 34.4 ‰ (34.1 ± 0.04 ‰). Показатели солености воды соответствовали средне-многолетним данным, в то время как температура поверхностного и придонного слоев превышала средне-многолетние показатели на 0.5 °С и 0.4 °С, соответственно (Климатический атлас ..., 2004).

В составе ларватона личинки десятиногих ракообразных составляли 4–7 % его общей численности. Наибольшее значение в мезозоопланктоне имели зоэа камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815), раков-отшельников *Pagurus* spp. и краба-паука *Hyas araneus* (L., 1758).

В восточном районе исследованной акватории личинки камчатского краба не встречались, на остальной акватории их обилие изменялось в диапазоне от 14.8 до 43.8 экз/м³. На рисунке 35 представлено распределение массовых личинок десятиногих ракообразных. Числен-

ность зоа раков-отшельников варьировала от 3.7 до 11.2 экз/м³, хиасов – от 4.6 до 11.3 экз/м³. Характерной особенностью распределения ювенильных стадий первых двух таксономических групп было преобладание зоа III, минимальное обилие отмечено для зоа IV *Pagurus* spp. и зоа I *P. camtschaticus*, обилие зоа I и II *H. araneus* было приблизительно одинаковым. Обилие зоа IV камчатского краба возрастало с запада на восток, сходная тенденция была отмечена для личинок раков-отшельников. Остальные возрастные группы *P. camtschaticus* были распределены неравномерно: зоа I концентрировались на периферии исследованной акватории, где их обилие превышало аналогичные показатели центральной части района исследований в 3–4 раза. Напротив, максимальные количества зоа II и III регистрировались в центральной части акватории, превышая минимальные величины в 3 раза. Обилие зоа II *H. araneus* увеличивалось с запада на восток в 3 раза, в то время как численность зоа I была приблизительно одинаковой на всей исследуемой акватории.

В целом ювенильные стадии декапод обеспечивали 0.3–1.4 % суммарного обилия мезозoopланктона. Средние численности зоа *P. camtschaticus*, *Pagurus* spp. и *H. araneus* составили 24.2, 6.4 и 7.5 экз/м³, соответственно. Индексы обилия личинок камчатского краба варьировали от 46 до 81 % в центральном и западном районах, для раков-отшельников и крабов хиасов на всей акватории они составили 8–58 и 18–43 %, соответственно.

Результаты кластерного анализа приведены на рис. 36. Наиболее близки по обилию личинок камчатского краба западный и центральный районы. Наименьшим сходством с другими характеризовалась восточная область района исследования, где ранних стадий развития камчатского краба не зарегистрировано.

Личинки десятиногих ракообразных составляли 8–32 % суммарной биомассы мезозoopланктона. Основной вклад в биомассу ларватона декапод в центральном и западном районах обеспечивали личинки камчатского краба (71–92 %) (табл. 16). В восточном районе доминировали личинки раков-отшельников (60–85 %). Размерные характеристики личинок приведены в табл. 17. Статистически достоверных отличий между длиной тела отдельных стадий изученных таксономических групп не наблюдалось. Соотношение максимальных и минимальных размеров личинок десятиногих ракообразных отличалось в 1.3–1.8 раза.

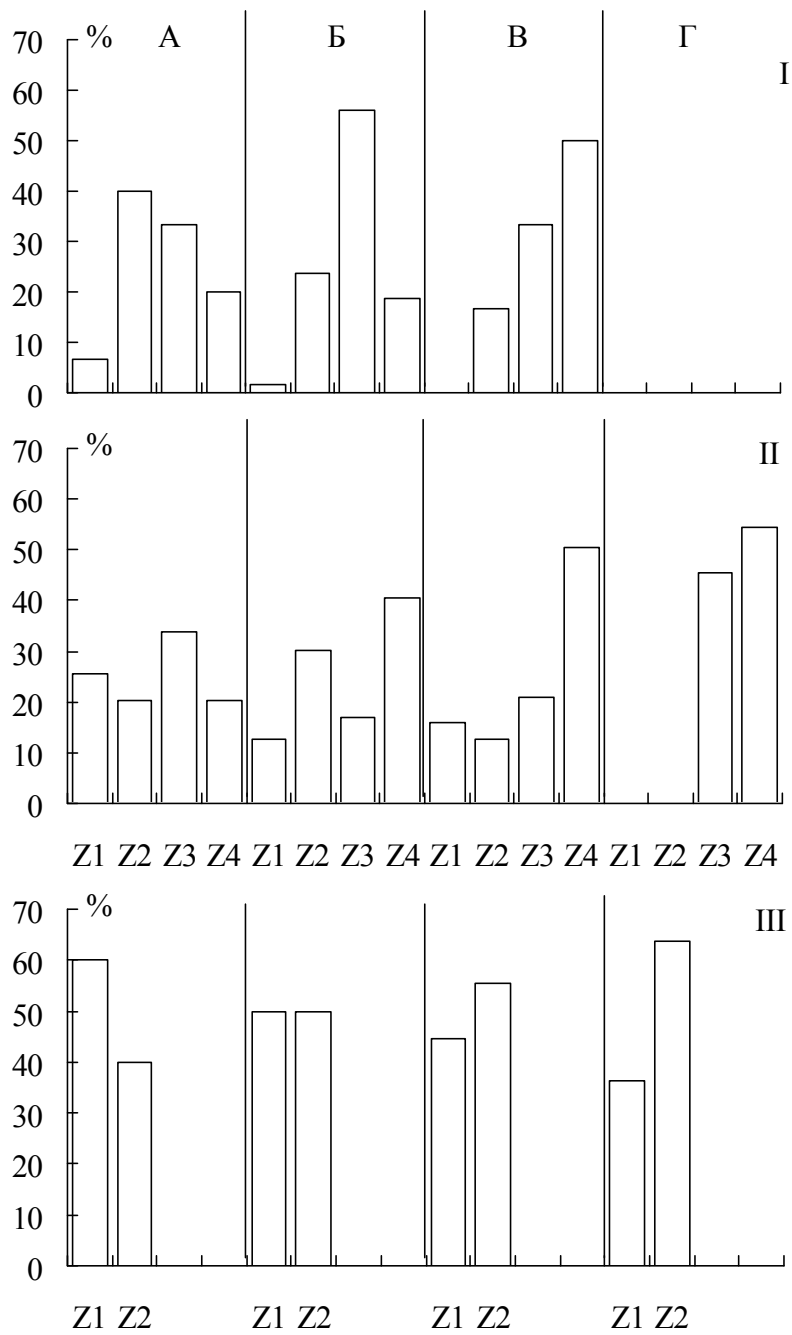


Рис. 35. Популяционная структура личинок массовых десятиногих ракообразных в различных районах исследуемой акватории (см. рис. 3):
 Z1–Z4 – зона I–IV стадий развития; I – *Paralithodes camtschaticus*, II – *Pagurus* spp., III – *Hyas araneus*

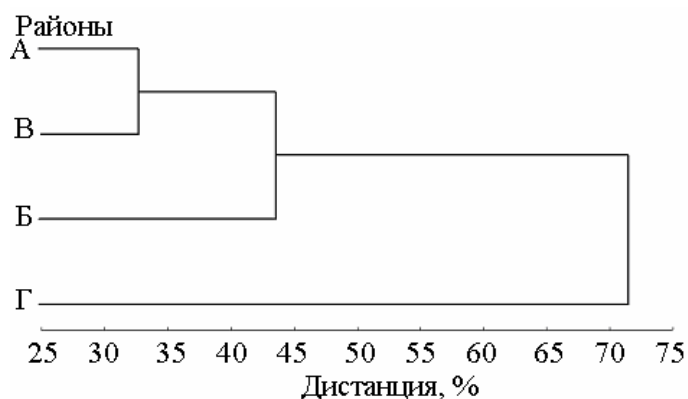


Рис. 36. Дендрограмма сходства станций по численности личинок десятиногих ракообразных в мае–июне 2007 г. в прибрежье Баренцева моря

Т а б л и ц а 16

Биомасса ювенильных стадий (зоэа) Decapoda, мг/м³

Вид	Ст. 13	Ст. 20	Ст. 21	Ст. 24	Ср±SE
<i>Pagurus pubescens</i>	2.2	2.7	4.6	8.6	4.5±1.46
<i>Paralithodes camtschaticus</i>	22.6	75.8	32.5	–	32.7±15.89
<i>Hyas araneus</i>	3.5	4.2	8.8	7.2	5.9±1.24

ПРИМЕЧАНИЕ. Здесь и в табл. 17: Ср±SE – среднее±стандартная ошибка.

Т а б л и ц а 17

Размеры личинок Decapoda в мае–июне 2007 г., мм

Стадия зоэа	Количество особей	Размеры		Ср±SE
		минимум	максимум	
<i>Pagurus spp.</i>				
I	22	3.1	3.3	3.18±0.145
II	47	3.8	4.2	3.74±0.248
III	72	4.8	5.1	4.92±0.231
IV	15	5.6	5.8	5.67±0.159
<i>Paralithodes camtschaticus</i>				
I	13	2.8	3.4	3.26±0.325
II	107	3.5	4.0	3.72±0.255
III	208	4.1	4.4	4.19±0.223
IV	96	4.5	4.8	4.62±0.206
<i>Hyas araneus</i>				
I	84	2.3	2.7	2.53±0.114
II	78	2.8	3.3	3.08±0.233

Согласно данным С.В.Баканева (2003) по результатам исследований 1996–1999 гг., массовый выклев личинок камчатского краба начинается в Баренцевом море в конце марта–начале апреля. Личинки камчатского краба на I стадии развития отмечены в начале апреля в прибрежных районах Варангер-фьорда, Мотовского залива и на Кильдинской банке, их максимальная плотность распределения была отмечена в губе Медвежья (51.7 экз/м^3) и кутовой части Мотовского залива (18.5 экз/м^3). Зоа II в апреле в Варангер-фьорде и на Кильдинской банке встречались редко. Подавляющая масса личинок находилось на I стадии развития. В мае зоа II обнаруживали вдоль всего Мурманского побережья с максимальной плотностью в кутовых частях губ и заливов. С середины мая регистрировали зоа III. Личинки на IV стадии развития не обнаружены. По мере развития относительная биомасса личинок крабов снижается. Однако весной зоа крабов являются важными объектами питания молоди рыб (Ушакова, 1999). Несмотря на это, по нашим данным, доля личинок десятиногих ракообразных в суммарной биомассе мезозоопланктона велика. Приведенный факт свидетельствует о том, что даже в условиях выедания личинками и молодь рыб, гемипопуляции личинок крабов характеризуются высокими показателями обилия. Подобное состояние может иметь место в случае их стабильного пополнения, которое должно обеспечиваться высокой численностью икрыных самок. Наиболее высокие количественные показатели отмечены в мелководных прибрежных районах, например, средняя биомасса личинок камчатского краба в Варангер-фьорде, Мотовском заливе и на Кильдинской банке варьировала от 2 до 45 %, достигая максимальных значений в кутовых частях губ и заливов с глубинами менее 100 м (Баканев, 2003).

На рост и продолжительность личиночного развития *P. camtschaticus* и других декапод сильное влияние оказывают внешние условия, прежде всего температура и соленость воды (Roberts, 1971, 1973; Anger, Nair, 1979; Growth ..., 1992). Постэмбриональное развитие личинок *P. camtschaticus* и *H. araneus* в естественных условиях длится примерно 2–3 мес. (Кузнецов, 1964; Федосеев, Родин, 1986), в лабораторных условиях – 28–35 сут. при температуре 8.0–9.1 °C (Sato, 1958; Nakaniishi, 1987; Larval culture ..., 2002).

Количественные данные по распределению личинок камчатского краба получены для южной части Баренцева моря. В губе Ура в апреле 1997 г. численность зоа I составляла 82.5 экз., в мае – 2.2 экз. в пробе,

в губе Медвежья максимальное обилие этих стадий достигало 8.17 экз/м^3 в апреле (Ушакова, 1999). В планктоне губы Ура первые личинки *P. camtschaticus* появлялись в первой декаде марта. Продолжительность массового выклева личинок камчатского краба составляла примерно 2 мес. – с марта до начала мая (Матюшкин, Ушакова, 2003). Максимум численности личинок краба наблюдается в конце апреля–начале мая ($50\text{--}180 \text{ экз/м}^2$) и практически совпадает с общим пиком численности зоопланктона. В мае в планктоне отмечали зою II (до 0.9 экз/м^3), в июне – зою III ($0.1\text{--}0.4 \text{ экз/м}^3$). Их суммарная плотность в 1999 г. составляла $17.5\text{--}74 \text{ экз/м}^3$ (Баканев, 2001). Для Кольского и Мотовского заливов имеются данные по распределению личинок *H. araneus*, где их численность в мае–июне 1997 г. варьировала от 10 до 170 экз/м^3 , в то время как обилие зоя камчатского краба не превышало 20 экз/м^2 (Тимофеев, 2000).

Приблизительно такие же данные по встречаемости личинок камчатского краба получены для Тихоокеанского региона: в Бристольском заливе они отмечались в период с марта по июль (Otto et al., 1990), в заливе Аук (Аляска) – с апреля по июль (Paul et al., 1989, 1990). Полученные нами средние величины численности личинок камчатского краба выше, чем в юго-западной части Баренцева моря в 1.5–2 раза. Полученные результаты сходны с данными, приведенными С.В.Баканевым (2003). Средняя частота встречаемости личинок краба в 1996–1999 гг. в прибрежье Мурмана составила 17–34 % общей численности личинок Decapoda. Максимальный индекс обилия личинок этого вида отмечали в районах Кильдинской банки (55 %), Мотовском заливе (37 %) и Варангер-фьорде (30 %). В Западном Прибрежном районе*, который соответствовал центральному и западному району в наших исследованиях, частота встречаемости была низкой ($\leq 3 \%$). Обилие личинок здесь в среднем не превышало $0.1\text{--}0.4 \text{ экз/м}^3$, достигая максимальных значений на акватории губ (1.8 экз/м^3). Наши данные 2007 г. свидетельствуют о резком увеличении относительного обилия личинок камчатского краба в составе ларватона декапод.

Таким образом, личинки камчатского краба в прибрежье Мурмана с 1999 по 2007 гг. существенно увеличили свое доминирующее

* Название района дано по карте, изданной Главным управлением навигации и океанографии Министерства обороны СССР по заказу Главного управления “Севрыба” в 1974 г.

положение в весеннем личиночном планктоне. Наблюдаемая картина во многом объясняется дрейфом личинок с Мурманским прибрежным течением в восточном направлении, а также их концентрацией в относительно небольших замкнутых прибрежных акваториях (в нашем случае в губах южной части Баренцева моря). Отсутствие зоа *P. camtschaticus* в восточном районе соответствует установленным ранее закономерностям (Баканев, 1999), однако можно предположить, что в дальнейшем возможно проникновение вида далее на восток.

Приблизительный подсчет показывает, что, например, в районе Малой Оленьей Салмы в конце мая 2007 г., когда основной пик развития личинок уже пройден, суммарное количество личинок достигало 6.5 млрд экз. Согласно данным ПИНРО, в губе Медвежья в начале мая 1999 г. общее количество личинок I и II стадий развития оценивалось в 9.45 млрд экз. (Баканев, 2003), что соответствовало примерно 34.0 тыс. экз. икраных самок. С учетом этих данных мы можем оценить обилие икраных самок в 23.4 тыс. экз. Полученная величина сильно занижена, поскольку не учитывает смертность личинок, скорость их выедания хищниками и принос-вынос личинок за пределы исследуемой акватории.

Размеры личинок камчатского краба в изучаемом районе за 1996–1999 гг. колебались от 2.4 до 5.8 мм, составляя в среднем для зоа I – 3.39 ± 0.02 мм, зоа II – 3.80 ± 0.10 мм и зоа III 4.27 ± 0.04 мм (Баканев, 2003). Длина личинок хиасов в Кольском и Мотовском заливах изменялась в диапазоне 2.00–3.25 мм, в среднем составляя 2.54 ± 0.02 и 2.80 ± 0.04 мм, соответственно (Тимофеев, 2000). Установленные нами величины средних размеров личинок камчатского краба в прибрежье Восточного Мурмана ниже, чем в западном районе (губы Ура и Медвежья), но выше, чем в Кольском и Мотовском заливах. Это позволяет сделать вывод о некоторой обособленности популяции *P. camtschaticus* на исследованной акватории от других группировок этого вида.

Таким образом, полученные материалы по численности во многом согласуются с установленными ранее закономерностями распределения личинок десятиногих ракообразных в прибрежье Баренцева моря. Вместе с тем, прослеживается тенденция увеличения обилия личинок камчатского краба, по сравнению с более ранними данными (1996–1999 гг.). Основные отличия связаны с размерами ювенильных стадий Decapoda. Скорее всего, в изученном нами районе существуют обособленные от Западного Мурмана, а также Кольского и Мотовского

заливов популяции камчатского краба, раков-отшельников и хиасов. Ведущую роль в формировании подобных независимых популяций играют гидрологические условия отдельных районов, особенно соленость и температура воды, которые могут модифицировать протекание цикла размножения и развития рассматриваемых нами групп высших ракообразных.

Глава 3

ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ КАМЧАТСКОГО КРАБА И ЕГО ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ДОННЫЕ БИОЦЕНОЗЫ

Исследование трофических связей камчатского краба необходимо для понимания его роли в природных экосистемах. Любая интродукция, случайная или намеренная, способна привести к изменению структуры и функционирования экосистем-реципиентов (Алимов и др., 2000). Вселение бентофага, каким является камчатский краб, потенциально может вызвать снижение численности его жертв и вытеснить вследствие конкуренции местные виды, замыкающие трофическую цепь (Биологические инвазии ..., 2004).

По типу питания камчатский краб относится к эврифагам, основу его рациона составляют представители бентосных беспозвоночных, но он может поедать также водоросли и рыбу. Камчатский краб предпочитает исключительно свежую пищу (Логвинович, 1945), и даже переходя к некрофагии (например, при питании отходами рыбного промысла) он потребляет только свежие трупы или отходы рыб.

В естественном ареале обитания краба (в районах массовых скоплений взрослых особей *Paralithodes camtschaticus*) нередко наблюдается снижение численности и биомассы массовых видов беспозвоночных – объектов его питания. Так, в Беринговом море в районах с повышенной численностью краба снижалась плотность поселения двустворчатых моллюсков и морских звезд (Feder, Jewett, 1981a,b). Аналогичная ситуация возможна и в Баренцевом море, чему способствует более бедная, по сравнению с Северной Пацификой, кормовая база краба. На большей площади шельфа Баренцева моря биомасса бентоса немногим превышает 50–100 г/м² (Кузнецов, 1980; Бентос ..., 2004), в то время как в естественном ареале краба этот показатель достигает 100–200 г/м² и более (Гордеева, 1951; Кобликов, 1982; Нейман, Соколова, 1990; Кобликов, Надточий, 1991; Дулепова, 2002).

Для Баренцева моря имеется информация о снижении численности некоторых кормовых видов зообентоса, возможным виновником которого некоторые исследователи называют камчатского краба. Так, уменьшение численности морских ежей в Ура-губе (отмечено по снижению встречаемости этих иглокожих в питании половозрелых крабов) связывают с их интенсивным выеданием (Сенников, Шацкий, 2002). В прибрежье зафиксировано падение биомассы некоторых видов двустворчатых моллюсков и иглокожих на фоне ее постепенного роста у других групп бентоса. Вероятной причиной этого также называют выедание камчатским крабом (Донная фауна ..., 2003; Бентос ..., 2004).

В Баренцевом море достаточно хорошо изучено питание взрослых камчатских крабов, обитающих на глубине более 50–100 м. Основу их рациона в южной части ареала составляют иглокожие, моллюски и полихеты (Rafter et al., 1996; Герасимова, Кочанов, 1997; Gerasimova, 1997; Sundet et al., 2000; Пинчуков, Павлов, 2002; Анисимова, 2003). По сравнению с нативным ареалом, в Баренцевом море в рационе крабов велика доля отходов рыбного промысла, что связывают с недостатком кормового бентоса, вынуждающего крабов использовать дополнительные источники питания (Анисимова, Манушин, 2003).

Качественный состав пищи взрослых *P. camtschaticus* на прибрежных мелководьях изучен слабо. Известно, что на илисто-песчаных мелководьях Варангер-фьорда (глубина 10–20 м) в рационе крупных особей *P. camtschaticus* преобладают двустворчатые моллюски и полихеты (Ржавский, Переладов, 2003).

Сведения о составе рациона молоди камчатского краба в прибрежье Баренцева моря не столь многочисленны. Важную роль в питании неполовозрелых крабов играют, в зависимости от их возраста и района обитания, фораминиферы, двустворчатые и брюхоногие моллюски, иглокожие и водоросли (Сенников, Матюшкин, 1996; Матюшкин, 2003а; Ржавский, Переладов, 2003; Тарвердиева, 2003; Елецкая, Штрик, 2006).

Питание камчатского краба в Кольском заливе. В исследованном районе взрослые особи встречались лишь в среднем колене – в районе губы Ретинская. В сборах 2000 г. преобладали крабы с шириной карапакса 120–130 мм, которых можно ориентировочно отнести к поколению 1993 г., в сборах 2003 г. – особи с шириной карапакса 130–140 мм, поколение 1995 г. (рис. 37).

Камчатских крабов с пустыми желудками в выборке не было. Степень наполнения желудков пищей колебалась от 5 до 50–60 %. В составе пищевого комка были обнаружены разнообразные компо-

ненты, в том числе не менее 25 видов беспозвоночных животных: 2000 г. – *Obelia longissima*, Nemertini gen. sp., Nematoda gen. sp., *Pectinaria hyperborea*, *Alitta virens*, *Pagurus pubescens*, Decapoda gen. sp., *Littorina* sp., Gastropoda gen. sp., *Mytilus edulis*, *Parvicardium pinnulatum*, *Ciliatocardium ciliatum*, *Astarte crenata*, *Arctica islandica*, *Boreochiton ruber*, *Asterias rubens*, *Strongylocentrotus droebachiensis*; 2003 г. – Porifera gen. sp., *Obelia longissima*, Hydroidea gen. sp., *Pectinaria hyperborea*, *Nereis* sp., Spirorbidae gen. sp., *Ischyrocerus commensalis*, *Pagurus pubescens*, *Littorina* sp., *Epheria vincta*, *Testudinalia tessellata*, *Cryptonatica clausa*, *Buccinum cyaneum*, *Buccinum undatum*, Gastropoda gen. sp., *Mytilus edulis*, *Macoma calcarea*, *Arctica islandica*, *Parvicardium pinnulatum*, *Heteranomia squamula*, *Boreochiton ruber*, Bryozoa gen. sp., *Ophiura robusta*, *Asterias rubens*, *Strongylocentrotus droebachiensis*. Часть содержимого желудка камчатского краба не удалось идентифицировать из-за сильного измельчения или переваривания.

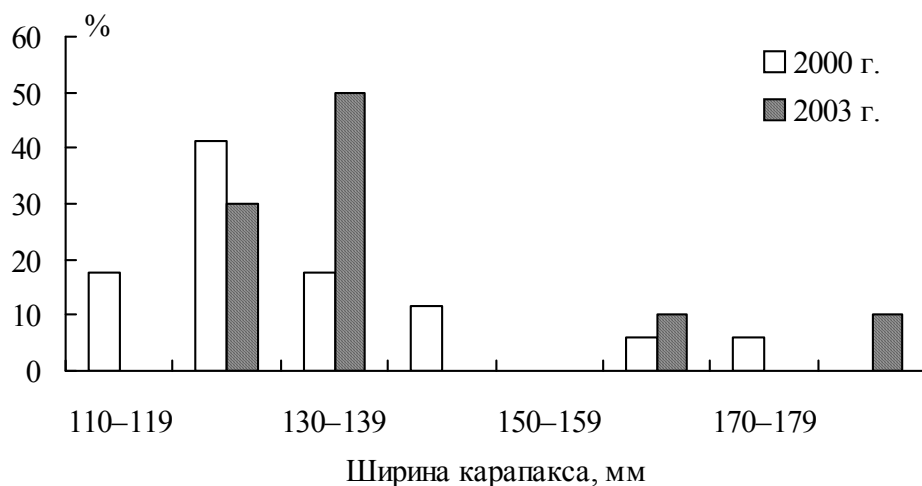


Рис. 37. Размерно-возрастная структура взрослых камчатских крабов в губе Ретинская (Кольский залив)

Основу питания взрослых камчатских крабов составляли представители зообентоса, количество видов которых в одном пищевом комке варьировало от 1 до 9, в среднем – 3.5 (табл. 18). Состав рациона зависел от глубины, на которой происходил откорм крабов. Отловленные в 2003 г. взрослые особи камчатского краба, по сравнению с 2000 г., кормились на меньших глубинах в поясе ламинариевых водорослей. Поэтому их рацион был разнообразнее, а в составе пищевых комков

у них чаще встречались водоросли и представители фауны верхней сублиторали, ассоциированные с зарослями макрофитов (мшанки, иглокожие, брюхоногие и панцирные моллюски), а также икра бычковых рыб. В 2000 году откорм большинства пойманных крабов происходил на больших глубинах, в их пищевых комках было больше детрита, мусора, а также трупов мелких рыб (преимущественно, представители семейства тресковых). Один раз в составе пищевого комка были отмечены куски карапакса камчатского краба. Гидроиды, водоросли встречались в желудках редко и в небольшом количестве, существенной роли в питании краба не играли. По частоте встречаемости в питании крабов доминировали представители иглокожих, полихет, двустворчатых моллюсков и в меньшей степени брюхоногих моллюсков и ракообразных.

Т а б л и ц а 18

**Объекты пищеварительных комков из желудков
взрослых камчатских крабов Кольского залива, %**

Объект	Частота встречаемости	
	2000 г., n = 17	2003 г., n = 10
Детрит	53	20
Грунт	18	–
Антропогенный мусор	60	20
Водоросли	24	100
Губки	–	10
Нематоды	18	–
Немертины	6	–
Полихеты	35	70
Ракообразные	30	60
Брюхоногие моллюски	20	70
Панцирные моллюски	6	10
Двустворчатые моллюски	50	60
Мшанки	–	10
Иглокожие	54	90
Рыба	50	20
Икра рыб	–	10

Среди макрофитов преобладали представители бурых водорослей (в основном, *D. aculeata*) и реже – зеленых водорослей, как и у молоди краба, без признаков переваривания. В состав пищевых комков половозрелых крабов в небольшом количестве входили также песок, детрит, антропогенный мусор. В пищеварительном тракте одного самца

обнаружены сгустки мазута. Несколько видов беспозвоночных встречались в желудках крабов часто. Это морские звезды *Asterias rubens*, морские ежи *Strongylocentrotus droebachiensis*, полихеты *Pectinaria hyperborea*, мидии *Mytilus edulis* (табл. 19).

Т а б л и ц а 19

**Доля зообентоса в питании
взрослых камчатских крабов Кольского залива, %**

Таксон	Частота встречаемости	
	2000 г.	2003 г.
Polychaeta		
<i>Pectinaria hyperborea</i>	35	50
<i>Alitta virens</i>	6	10
Прочие виды полихет	6	20
Crustacea		
<i>Pagurus pubescens</i>	12	10
Gastropoda		
<i>Littorina</i> sp.	–	10
<i>Buccinum cyaneum</i>	–	20
<i>Buccinum undatum</i>	12	10
<i>Cryptonatica clausa</i>	–	20
<i>Epheria vineta</i>	–	20
<i>Testudinalia tessellata</i>	–	10
Polyplacophora		
<i>Boreochiton ruber</i>	6	10
Bivalvia		
<i>Mytilus edulis</i>	24	50
<i>Macoma calcarea</i>	–	10
<i>Parvicardium pinnulatum</i>	12	10
<i>Ciliatocardium ciliatum</i>	29	–
<i>Mya arenaria</i>	12	10
<i>Arctica islandica</i>	6	–
<i>Astarte crenata</i>	24	–
Echinoidea		
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	70	30
Asteroidea		
<i>Asterias rubens</i>	90	40
Ophiuroidea		
<i>Ophiura robusta</i>	20	–

В рационе взрослых самок морские ежи, звезды и ракообразные встречались чаще, чем у самцов (табл. 20). Частота встречаемости полихет, двустворчатых и брюхоногих моллюсков различалась у самцов и самок незначительно.

Частота встречаемости основных компонентов желудочно-кишечного тракта у камчатского краба Кольского залива, %

Объект	Самки, n = 17	Самцы, n = 10
Foraminifera	6	—
Hydroidea	6	9
Nematoda	17	—
Nemertini	6	—
Polychaeta	50	45
Crustacea	50	18
Bivalvia	50	64
Gastropoda	33	45
Bryozoa	6	—
Echinodermata	78	45
Ophiuroidea	11	—
Asteroidea	72	27
Echinoidea	50	36
Рыба	39	36
Водоросли	56	36
Антропогенный мусор	33	64

На процессе пищеварения и эффективности питания крабов может сказываться содержание в желудке антропогенного мусора. У молоди краба и у половозрелых особей он встречается в среднем с частотой 40–45 %. Его количество по объему и частоте встречаемости в желудках максимально у молоди крабов с шириной карапакса 70–120 мм, а также у половозрелых самцов. У молоди мусор способен занимать до 50–60 % объема кардиального отдела желудка. Возможно, что сравнительно небольшие объемы антропогенного мусора могут выводиться из организма крабов; так у одного взрослого самца краба небольшой клубок синтетических волокон был найден в кишечнике вместе с готовыми к эвакуации неперевавленными остатками пищи.

В целом, пищевой спектр крабов из Кольского залива несколько беднее, чем в более глубокой части прибрежья (Герасимова, Кочанов, 1997), и включает в себя таких представителей эпифауны или обитателей твердых грунтов, которые обычно не встречаются в дночерпательных пробах.

Размерный состав молоди камчатского краба в Кольском заливе различался по годам (рис. 38). В 2004 году наиболее многочисленными были особи с шириной карапакса 50–70 мм, в 2005 г. – 40–60 мм, в 2006 г. – 20–40 мм.

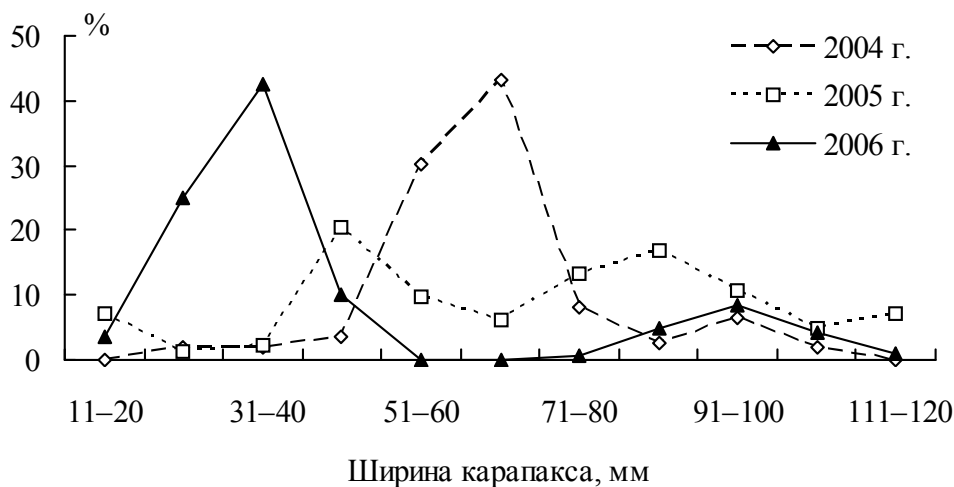


Рис. 38. Размерно-возрастная структура неполовозрелых камчатских крабов в Кольском заливе

В трофических цепях Баренцева моря молодь камчатского краба играет двойную роль: она проявляет себя и как хищник, и как жертва. В Кольском заливе неполовозрелые особи *P. camtschaticus* проявляют себя преимущественно в первом качестве.

Спектр питания молодых крабов с шириной карапакса от 15 до 115 мм в Кольском заливе включал разнообразные водоросли (от нитчатых зеленых до макрофитов), различные виды свободноживущих и прикрепленных фораминифер, 48 таксонов донных беспозвоночных эпи- и инфуны (из них 35 – видового ранга): отряд Foraminifera – Foraminifera gen. sp.; п/класс Hydroidea – Hydroidea gen. sp.; класс Polychaeta – Polynoidae gen. sp., *Pectinaria hyperborea*, *Alitta virens*, *Nereis* sp., *Eulalia viridis*, *Circeis armoricana*, Spirorbidae gen. sp., Polynoidae gen. sp., Polychaeta gen. sp.; п/тип Crustacea – Amphipoda gen. sp., *Balanus balanoides*, *Balanus crenatus*, *Verruca ströemia*, *Pagurus bernhardus*, *Pagurus pubescens*, *Paralithodes camtschaticus* (экзувий), *Hyas araneus*, Decapoda gen. sp., Crustacea gen. sp.; класс Gastropoda – *Cryptonatica clausa*, *Onoba aculeus*, *Margarites groenlandicus groenlandicus*, Margaritacea gen. sp., *Mohrensternia interrupta*, *Littorina saxatilis*, *Littorina littorea*, *Littorina obtusata*, *Epheria vineta*, *Buccinum undatum*, *Buccinum cyaneum*, *Boreotrophon clathratus*, *Testudinalia tessellata*, *Odostomia* sp., *Omalogira atomus*, *Onchidoris fuscus*; класс Bivalvia – *Mytilus edulis*, *Modiolus modiolus*, *Dacrydium vitreum*, *Arctica islandica*, *Thyasira gouldi*, *Macoma cal-*

careia, *Parvicardium pinnulatum*, *Ciliatocardium ciliatum*, *Heteranomia squamula*, *Heteranomia aculeata*, *Chlamys islandica*, *Hiatella arctica*, *Mya arenaria*, *Mya truncata*; класс Polyplacophora – *Tonicella marmorea*, *Bo-reochiton ruber*, *Ischnochiton albus*; тип Bryozoa – Bryozoa gen. sp.; тип Echinodermata: класс Ophiuroidea – *Ophiura robusta*, *Ophiopholis aculeata*; класс Asteroidea – *Asterias rubens*; класс Echinoidea – *Strongylocentrotus droebachiensis*, *Strongylocentrotus pallidus*; класс Ascidia – Ascidia gen. sp.

Содержимое желудков крабов находилось на разных стадиях переваривания, а наполнение пищей составляло от 5 до 100 %. У большинства молодых крабов кормовые беспозвоночные были сильно переварены. Пищевой комок состоял из кутикул полихет, известковых телец иглокожих, осколков раковин, биссусных желез и нитей, оперкуллюмов, костей рыб и т. п. Эти остатки занимали от 5 до 30 % объема кардиального отдела желудка. У меньшего количества молодых крабов (10–15 %) пища была представлена слабо переваренными мягкими тканями моллюсков, морских звезд, занимающих 60–100 % объема кардиального отдела желудка.

Количество донных беспозвоночных, обнаруженных в пищеварительном тракте одного краба, составляло от 1 до 12 видов. В целом, в Кольском заливе основу питания молодых камчатских крабов составляли двустворчатые и брюхоногие моллюски, полихеты, иглокожие и ракообразные (рис. 39). Прочие представители донной фауны беспозвоночных – фораминиферы, гидроиды, мшанки, асцидии, а также рыба, использовались крабами в качестве корма редко и в небольших количествах. Видовой состав спектра питания неполовозрелых крабов из Кольского залива свидетельствует, что основной откорм происходит у них в мелководной зоне до 20 м, и в меньшей степени – в нижнем горизонте литорали.

В Кольском заливе 2–3-летние крабы потребляют мидий с длиной раковины 10–20 мм, 4–5-летние – с длиной раковины 20–40 мм.

Как показал анализ питания молоди камчатского краба, ее рацион изменяется на разных типах грунтов. Несмотря на достаточно широкий пищевой спектр, важную роль в питании крабов играют всего несколько массовых видов беспозвоночных. Они составляли примерно 70 % от всех широко распространенных и массовых видов зообентоса.

На мягких грунтах откармливались все размерные группы крабов. Их рацион состоял из двустворчатых (частота встречаемости 35 %) и брюхоногих моллюсков (12 %), полихет (58 %), офиур (4 %), морских

ежей (24 %) и звезд (35 %). Крабы потребляли не менее 16 видов беспозвоночных, преимущественно представителей инфауны. По частоте встречаемости в питании молодежи доминировали полихеты *Pectinaria hyperborea* (37 %) и непостоянный мигрирующий компонент биоценоза морская звезда *Asterias rubens* (35 %). Морской еж *Strongylocentrotus droebachiensis*, двустворчатый моллюск *Parvicardium pinnulatum* и полихета *Alitta virens* потреблялись молодыми крабами с частотой 23 %, двустворчатый моллюск *Ciliatocardium ciliatum* – 14 %. Встречаемость других двустворчатых и брюхоногих моллюсков, а также офиур *Ophiura robusta* не превышала 1–4 %.

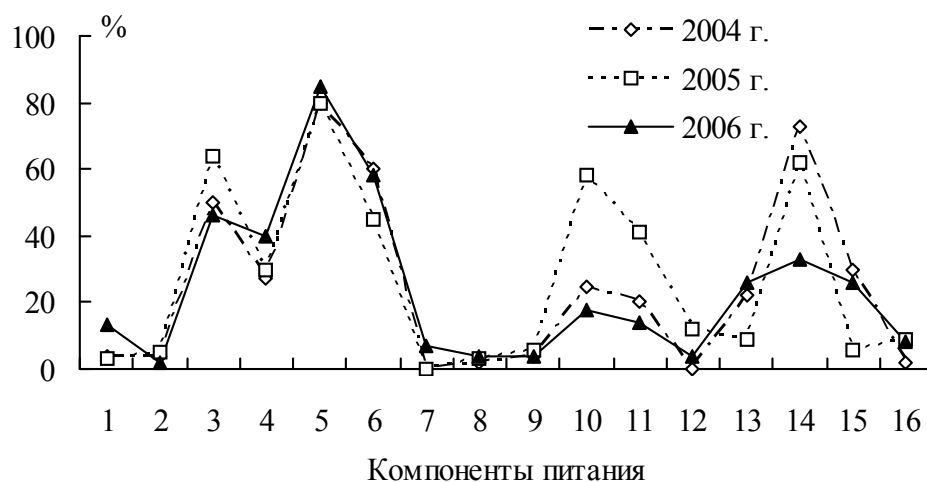


Рис. 39. Характеристика питания молодежи камчатского краба в Кольском заливе:

1 – Foraminifera, 2 – Hydroidea, 3 – Polychaeta, 4 – Crustacea, 5 – Bivalvia, 6 – Gastropoda, 7 – Polyplacophora, 8 – Bryozoa, 9 – Ophiuroidea, 10 – Asteroidea, 11 – Echinoidea, 12 – рыба, 13 – водоросли, 14 – антропогенный мусор, 15 – детрит, 16 – ил

На валунах с зарослями красных водорослей обычно кормились особи с шириной карапакса 20–40 мм. Основу их питания составляли двустворчатые (частота встречаемости 70 %) и брюхоногие моллюски (62 %), хитоны (46 %), ракообразные (46 %), фораминиферы (30 %), морские ежи (8 %), всего не менее 13 видов беспозвоночных. Наиболее часто крабы потребляли молодёжь двустворчатого моллюска *Heteranomia squamula* (частота встречаемости 46 %), панцирных моллюсков из сем. Tonicellidae и *Stenosemus albus* (45 %), несколько реже брюхоногих моллюсков *Onoba aculeus* (31 %), молодёжь усонюгих раков *Balanus balanus* (23 %) и фораминифер-обрастателей (30 %).

На вертикальных стенах причальных сооружений молодь *P. camtschaticus* с шириной карапакса 20–50 мм питалась двустворчатыми (частота встречаемости 74 %) и брюхоногими моллюсками (54 %), ракообразными (25 %), полихетами (21 %), морскими ежами (19 %), звездами (13 %), фораминиферами (6 %), гидроидами (4 %), всего не менее 16 видов донных беспозвоночных. Наиболее часто крабы поедали *Mytilus edulis* (68 %) и *Hiatella arctica* (28 %), брюхоногих моллюсков рода *Littorina* (51 %), молодь морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* (19 %), усонного рака *Balanus crenatus* (17 %).

В зарослях ламинариевых водорослей верхней сублиторали и на нижнем горизонте каменистой литорали питались различные возрастные группы молоди краба. Здесь основным кормом для них служили эпифаунные двустворчатые моллюски (частота встречаемости 89 %), преимущественно мидии (77 %) и брюхоногие моллюски (65 %), из которых чаще всего поедались представители рода *Littorina* (53 %), а также ракообразные (38 %), среди которых преобладали *Balanus crenatus* (23 %). Встречаемость в рационе крабов прочих представителей зообентоса варьировала в пределах 0–11,0 %.

В рацион молодых крабов входила также погибшая мелкая рыба и отходы рыболовов-любителей. Отмечен единичный случай поедания молодью краба икры пинагора. Макрофиты (представители бурых, зеленых и красных водорослей) в небольшом количестве также потреблялись неполовозрелыми животными. Среди них в пищеварительных трактах *P. camtschaticus* наиболее часто встречались красная (*Ptilota plumosa*) и бурая (*Desmarestia aculeata*) водоросли, обе без признаков переваривания. Достаточно регулярно в составе пищевых комков у молодых крабов отмечались в небольшом количестве ил, детрит, песок, иногда – ракушка, а также различный антропогенный мусор (чаще – леска, нитки, полиэтиленовая пленка).

Питание камчатского краба в губах Восточного Мурмана. В 2003 году исследовано питание 57 половозрелых самок и 19 половозрелых самцов камчатского краба. В выборке преобладали самки с шириной карапакса 125–140 мм и самцы с шириной карапакса 160–180 мм (рис. 40).

Спектр питания включал следующие виды зообентоса: п/класс Hydroidea – Hydroidea gen. sp.; класс Polychaeta – *Pectinaria hyperborea*, *Ophelia limacina*, *Harmothoe imbricata*, *Onophis conchylega*, *Pseudopotamilla reniformis*; п/тип Crustacea – *Balanus balanus*, *Balanus crenatus*,

Verruca stroemia, Amphipoda gen. sp., *Caprella* sp., *Eupagurus pubescens*, *Hyas araneus*, Decapoda gen. sp.; класс Polyplacophora – *Boreochiton ruber*, *Tonicella marmorea*; класс Gastropoda – *Tectura virginea*, *Margarites groenlandicus groenlandicus*, *Margarites helycinus*, *Cryptonatica clausa*, *Amauropsis islandica*, *Boreotrophon clathratus*, *Buccinum undatum*, *Neptunea despecta*, *Cylichna alba*; класс Bivalvia – *Mytilus edulis*, *Musculus discors*, *Modiolus modiolus*, *Mya truncata*, *Anomia squamula*, *Macoma calcarea*, *Ciliatocardium ciliatum*, *Parvicardium pinnulatum*, *Hiatella arctica*, *Leionucula bellotti*, *Nuculana pernula*; тип Bryozoa – Bryozoa gen. sp.; тип Echinodermata: класс Ophiuroidea – *Ophiopholis aculeata*, *Ophiura robusta*; класс Asteroidea – *Asterias rubens*; класс Echinoidea – *Strongylocentrotus droebachiensis*; класс Ascidia – *Pelonaia corrugata*.

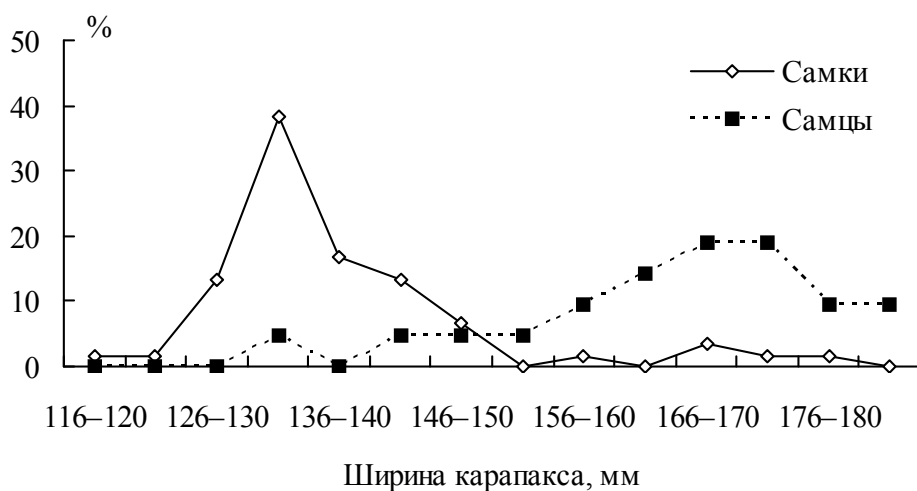


Рис. 40. Размерно-возрастная структура половозрелых камчатских крабов в губе Дальнезеленецкая в 2003 г.

Количество видов зообентоса в одном желудке самки и самца камчатского краба варьировало от 1 до 14. В среднем самки краба использовали для питания одновременно 6.4 ± 0.4 вида донных беспозвоночных, самцы – 6.1 ± 1.0 .

Среди содержимого пищевых комков взрослых крабов были обнаружены фрагменты бурых, красных и зеленых водорослей, а также кости небольших по размеру рыб и икра пинагора.

В 2003 году половозрелые самки и самцы камчатского краба наиболее часто откармливались двустворчатыми и брюхоногими моллюсками, морскими ежами, звездами, офиурами, ракообразными и поли-

хетами (рис. 41). Мидии *M. edulis*, полихеты *P. hyperborea*, брюхоногие моллюски *M. groenlandicus groenlandicus*, морские ежи *S. droebachiensis* и морские звезды *A. rubens* поедались взрослыми самками краба с наибольшей частотой (более 50 %). В рационе взрослых самцов камчатского краба ведущая роль принадлежала меньшему количеству видов – мидиям *M. edulis* и брюхоногим моллюскам *M. groenlandicus groenlandicus*, а также морским ежам *S. droebachiensis*.

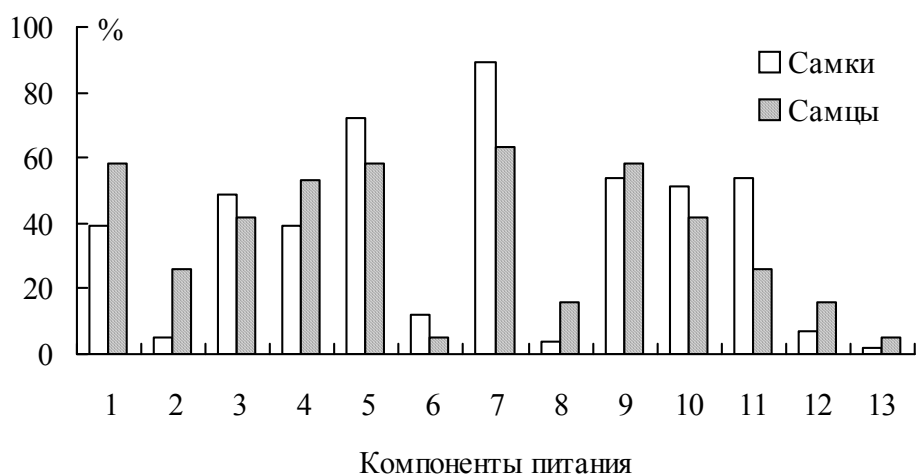


Рис. 41. Характеристика питания половозрелых камчатских крабов в губе Дальнезеленецкая в 2003 г.:

1 – водоросли, 2 – Hydroidea, 3 – Polychaeta, 4 – Crustacea, 5 – Gastropoda, 6 – Polyplacophora, 7 – Bivalvia, 8 – Bryozoa, 9 – Echinoidea, 10 – Asteroidea, 11 – Ophiuroidea, 12 – рыба, 13 – икра рыб

В 2004 году исследовано питание 49 взрослых самок и 6 взрослых самцов. Среди самок многочисленными были особи с шириной карапакса 130–145 мм (рис. 42).

Спектр питания взрослых крабов в 2004 г. незначительно отличался от такового в 2003 г. и включал следующие виды донных беспозвоночных: п/класс Hydroidea – *Hydroidea* gen. sp.; класс Polychaeta – *Pectinaria hyperborea*, *Pectinaria granulata*, *Pseudopotamilla reniformis*; п/тип Crustacea – *Balanus crenatus*, *Verruca stroemia*, Amphipoda gen. sp., Decapoda gen. sp.; класс Polyplacophora – *Ishnochiton albus*, *Tonicella marmorea*; класс Gastropoda – *Tectura virginea*, *Margarites groenlandicus groenlandicus*, *Margarites helycinus*, *Gibbula tumida*, *Cryptonatica clausa*, *Lunatia pallida*, *Buccinum undatum*; класс Bivalvia – *Mytilus edulis*, *Musculus discors*, *Modiolus modiolus*, *Mya truncata*, *Anomia squamula*, *Cilia-*

tocardium ciliatum, *Tridonta borealis*, *Leionucula bellotti*, *Hiatella arctica*, *Nuculana pernula*, *Chlamis islandicus*; Bryozoa – Bryozoa gen. sp.; тип Echinodermata: класс Ophiuroidea – *Ophiopholis aculeata*, *Ophiura robusta*; класс Asteroidea – *Asterias rubens*; класс Echinoidea – *Strongylocentrotus droebachiensis*, *Strongylocentrotus pallidus*; класс Ascidia – *Boltenia echinata*.

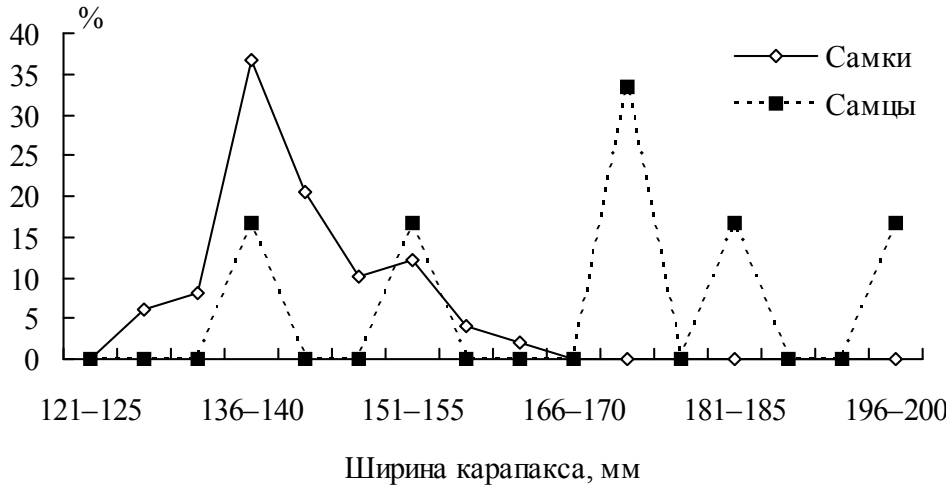


Рис. 42. Размерно-возрастная структура половозрелых камчатских крабов в губе Дальнезеленецкая в 2004 г.

Количество видов зообентоса в пищевом комке взрослых самок краба варьировало от 1 до 14 (в среднем 5.6 ± 0.5 вида). У взрослых самцов краба количество видов зообентоса в одном желудке составляло от 1 до 4 (в среднем 2.6 ± 0.5 вида). В пищевых комках камчатских крабов, кроме бентосных организмов, регулярно встречались фрагменты бурых и красных водорослей и изредка кости рыб.

В 2004 году основу рациона половозрелых самок составляли те же группы бентоса, что и в 2003 г. (рис. 43). Морской еж *S. droebachiensis* потреблялся самками краба с наибольшей частотой, нежели другие кормовые виды зообентоса.

Выборка самцов камчатского краба в 2004 г. составила всего 6 экз. У исследованных особей чаще других групп бентоса встречались полихеты (рис. 43), представленные двумя видами (*Pectinaria hyperborea*, *Pectinaria granulata*), и морская звезда *A. rubens*.

Реконструкция длины раковин мидий из желудков взрослых крабов показала, что она составляла порядка 5–30 мм. Фрагменты более крупных раковин встречались в пищеварительном тракте крабов редко

и в единичных экземплярах. Размеры полихет *P. hyperborea* в желудках взрослых крабов колебались от 7 до 45 мм по длине. На один желудок обычно приходилось 1–15 экз., а максимальное их количество составило 45 экз. В последнем случае все черви были длиной от 8 до 20 мм и находились на разной стадии переваривания.

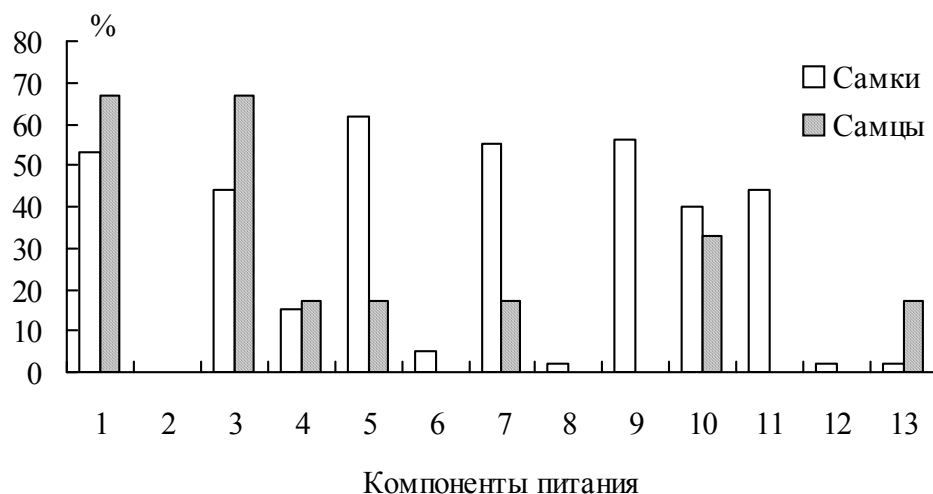


Рис. 43. Характеристика питания половозрелых камчатских крабов в губе Дальнезеленецкая в 2004 г.:

1 – водоросли, 2 – Hydroidea, 3 – Polychaeta, 4 – Crustacea, 5 – Gastropoda, 6 – Polyplacophora, 7 – Bivalvia, 8 – Bryozoa, 9 – Echinoidea, 10 – Asteroidea, 11 – Ophiuroidea, 12 – Ascidia, 13 – рыба

В 2002 году исследовано питание 110 неполовозрелых крабов с шириной карапакса от 10 до 80 мм (рис. 44).

В содержимом желудочно-кишечного тракта молодых крабов были идентифицированы: тип Phaeophyta – *Laminaria saccharina*, *Desmarestia aculeata*, *Dictyosiphon* sp., *Alaria esculenta*; тип Rhodophyta – *Phycodris rubens*, *Ptilota plumosa*, *Rhodophyllis dichotoma*, *Odontalia dentata*, *Palmaria* sp., *Polysiphonia* sp.; тип Chlorophyta – *Rhizoclonium hieroglyphicum*, *Chaetomorpha melagonium*; отряд Foraminifera – Foraminifera gen. sp.; п/класс Hydroidea – *Obelia geniculata*, *Eudendrium vaginatum*, *Eudendrium vaginatum*, *Symplectoscyphus tricuspидatus*; класс Polychaeta – *Ophelia limacina*, *Pectinaria hyperborea*, Serpulidae gen. sp., Polychaeta gen. sp.; п/тип Crustacea – Amphipoda gen. sp., *Caprella* sp., *Macrura* gen. sp., *Sclerocrangon* sp., *Hyas* sp.; класс Gastropoda – *Margarites helicinus*, *Margarites groenlandicus groenlandicus*, *Epheria vincta*, *Onoba aculeus*, *Mohrensteria interrupta*, *Hydrobia ulvae*, *Cryptonatica clausa*, *Buccinum undatum*,

Colus sabini, *Oenopota pyramidalis*, *Oenopota bicarinata*, *Oenopota* sp., *Cylichna alba*, Gastropoda gen. sp.; класс Bivalvia – *Leionucula belottii*, *Nuculana pernula*, *Nuculana* sp., *Crenella decussata*, *Mytilus edulis*, *Musculus discors*, *Modiolus modiolus*, *Chlamys islandica*, *Tridonta borealis*, *Astarte crenata*, *Astarte* sp., *Hiatella arctica*, *Axinopsida orbiculata*, *Thyasira gouldi*, *Parvicardium pinnulatum*, *Ciliatocardium ciliatum*, *Serripes groenlandicus*, *Macoma calcarea*, *Cuspidaria arctica*, *Arctica islandica*, *Mya truncata*, *Liocyma fluctuosa*, *Lyonsiella abyssicola*, Bivalvia gen. sp.; тип Bryozoa – *Crisia eburnea*, *Lichenopora verrucaria*, Crisiidae gen. sp., *Eucratea loricata*, *Filicrisia geniculata*, Scrupocellariidae gen. sp.; тип Echinodermata: класс Ophiuroidea – *Ophiopholis aculeata*, *Ophiura robusta*; класс Asteroidea – *Asterias rubens*, Asteroidea gen. sp.; класс Echinoidea – *Strongylocentrotus droebachiensis*; класс Ascidia – *Pelonaia corrugata*, *Molgula* sp., *Halocynthia pyriformis*.



Рис. 44. Размерно-возрастная структура неполовозрелых камчатских крабов в губе Дальнезеленецкая в 2002 г.

Участок дна, на котором кормились крабы, был сложен песком с тонким слоем ила и редкими зарослями макрофитов (ламинарии, красных водорослей).

Двустворчатые и брюхоногие моллюски, полихеты и водоросли наиболее часто поедались молодыми крабами (рис. 45). Основной откорм неполовозрелых крабов происходил на мягком грунте и в талломах ламинариевых водорослей. По частоте встречаемости в рационе неполовозрелых крабов доминировало несколько видов беспозвоночных. Это полихета *P. hyperborea* (частота встречаемости 55 %), мелкие

брюхоногие моллюски *M. helacinus* (70 %) и *O. aculeus* (43 %), двустворчатые моллюски *C. decussata* (40 %), *L. belottii* (35 %), *M. edulis* (33 %). Подсчет съеденных моллюсков по их остаткам показал, что в среднем на одного краба приходилось минимум по 6–7 животных каждой группы, в отдельных случаях количество раковин *O. aculeus* в одном желудке достигало примерно 50 экз., моллюсков рода *Margarites* – до 15–18 экз., а двустворок – 23 экз. Максимальное количество *P. hyperborea*, которое удалось обнаружить в пищеварительном тракте краба – 8 экз.

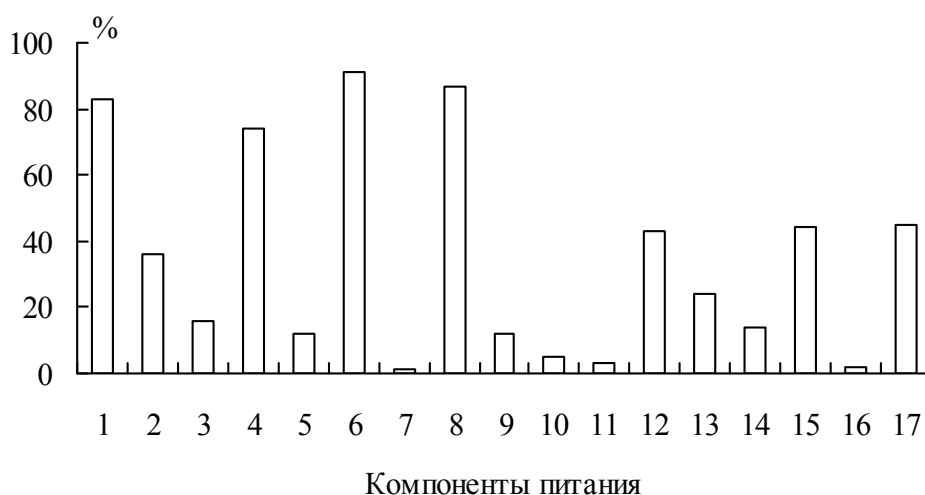


Рис. 45. Характеристика питания неполовозрелых камчатских крабов в губе Дальнезеленецкая в 2002 г.:

1 – водоросли, 2 – Foraminifera, 3 – Hydroidea, 4 – Polychaeta, 5 – Crustacea, 6 – Gastropoda, 7 – Polyplacophora, 8 – Bivalvia, 9 – Bryozoa, 10 – Echinoidea, 11 – Asteroidea, 12 – Ophiuroidea, 13 – Ascidia, 14 – рыба, 15 – антропогенный мусор, 16 – ил, 17 – детрит

Зеленые, бурые, красные водоросли были обычным компонентом содержимого желудка и кишечника. Возможно, что многие из них попали в желудки крабов во время поедания животных-эпифитов (мшанок, гидроидов, спирорбисов и т. п.). Почти все виды водорослей из-за толстых клеточных стенок практически не перевариваются, проходя через пищеварительный тракт краба без изменений. Переваривание цитоплазмы было отмечено у имеющей крупные клетки нитчатой водоросли *C. melagonium*.

На мягком грунте у молоди было два типа питания. В основном крабы, по-видимому, неизбирательно захватывали грунт с живущими в нем или на его поверхности организмами (двустворчатыми моллю-

сками, некоторыми гастроподами, офиурами, полихетами, асцидиями, бентосными фораминиферами), так как в пищеварительных трактах многих крабов было отмечено много песка, ила и детрита.

В составе пищевых комков иногда находили отдельные кости мелких рыб и фрагменты ракообразных. В каком виде они попали в желудок – были пойманы или крабы подбирали их трупы со дна – неизвестно. Наблюдения за поведением молодых крабов показывают, что они способны поймать такую подвижную жертву, как, например, амфипода.

Состав пищевого спектра у крабов зависит от состава бентоса. В биотопе илисто-песчаных грунтов доминирование по частоте встречаемости в желудках крабов моллюсков и седентарных полихет, скорее всего, является следствием их широкого распространения, соответственно – доступности.

Комки из синтетических волокон (лески и прочего антропогенного мусора) зарегистрированы у 44 % крабов. По-видимому, они были захвачены крабами вместе с объектами питания.

Анализ размерного состава кормовых объектов крабов показал, что рацион молодежи состоит исключительно из мелких животных. В пищевой спектр входили не только виды, сами по себе никогда не достигающие крупных размеров, но также и молодежь достаточно крупных видов. Длина двустворчатых моллюсков, как правило, не превышала 1 см, обычно была еще меньше. Диаметр оперкулюмов моллюсков рода *Margarites* не превышал 2.5 мм, а чаще составлял 1.0–1.5 мм. Длина *S. hyperborea*, измеренная нами на целых экземплярах, обычно была не более 1 см, примерно такого же размера были асцидии *P. corrugata*. Молодь офиур и морского ежа также была очень мелкой. Вместе с тем, двух- и, особенно, трехлетние крабы обычно способны справиться и с более крупной добычей (наши наблюдения за животными в аквариуме). Не исключено, что это обусловлено существующей размерной структурой массовых форм бентоса в местах кормежки.

Таким образом, на исследованных акваториях побережья Баренцева моря пищевой спектр взрослых и неполовозрелых крабов в целом обладал значительным сходством. Основу питания половозрелых крабов повсеместно составляли иглокожие, моллюски и полихеты, как и в других районах побережья (Rafter et al., 1996; Герасимова, Кочанов, 1997; Gerasimova, 1997; Sundet et al., 2000; Пинчуков, Павлов, 2002; Ржавский, Переладов, 2003).

В целом, для обоих районов исследования общим была высокая частота встречаемости в рационе неполовозрелых особей *P. camtschaticus* моллюсков и полихет. В губе Дальнезеленецкая список видов потребляемых молодью камчатского краба донных беспозвоночных был шире, особенно за счет брюхоногих и двустворчатых моллюсков. В питании молодых камчатских крабов из губы Дальнезеленецкая не отмечены полихеты и литоральные виды беспозвоночных, такие как полихета *Alitta virens* и брюхоногие моллюски рода *Littorina*. По-видимому, в губе Дальнезеленецкая, в отличие от Кольского залива, молоди краба не свойственно кормиться на литорали, что объясняется обилием доступного кормового бентоса в неосушаемой зоне. Кормовая база в Кольском заливе менее благоприятна для крабов из-за низкой численности офиур. Поэтому в заливе основным источником кальция для крабов старше двух лет служат морские ежи и звезды. В губе Дальнезеленецкая офиуры *O. aculeata* – один из массовых видов донных беспозвоночных. Несмотря на то, что они обитают в различных укрытиях, их доля в питании молоди краба достаточно высока, а частота потребления обильных здесь морских звезд и особенно ежей низка.

Питаясь практически одними и теми же видами, молодь краба и взрослые особи используют различные размерные группы кормовых организмов. Молодые крабы откармливаются преимущественно ювенильными формами полихет, моллюсков, усоногих раков, морских ежей и офиур. В питании взрослых крабов в целом преобладают животные небольших или средних размеров, случаи поедания крупных беспозвоночных были редки.

Исследования показали, что в питании молодых и взрослых камчатских крабов велика роль всего нескольких массовых видов зообентоса. Молодь краба демонстрирует такую же пищевую стратегию, как и взрослые особи *P. camtschaticus*, у которых отмечена тенденция доминирования в рационе одного или нескольких кормовых объектов, видовой состав которых зависит от района обитания (Jewett, Feder, 1982).

Питание баренцевоморских неполовозрелых крабов отличается от дальневосточных, и это, возможно, обусловлено различием в составе донных сообществ. У Западной Камчатки в состав пищи мальков (с шириной карапакса до 70 мм), обитающих на твердых каменистых грунтах, входили представители всех основных групп бентоса, но особенно обильны были офиуры, губки, двустворчатые моллюски, поли-

хеты и балянусы (Тарвердиева, 1974). У берегов Аляски молодь, агрегированная в кучи, т. е. в возрасте 3–4 года, питалась в основном морскими звездами и макрофитами (Dew, 1990). В Ура-губе Баренцева моря сеголетки, одно- и двухгодовики на твердых грунтах питались преимущественно фораминиферами, моллюсками, иглокожими и водорослями (Матюшкин, 2001). В Баренцевом море основу рациона молоди камчатского краба в целом составляют моллюски, а в Тихом океане – морские ежи, офиуры и звезды. Возможно, что иной характер рациона у баренцевоморских крабов связан с недостаточно высокой плотностью поселений иглокожих у побережья, поэтому крабы вынуждены питаться наиболее массовыми формами бентоса.

Антропогенный мусор, занимающий значительный объем желудка и, несомненно, влияющий на процессы пищеварения, наиболее часто встречается в пищевых комках неполовозрелых и взрослых крабов в Кольском заливе. Обилие несъедобных объектов антропогенного происхождения в пищевых комках крабов обусловлено наличием разнообразных населенных пунктов по берегам залива и сильной захламленностью дна различным мусором.

Возрастная динамика питания молоди камчатского краба проявлялась в виде изменения пищевого спектра и смены частоты потребления тех или иных жертв. В Кольском заливе спектр питания по мере роста крабов расширялся до 4-летнего возраста, а у 5-летних крабов – уменьшался (рис. 46). Это снижение вызвано недостатком кормовых беспозвоночных более крупных размеров. Несоизмеримость размеров жертв и краба сказывалась и на частоте поедания корма (рис. 47). В Кольском заливе повсеместно такая ситуация происходит с фораминиферами, которые практически исчезают из рациона крабов при достижении ими 4-летнего возраста. По мере роста крабы перестают питаться мелкими офиурами. Они начинают чаще потреблять более крупных морских ежей и звезд, доступных источников кальция. С увеличением размеров тела крабы в качестве белкового дополнения к обычной пище увеличивают в рационе долю мертвой рыбы и отходов рыбного промысла. Частота потребления полихет, двустворчатых и брюхоногих моллюсков в Кольском заливе с возрастом крабов не претерпевает существенных изменений, меняются только размеры жертв.

В губе Дальнезеленецкая по мере роста крабов пищевой спектр также расширяется. Частота встречаемости в рационе двустворчатых,

брюхоногих моллюсков, полихет, морских ежей, асцидий и рыб с возрастом увеличивается, офиур – остается постоянным, а фораминифер, гидроидов, ракообразных и мшанок – уменьшается. Отмечено также, что с возрастом увеличивается встречаемость в пищевых комках крабов различного антропогенного мусора. В обоих районах исследования у крабов в возрасте 1+...3+ смена объектов питания происходит одинаково по основным группам бентоса. Нами не рассмотрена возрастная динамика питания крабов в возрасте 0+ и 4+ из-за незначительного объема выборки.

Подобная смена питания с возрастом снижает пищевую конкуренцию у крабов разных размеров и позволяет более полно использовать кормовую базу.

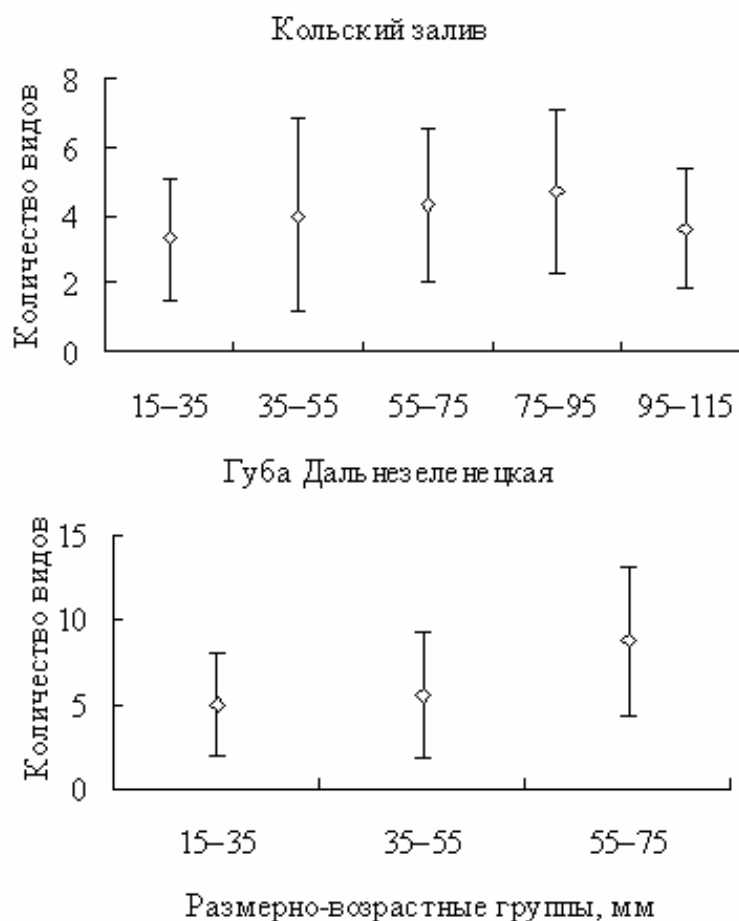


Рис. 46. Возрастная динамика спектров питания молоди камчатского краба

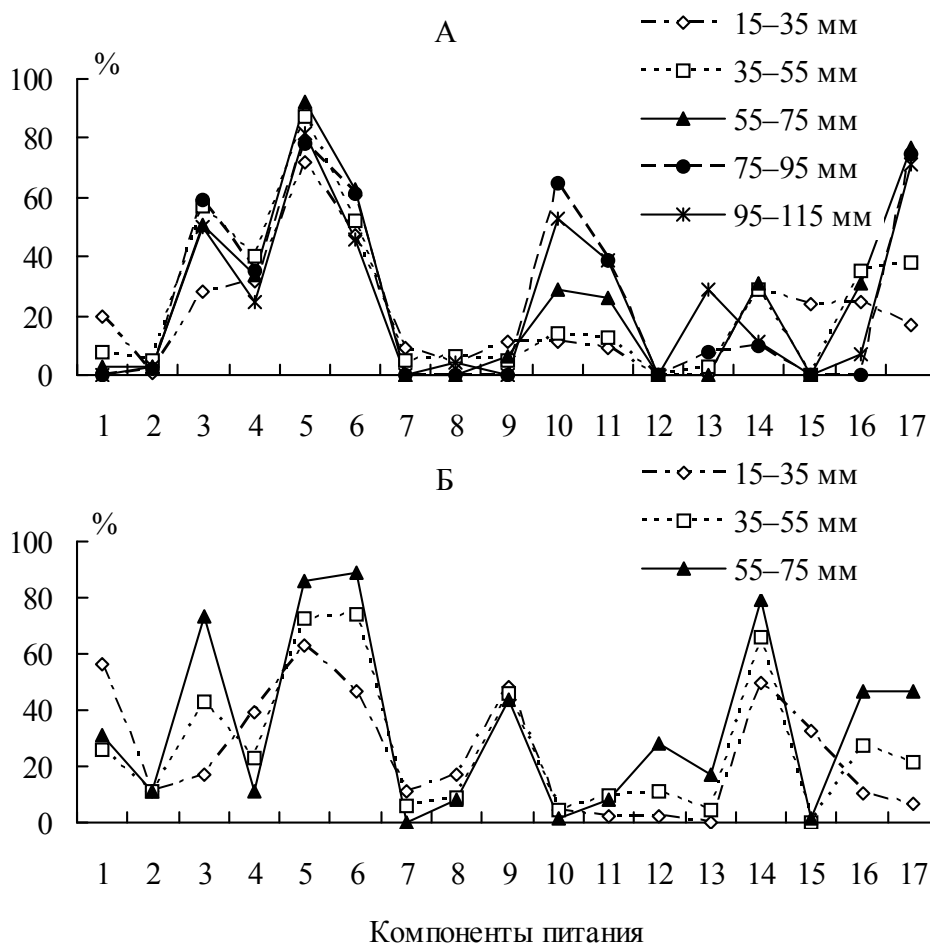


Рис. 47. Возрастная динамика питания молоди камчатского краба в Кольском заливе (А) и губе Дальнезеленецкая (Б):

1 – Foraminifera, 2 – Hydroidea, 3 – Polychaeta, 4 – Crustacea, 5 – Bivalvia, 6 – Gastropoda, 7 – Polyplacophora, 8 – Bryozoa, 9 – Ophiuroidea, 10 – Asteroidea, 11 – Echinoidea, 12 – Ascidia, 13 – рыба, 14 – водоросли, 15 – ил, 16 – детрит, 17 – антропогенный мусор

Предварительная оценка выедания камчатским крабом морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis*. Морские ежи *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller, 1776) – один из обычных объектов питания камчатского краба в прибрежье Баренцева моря (Кузьмин, Гудимова, 2002). Образую большие скопления в верхней сублиторали, они играют важную роль в формировании и метаболизме морских экосистем (Холодов, 1981). Прежде всего, они способны выедать заросли макрофитов, иногда уничтожая их полностью (Lawrence, 1975). В процессе пи-

тания ежи преобразуют водоросли в детрит, потребляемый, в свою очередь, детритофагами и сестонофагами. Выделяя в окружающую среду различные метаболиты, они служат дополнительными поставщиками биогенных солей для планктона, особенно в летний период, когда наблюдается дефицит азота и фосфора (Гаркавая и др., 1972; Пропп, Рябушко, 1973; Холодов, 1981). Молодь морского ежа питается пикша (Некоторые аспекты ..., 2001). Кроме того, ежи *S. droebachiensis* также являются объектом браконьерского промысла.

Камчатский краб в своем естественном ареале причислен к хищникам, способным регулировать численность морских ежей, в том числе и рода *Strongylocentrotus*. Регуляция численности *S. droebachiensis* особенно актуальна в тех районах, где прессинг с их стороны на сообщества макрофитов особенно велик и происходит масштабное уничтожение водорослевого покрова – у тихоокеанских берегов Северной Америки, у Атлантического побережья Канады, у берегов Исландии, в норвежских водах (Green, Mann, 1976; Foreman, 1977; Hagen, 1983). В этих районах заросли макрофитов уничтожаются с определенной цикличностью. Основным фактором, регулирующим численность иглокожих, является их массовая гибель вследствие эпизоотий.

В 2003 году в губе Дальнезеленецкая исследовано питание 60 взрослых самок с шириной карапакса 120–175 мм, 21 взрослого самца с шириной карапакса 131–182 мм и 30 молодых камчатских крабов с шириной карапакса 19–70 мм (рис. 48).

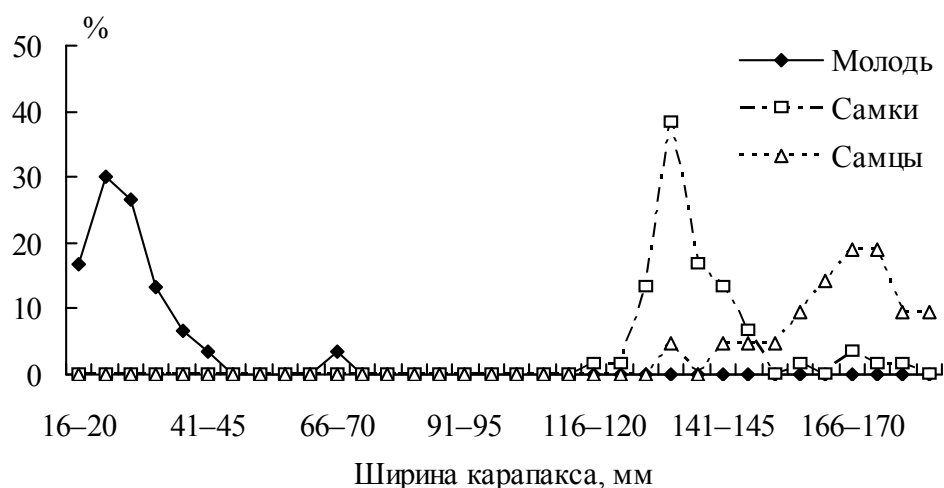


Рис. 48. Размерный состав исследованных крабов в губе Дальнезеленецкая в 2003 г.

Морскими ежами *S. droebachiensis* кормились 50 % самок и 47 % самцов. Количество морских ежей, съеденных за сутки, варьировало от 1 до 4, в среднем 1.5 ежа на одного краба. Взрослые камчатские крабы питались особями диаметром 8–70 мм, но наиболее часто потребляли ежей диаметром 10–35 мм (рис. 49).

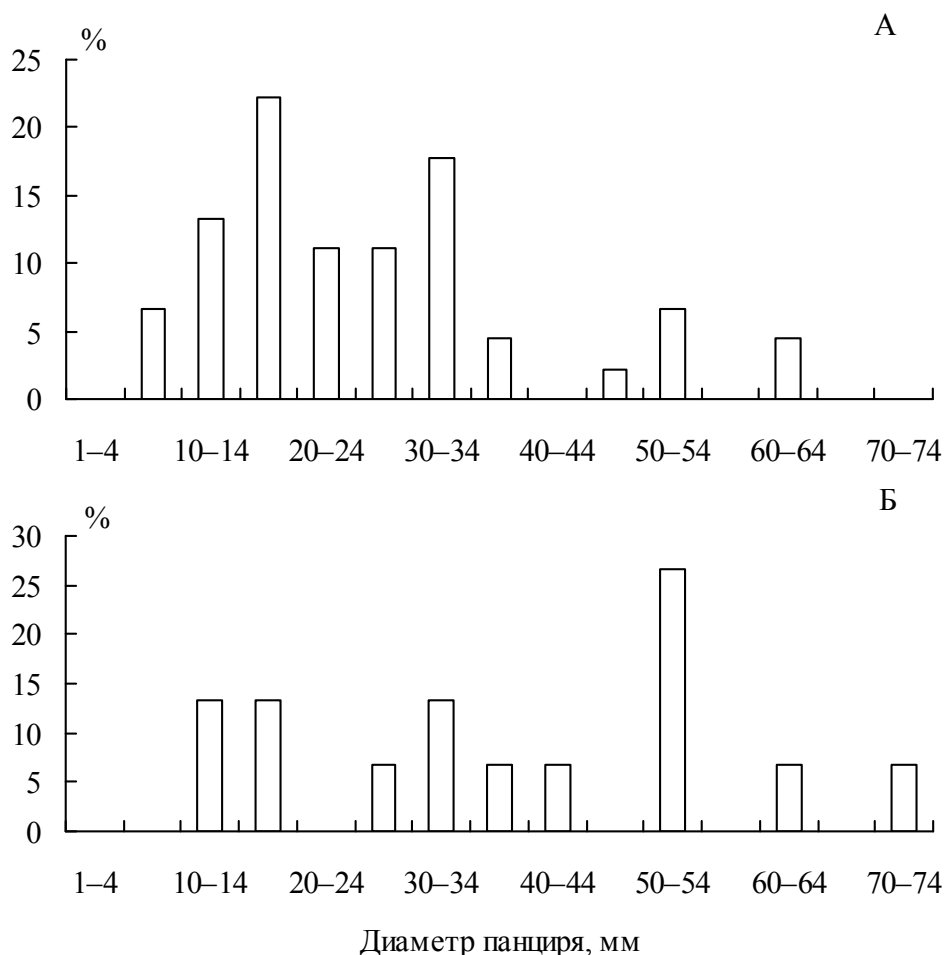


Рис. 49. Размерный состав взрослых самок (А) и самцов (Б) морских ежей из пищеварительных трактов камчатских крабов губы Дальнезеленецкая в 2003 г.

В желудочно-кишечном тракте самок камчатского краба отмечены *S. droebachiensis* диаметром 8–60 мм. Крупные особи с диаметром панциря от 50 мм и более были встречены только у 16.7 % самок. Взрослые самцы краба питались ежами диаметром 13–70 мм, при этом

крупные морские ежи были встречены у 55.6 % самцов. Самцы камчатского краба отличались от самок большими размерами. Так, средняя ширина карапакса самок составляла 137 мм (масса – 1578 г), самцов – 166 мм (масса – 2725 г), поэтому им были доступны более крупные ежи.

Реконструкция биомассы съеденных морских ежей показала, что самки камчатского краба уничтожали за сутки от 1 до 135 г ежей (в среднем 19 г). Самцы в сутки выедали от 11 до 143 г (в среднем 54 г). Всего за сутки тридцатью самками было уничтожено 45 ежей общей массой 579 г, девятью самцами – 15 ежей общей массой 490 г.

В содержимом пищеварительного тракта молодых крабов фрагментов *S. droebachiensis* не обнаружено.

В 2004 году проанализировано питание 47 взрослых самок с шириной карапакса 126–162 мм, 7 взрослых самцов с шириной карапакса 139–170 мм и 21 молодого краба с шириной карапакса 36–90 мм (рис. 50). Желудочно-кишечный тракт был пустым только у 1 взрослого самца и 3 молодых крабов.

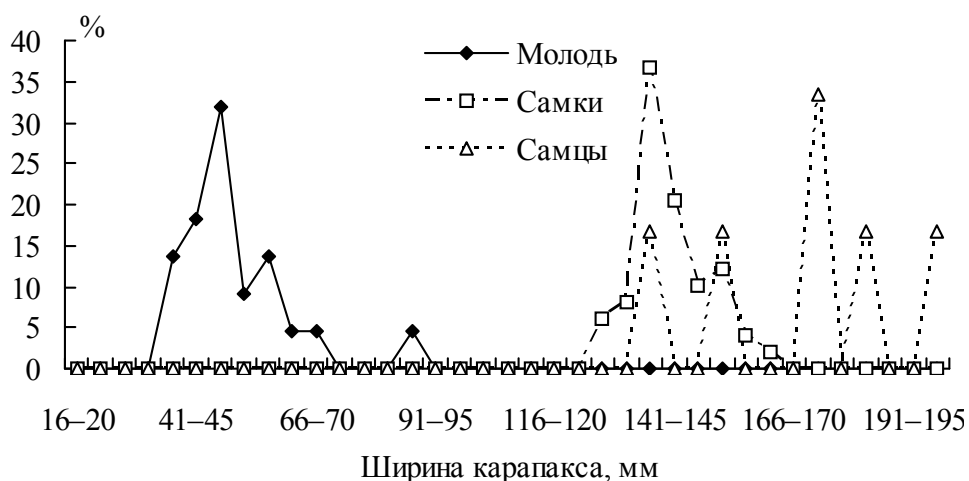


Рис. 50. Размерный состав исследованных крабов в губе Дальнезеленцкая в 2004 г.

Морские ежи входили в рацион 64 % самок и 28 % молодых крабов. В пищевых комках исследованных взрослых самцов фрагментов *S. droebachiensis* не обнаружено. У самок количество съеденных за сутки ежей варьировало от 1 до 9 (в среднем 3.7). Минимальный размер ежа из желудочно-кишечного тракта камчатского краба составил 2.5 мм в диаметре, максимальный – 80 мм. Самки краба использовали в пищу

преимущественно мелких ежей, особенно многочисленными в пищевых комках были особи с диаметром панциря 5–20 мм (рис. 51). Было отмечено всего три случая использования в пищу крупных *S. droebachiensis*, размером более 50–60 мм.

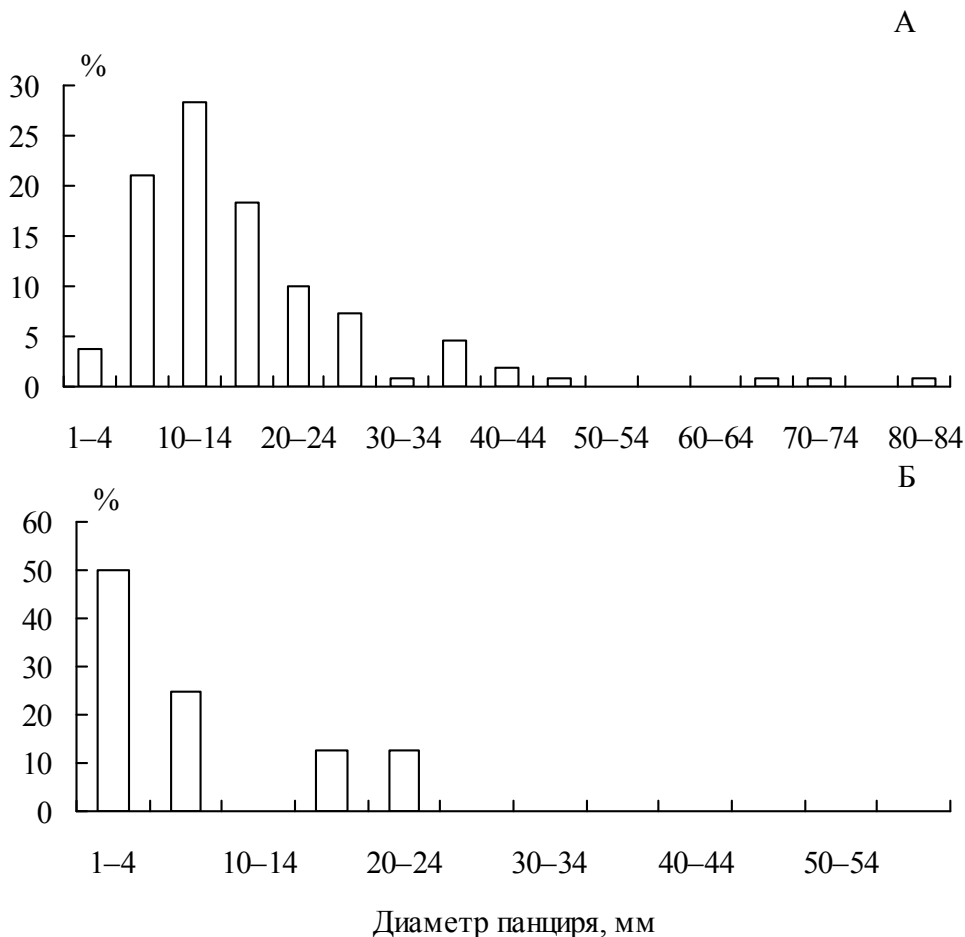


Рис. 51. Размерный состав морских ежей из пищеварительных трактов взрослых самок (А) и неполовозрелых (Б) камчатских крабов губы Дальне-зеленецкая в 2004 г.

Минимальная восстановленная масса съеденных за сутки морских ежей составила 0.6 г, максимальная – 178 г (в среднем 26 г). Общее количество уничтоженных за сутки тридцатью самками краба *S. droebachiensis* – 109 экз. общей массой 796 г.

Морские ежи входили в рацион молодых камчатских крабов с шириной карапакса 39–70 мм. Диаметр ежей варьировал от 2 до 22 мм.

Количественно преобладали очень мелкие особи до 9 мм в диаметре. Масса съеденных за сутки ежей колебалась от 0.1 до 4.0 г. Всего пять молодых крабов уничтожили за сутки 8 особей *Strongylocentrotus* sp. общей массой 7 г.

В других районах Мурманского побережья встречаемость особей *S. droebachiensis* в рационе половозрелых крабов имеет сходные значения, а у молоди краба отмечена немногим более высокая частота встречаемости морских ежей в пищевых комках (табл. 21).

Т а б л и ц а 21

**Частота встречаемости морских ежей в питании крабов
в прибрежье Баренцева моря по литературным данным, %**

Район исследований	Метод сбора	Взрослые крабы	Неполовозрелые крабы	Литературный источник
Губа Ура	Л	40	–	Сенников, Шацкий, 2002
	Д	–	24–52*	Матюшкин, 2002
Губа Териберская	В	–	17**–25*	Гарвердиева, 2003
Варангер-фьорд	В	–	17–53	Ржавский, Переладов, 2003
Губа Дальнезеленецкая	В	–	2**–13*	О биологии ..., 2004

*Оседлая молодежь.

**Кочующая молодежь.

ПРИМЕЧАНИЕ. Метод сбора материала: Л – ловушечный, Д – драгировка, В – водолазный.

Таким образом, в прибрежье Баренцева моря в летний период морские ежи наиболее интенсивно выедаются взрослыми камчатскими крабами, а именно половозрелыми самками. Анализ питания краба за 2 года показал, что уровень истребления ежей остается достаточно высоким. В 2003 году примерно половина всех взрослых крабов, а в 2004 г. – более половины ежедневно съедали минимум одного, но чаще – несколько морских ежей.

Результаты исследований подтверждают изменения в размерно-возрастной структуре ежей в губе Дальнезеленецкая, выраженные в уменьшении плотности поселения и возрастании доли крупных особей, что связывают с интенсивным выеданием молоди (О распределении ..., 2004; Влияние ..., 2005). Взрослые камчатские крабы вполне в состоянии справиться с крупными ежами диаметром 70–80 мм. К тому

же, по результатам тотального сбора макробентоса, в губе Дальнезеленецкая на дне обильны именно особи среднего и крупного размера (О распределении ..., 2004; Влияние ..., 2005). Однако из всей популяции ежей в наибольших количествах уничтожались молодые особи с диаметром до 20–30 мм. Это может быть связано или с доступностью и обилием ежей младших возрастных групп на субстрате, или с проявлением своего рода избирательности в питании, когда предпочтение отдается мелким кормовым объектам, разделка которых требует меньше усилий. Молодь ежей обычно прячется в ризоидах ламинарий и в других убежищах (Влияние ..., 2005), поэтому, скорее всего, верно второе предположение.

Суммарный запас *S. droebachiensis* (с учетом особей непромыслового размера) в прибрежье Кольского полуострова оценен в 3.8 млрд экз. (Соколов, Штрик, 2004). Общая численность крабов в российских прибрежных водах неизвестна. В 2003 году в Варангер-фьорде и Мотовском заливе численность икряных самок была оценена в 9.2 млн экз. (Соколов, Штрик, 2004). При пересчете на все побережье Кольского полуострова численность половозрелых самок может составить до 12–13 млн экз., с учетом ее резкого снижения при продвижении на восток. Принимая во внимание, что морские ежи входят в рацион примерно половины всех икряных самок, в прибрежье Баренцева моря ежедневно может быть уничтожено от 6 до 18 млн ежей (0.3 % суммарного запаса *S. droebachiensis*), или в среднем 360 тыс. т.

На мелководьях взрослые самки проводят около 4–6 мес., за этот период выедание морских ежей может теоретически составить 720–2160 млн экз. общей массой 21600 тыс. т, что составляет от 20 до 50 % запаса *S. droebachiensis*. Поскольку никаких катастрофических последствий воздействия камчатского краба на популяцию морских ежей в последние годы не наблюдается, а отмечается только снижение их плотности поселения в губах и заливах и изменение модальных размеров, по-видимому, имеет место недооценка общей численности ежей в прибрежье.

Молодые особи *P. camtschaticus* способны регулировать численность *S. droebachiensis* наравне со взрослыми животными. Эта особенность неполовозрелых крабов будет полезна у побережья Норвегии, где в отдельных местах периодически наблюдается массовое истребление зарослей ламинариевых водорослей в периоды вспышки численности морских ежей.

На Мурманском побережье интенсивное выедание морских ежей нельзя однозначно назвать благоприятным фактором. Еще до вселения камчатского краба (и после него) у берегов Мурмана не было зафиксировано ни полного уничтожения зарослей водорослей, ни массовой гибели ежей *S. droebachiensis*. Об этом свидетельствуют несколько десятилетий наблюдений за состоянием ламинариевых сообществ и популяциями морских ежей. Постоянство существования ламинариевых сообществ и популяций морских ежей свидетельствует о сбалансированности пресса ежей на макрофиты у Мурманского побережья (Анисимова, 1998). Наблюдаемая вспышка численности морских ежей вызвана потеплением Арктики. При наступлении неблагоприятных условий для размножения *S. droebachiensis* или при распространении среди них заболеваний, существует риск снижения плотности поселения на фоне интенсивного выедания крабами, в том числе и неполовозрелыми, молоди ежей.

Глава 4

СИМБИОНТЫ И ОБРАСТАТЕЛИ КАМЧАТСКОГО КРАБА

Исследование симбиотических связей камчатского краба в Баренцевом море ранее ограничивалось изучением его эктопаразитов и рыбьих пиявок *Johanssonia arctica* (Бакай, Кузьмин, 1997; Бакай, 2003; Утевский и др., 2005). Другим симбионтам, которые часто встречаются на камчатском крабе, должного внимания не уделялось. Изучение биологии симбионтов позволяет выявить характер их воздействия на хозяина. В зависимости от условий окружающей среды взаимодействие между видами, входящими в симбиотические сообщества, может варьировать в широких пределах: от мутуализма и комменсализма до паразитизма (Gomulkiewicz et al., 2003). Оказывая положительное или отрицательное воздействие на хозяина, симбионты могут влиять на динамику его популяции (New symbiotic ..., 2001). Камчатский краб является чужеродным для Баренцева моря видом, поэтому исследование его симбиотических ассоциаций актуально для более детальной оценки комплекса воздействий *Paralithodes camtschaticus* на экосистему Баренцева моря.

За период исследований на камчатских крабах нами обнаружен 41 вид организмов (табл. 22). *Harmothoe imbricata*, *H. impar impar*, *Platibdella olriki*, *Ischyrocerus anguipes* отмечены в качестве симбионтов впервые. Все найденные виды являются аборигенными обитателями Баренцева моря.

Среди гидроидов, которые встречались у камчатского краба, преобладали виды рода *Obelia*. Они широко распространены в северных морях как типичные представители сообществ обрастателей (Пантелева, 2004). Отдельно следует упомянуть о нахождении на крабах *Coryne hincksii*. Впервые в Баренцевом море этот вид был описан в 1922 г.

с поверхности гидроидов, а также с панциря крабов *Hyas* sp. (Scheuring, 1922). До последнего времени в Баренцевом море *C. hincksii* не отмечали. И лишь в 2002 г. этот вид был зарегистрирован Н.Н.Пантелеевой (2003) на панцирях камчатских крабов в губе Амбарная и нами дважды в губе Дальнезеленецкая в 2006 г. По мнению Н.Н.Пантелеевой (2003, 2005), *C. hincksii* обладает избирательностью к субстрату. Находки этого гидроида только на других животных свидетельствуют об облигатном характере симбиоза *C. hincksii* с камчатским крабом.

Т а б л и ц а 22

Экстенсивность заселения камчатских крабов симбионтами и обрастателями в Баренцевом море в 2004–2006 гг., %

Таксон	Губа Дальне- зеленецкая	Губа Долгая	Губа Сайда
Hydrozoa	4.81	3.97	1.11
<i>Coryne hincksii</i> Bonnevie, 1898	0.29	–	–
<i>Gonathyrae loveni</i> (Allman, 1859)	0.29	–	–
<i>Halecium beanii</i> (Johnston, 1838)	0.44	–	–
<i>Halecium labrosum</i> Alder, 1859	0.15	–	–
<i>Halecium marsupiale</i> Bergh, 1887	0.15	–	–
<i>Obelia geniculata</i> (L., 1758)	3.85	2.98	0.28
<i>Obelia longissima</i> (Pallas, 1766)	4.21	1.99	0.78
Nemertini			
Nemertini gen. spp.	0.58	–	–
Polychaeta	4.23	2.98	0.61
<i>Bushiella (Jugaria) similis</i> (Bush, 1905)	0.15	–	–
<i>Chone</i> sp.	0.15	–	–
<i>Circeis armoricana</i> Saint-Joseph, 1894	1.17	0.28	1.66
<i>Eumida sanguinea</i> (Oersted, 1843)	0.44	–	–
<i>Harmothoe imbricata</i> (L., 1767)	2.04	1.32	0.33
<i>Harmothoe impar impar</i> (Johnston, 1839)	0.15	–	–
<i>Harmothoe</i> sp.	0.15	–	–
<i>Lepidonotus squamatus</i> (L., 1767)	0.29	–	–
Syllidae gen. sp.	0.29	0.33	–
<i>Typosyllis armillaris</i> (O.F.Müller, 1776)	0.15	–	–
<i>Thelepus cincinnatus</i> (Fabricius, 1780)	0.15	–	–
Hirudinea	3.94	–	0.22
<i>Crangonobdella fabricii</i> (Malm, 1863)	0.44	–	–
<i>Johanssonia arctica</i> (Johansson, 1898)	3.35	–	0.22
<i>Platibdella olriki</i> (Malm, 1863)	0.15	–	–

Окончание табл. 22

Таксон	Губа Дальне- зеленецкая	Губа Долгая	Губа Сайда
Bivalvia	4.08	13.91	0.78
<i>Heteranomia scuamula</i> (Linne, 1767)	0.58	0.33	–
<i>Hiatella arctica</i> (Linne, 1767)	0.29	–	–
<i>Musculus discors</i> (Linne, 1767)	0.15	–	–
<i>Mytilus edulis</i> Linne, 1758	3.21	13.91	0.78
Gastropoda	0.44	–	–
<i>Margarites</i> sp.	0.15	–	–
<i>Mohrensternia</i> sp.	0.29	–	–
Amphipoda	46.50	30.79	9.98
<i>Ischyrocerus commensalis</i> Chevreux, 1900	30.03	29.47	9.98
<i>Ischyrocerus anguipes</i> Krøyer, 1838	15.60	1.32	–
<i>Gamarellus homari</i> (Fabricius, 1779)	0.87	–	–
Cirripedia	2.48	42.39	14.77
<i>Balanus crenatus</i> Brugiere, 1789	2.48	42.38	14.77
<i>Balanus balanus</i> (Linne, 1758)	0.15	–	–
<i>Semibalanus balanoides</i> (L., 1766)	–	–	0.06
Bryozoa	1.46	0.99	0.17
<i>Doryporella spathulifera</i> (Smitt, 1868)	0.15	–	–
<i>Crisia denticulata</i> (Smitt, 1865)	0.58	–	–
<i>Callopora lineata</i> (L., 1767)	1.17	0.66	0.06
<i>Lichenopora hispida</i> (Fleming, 1828)	0.73	0.33	0.06
<i>Lichenopora verrucaria</i> (Fabricius, 1780)	0.15	–	–
<i>Tricellaria gracilis</i> (Van Beneden, 1848)	0.29	–	–
<i>Scrupocellaria arctica</i> (Smitt, 1868)	0.58	0.33	0.11
Echinodermata			
<i>Ophiura robusta</i> (Aures, 185)	0.15	–	–

В отечественных работах (Клитин, 2003; Устименко и др., 2006) список полихет, поселяющихся на панцире камчатских крабов, ограничивается сидячими формами, в основном спирорбисами. Представители семейств Spirorbidae и Sabellidae (*Chone* sp.) – обычные обрастатели различных субстратов, часто поселяются на поверхности гидробионтов (Williams, McDermott, 2004; Dvoretsky, Dvoretsky, 2008).

Свободноживущие полихеты рода *Harmothoe* отмечены нами на камчатских крабах во всех районах исследований. Виды *H. impar impar* и *H. imbricata* зарегистрированы впервые (Дворецкий и др., 2006). Последний вид известен как факультативный симбионт рака-отшельника *Pagurus ochotensis* (Pettibone, 1963). Другие представители

рода *Harmothoe* описаны в ассоциации с декаподами в морях северных широт (Reiss et al., 2003). Исходя из относительно частой встречаемости *Harmothoe* spp. на крупных крабах и учитывая их подвижность, которая позволяет выбирать место поселения, можно предположить, что черви рода *Harmothoe* являются факультативными комменсалами камчатского краба.

На камчатском крабе найдено три вида рыбьих пиявок – *Johanssonia arctica*, *Crangonobdella fabricii* и *Platibdella olrirki*. Два первых представителя – давно известные сожители крупных ракообразных. Особенности распределения пиявок *J. arctica* на камчатских крабах в Баренцевом море описаны ранее (Бакай, Кузьмин, 1997; Бакай, 2003). В Баренцевом море она также заселяет других крабов-литодид: *Lithodes maia* (Dvoretsky, Dvoretsky, 2008) и краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (Павлов, Соколов, 2003). Следует отметить, что недавно *J. arctica* также отмечена в Охотском море на покровах краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* (Utevsky, Trontelj, 2004). Пиявки *C. fabricii* встречаются на камчатских крабах у берегов Сахалинской гряды (Клитин, Лабай, 2002; Клитин, 2003) и на родственных равношипых крабах *Lithodes aquespinus* этого же района (Живоглядова, 2006). По мнению всех авторов, пиявки являются факультативными симбионтами камчатского краба.

Распространенными симбионтами камчатского краба являются бокоплавцы *Ischyrocerus commensalis*. Для этого вида характерны высокие показатели экстенсивности заселения хозяев во всех исследованных нами районах. *Ischyrocerus commensalis* был отмечен на камчатских крабах у берегов Норвегии (Jansen et al., 1998) и в морях Дальнего Востока (Клитин, 2003). Он встречается в ассоциациях с другими видами крупных десятиногих раков – *Chionoecetes opilio* (Steele et al., 1986), *Hyas* sp. (Vader, 1996) и *Lithodes maia* (Dvoretsky, Dvoretsky, 2008), а также в свободноживущем состоянии (Гурьянова, 1951). Большинство исследователей считает *I. commensalis* факультативным комменсалом.

Близкородственный вид *Ischyrocerus anguipes* на камчатском крабе отмечен нами впервые (Дворецкий и др., 2004; Dvoretsky, Kuzmin, 2005). Этот вид весьма обычен в районе губы Дальнезеленецкая, где образует массовые скопления свободноживущих особей (Кузнецов, 1964). Экстенсивность и интенсивность заселения краба этим видом существенно ниже, чем *I. commensalis*. Кроме того, существенно раз-

личается локализация этих видов. Если распределение *I. anguipes* практически соответствует порядку ранжирования площадей участков поверхности хозяина, то *I. commensalis* предпочитает ротовые придатки, жабры и сочленения конечностей. Все это, на наш взгляд, свидетельствует о менее специализированном характере ассоциации между *I. anguipes* и крабом. В то же время, постоянная встречаемость на крабах и активное размножение на их поверхности позволяют и в этом случае говорить о факультативном комменсализме амфиподы (Дворецкий, 2006).

Усоногие раки, моллюски, мшанки – типичные представители сообщества обрастателей и не могут считаться симбионтами краба, несмотря на довольно высокую частоту их встречаемости на декаподах (Taylor, 1991; Клитин, 2003; Reiss et al., 2003; Живоглядова, 2006; Savoie et al., 2007a; Dvoretsky, Dvoretsky, 2008).

Таким образом, большинство животных, обнаруженных на камчатском крабе, являются его обрастателями, поселяющимися с той же вероятностью и на любых других твердых субстратах. В эту категорию попадают баянусы, полихеты-спирорбиды, мшанки, моллюски, большинство гидроидов. В то же время, здесь же встречаются подвижные, свободноживущие организмы, оказавшиеся на крабе случайно. Это большинство эррантных полихет, немертины, офиуры, амфипода *Gamarellus homari*. Количество настоящих симбионтов не велико. Это гидроид *C. hincksii*, все три вида рыбьих пиявок, вероятно, полихеты *Harmothoe* и амфиподы *Ischyrocerus*.

Высокая встречаемость отдельных симбионтов и обрастателей краба позволила исследовать особенности их биологии. Так нами впервые были изучены основные биологические характеристики амфипод *Ischyrocerus commensalis*, расширены данные по биологии близкородственного вида *I. anguipes*, дополнены сведения по биологии ассоциированным с крабов усоногих раков *B. crenatus*.

Биология симбионтов. *Ischyrocerus commensalis* зарегистрирован при минимальной ширине карапакса краба 36 мм и максимальной – 200 мм. Экстенсивность заселения крабов варьировала от 9.9 до 30.0 %, интенсивность – от 1 до 492 экз.

В популяции *I. commensalis* доминировали самки. Соотношение самцы:самки – от 0.71 до 0.88. Преобладание самок в популяции распространено у многих морских гидробионтов различных таксономиче-

ских групп, например, у эвфаузиид (Тимофеев, 1997), копепод (Сажина, 1987), головоногих моллюсков (Несис, 1985) и, вероятно, генетически обусловлено.

Максимальная длина тела рачков 12.5 мм. Это существенно больше, чем указывают другие исследователи (Гурьянова, 1951). Средняя длина тела самок составила 7.1 ± 0.24 мм, что превышает аналогичный показатель у самцов (6.8 ± 0.13 мм). Масса тела также больше у самок (7.7 ± 0.31 мг), чем у самцов (6.8 ± 0.41 мг). Зависимость массы (W , мг) от длины тела (L , мм) аппроксимируется степенными уравнениями:

$$W = 0.0141L^{3.0771} (R^2 = 0.8799) \text{ для самцов,}$$
$$W = 0.0143L^{3.0833} (R^2 = 0.887) \text{ для самок.}$$

Логистическое уравнение, описывающее долю половозрелых самок *I. commensalis* (y , %) в зависимости от длины тела бокоплава (x , мм) имеет вид

$$y = \frac{100}{1 + e^{(23.247 - 3.470x)}} (R^2 = 0.7904).$$

Размер 50 %-й морфометрической половозрелости (SFM50) для самок *I. commensalis* составляет по длине тела 6.70 мм. Это позволит сравнивать особенности репродукции амфипод данного вида из разных географических районов.

В среднем индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) составила 30.8 ± 0.5 (16–73) экз. Показатели ИАП у самок в исследованных районах практически не отличаются, что подтвердил и статистический анализ. Индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) самок *Ischyrocerus commensalis* варьировала от 0.8 до 10.2 яиц/мг, в среднем 2.6 ± 0.06 яиц/мг. У более крупных самок ИАП выше, чем у мелких особей. При этом ИОП ниже у самок *I. commensalis* с большей длиной тела. Диаметр икринок у самок *I. commensalis* варьировал в пределах 0.3–0.6 мм, составив в среднем 0.46 ± 0.01 мм.

Сезонные особенности распределения самок с икрой разных стадий зрелости в зависимости от размеров указывают на то, что летом массовое размножение вида начинается в июле и в августе достигает пика (рис. 52).

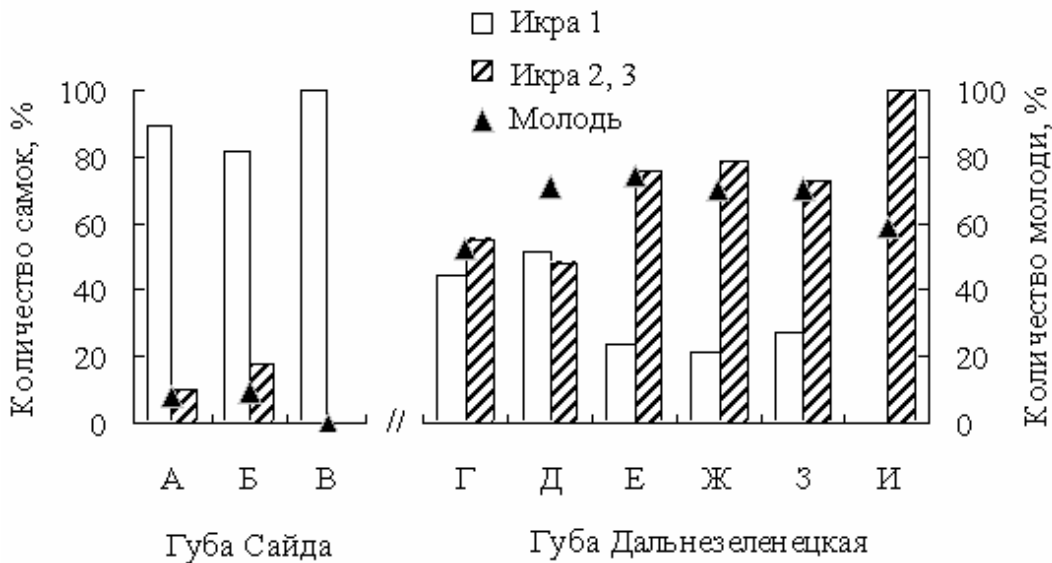


Рис. 52. Сезонная встречаемость разных стадий зрелости икры у самок *Ischyrocercus commensalis* в Баренцевом море:

А – 26–30 мая, Б – 31 мая–04 июня, В – 5–9 июня, Г – 30 июля–3 августа, Д – 4–8 августа, Е – 9–13 августа, Ж – 14–18 августа, З – 19–23 августа, И – 24–28 августа

В губе Дальнезеленецкая распределение *I. commensalis* на теле камчатского краба было следующим: на карапаксе – 6.3 %, на конечностях – 30.3 %, на абдомене – 4.3 %, в жабрах – 29.8 %, на ротовом аппарате крабов – 29.2 %; в губе Долгая: на карапаксе – 2.3 %, конечностях – 7.3 %, абдомене – 2.7 %, в жабрах – 68.6 % и на ротовом аппарате – 19.1 %. Таким образом, максимальная концентрация симбионтов отмечена не на самом большом по площади участке поверхности – карапаксе, а на конечностях, ротовом аппарате и жабрах (рис. 53).

Особи разных возрастных и соответственно размерных групп преобладали на различных участках тела хозяина: на абдомене, конечностях и ротовом аппарате бокоплавов с длиной тела 5–7 мм, в жабрах – 3–5 мм, на карапаксе – 1–3 мм.

Рассмотрим случай локализации амфипод в жабрах краба, где бокоплавов строят своеобразные домики из частиц ила или песка (рис. 54).

Количество бокоплавов в жабрах составило 1–220 экз. на одного краба. По мере роста краба происходит увеличение заселенности его жабр амфиподами, также возрастает и количество пустых домиков в органах дыхания. Амфиподы заселяют жаберы неравномерно. Наибольшее удельное количество рачков наблюдается в первом блоке жабр,

который находится в непосредственной близости от ротового аппарата. Крупные особи в основном заселяют блоки с относительно более крупными жаберными лепестками. По мере удаления от ротового аппарата плотность поселения бокоплавов *I. commensalis* в жабрах хозяина снижается от 2.36 экз/г жабр в первом блоке до 0.23 экз/г жабр в пятом (рис. 55).

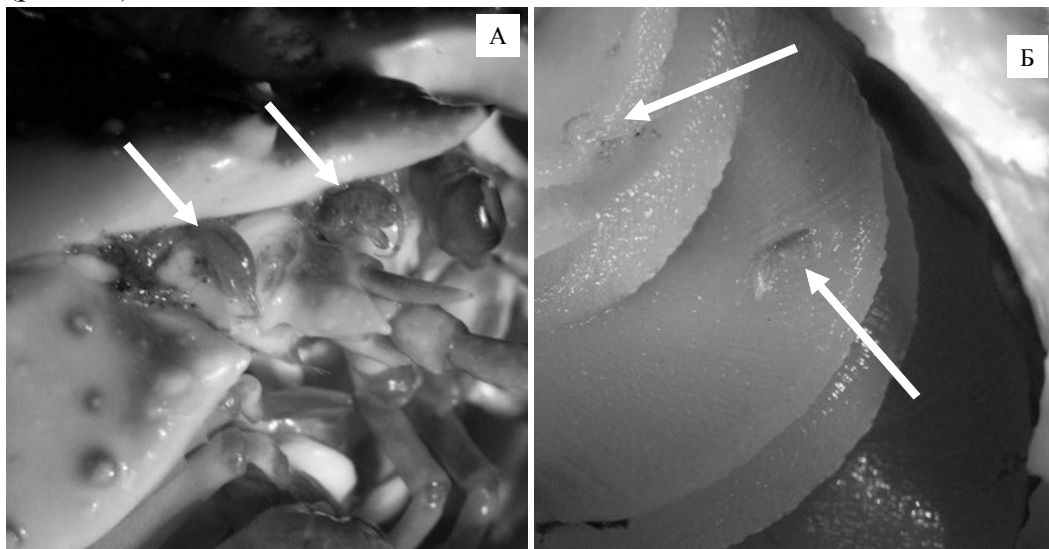


Рис. 53. Локализация амфипод *Ischyrocerus commensalis* на ротовом аппарате (А) и в жабрах (Б) камчатского краба

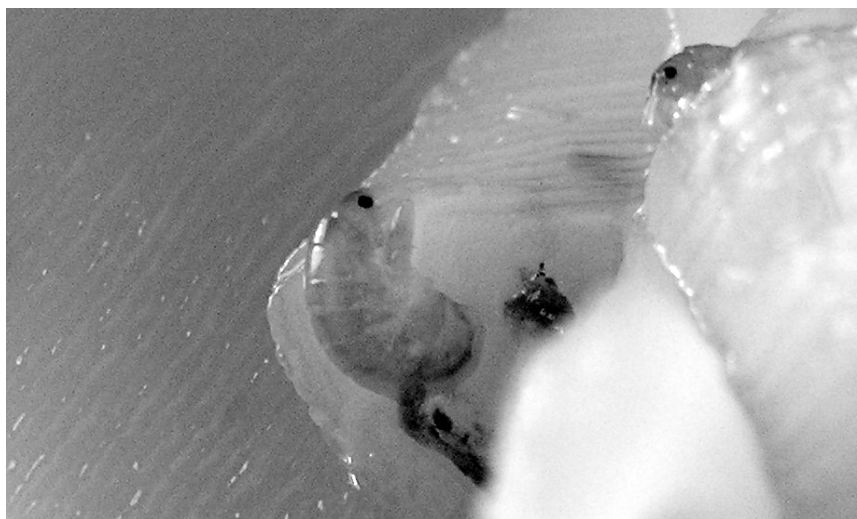


Рис. 54. Домик *Ischyrocerus commensalis* в жабрах камчатского краба

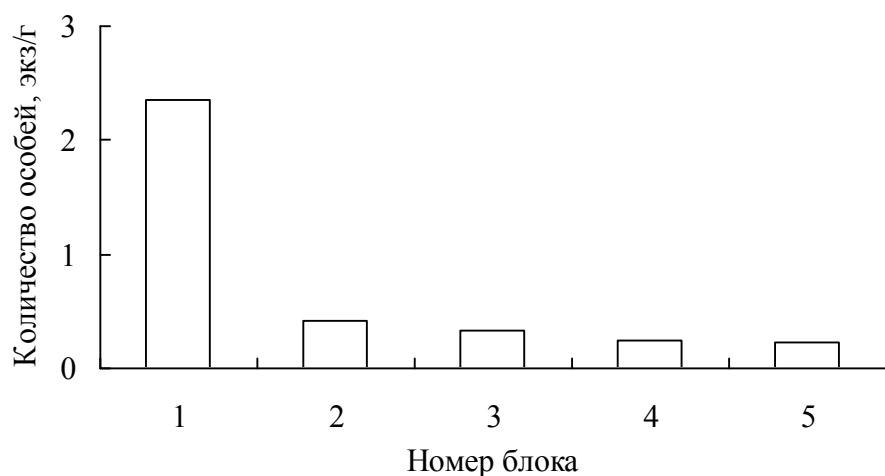


Рис. 55. Количественное распределение *Ischyrocerus commensalis* в жабрах камчатского краба в губе Дальнезеленецкая

Исходя из особенностей локализации, можно предложить следующую схему формирования симбиотических ассоциаций *I. commensalis* с камчатским крабом. Краба заселяют взрослые особи симбионтов, которые концентрируются на его ротовом аппарате. Об этом свидетельствует преобладание на небольших крабах именно крупных амфипод. В период массового размножения происходит выпуск молоди, часть которой (самые мелкие особи) в этот момент локализуется недалеко от родительских особей также на ротовом аппарате. Впоследствии молодь (в результате внутривидовой конкуренции за пищу) расселяется по телу хозяина – на конечности, карапакс и жабры. По мере роста амфиподы, которые поселились на передних жабрах, мигрируют к задней части тела краба, где жаберные лепестки более крупные, а затем перемещаются на поверхность тела краба. При большом размере хозяина, когда он может пропускать ежегодную линьку, на экзоскелете краба происходит смена нескольких поколений *I. commensalis*.

Ischyrocerus anguipes отмечен у крабов с минимальной шириной карапакса 40 мм и максимальной – 200 мм. Экстенсивность заселения 1.3–15.6 %, интенсивность – 1–32 экз.

Биология данного вида в губе Дальнезеленецкая как свободноживущего детально изучена В.В.Кузнецовым (1964). Результаты наших исследований во многом аналогичны тем, что были получены ранее.

В течение трех лет в популяции амфипод *I. anguipes* отношение самцы:самки не было постоянным, однако самки всегда преобладали. Наиболее выраженная разница в численности самцов и самок отмечена в 2004 г. (0.43), наименее – в 2006 г. (0.64). В целом количество самок (235 экз.) примерно в 2 раза превосходит численность самцов (122 экз.). Отметим некоторые отличия в соотношении количества самцов к количеству самок. По нашим данным, оно составило 0.52, в то время как В.В.Кузнецов (1964) приводит результаты, согласно которым эта величина составляет 0.83. Возможно, различия обусловлены тем, что для самок поселение на камчатских крабах более предпочтительно, на что указывает и то, что подавляющее большинство крупных рачков – самки.

Летний пик размножения *I. anguipes* приходится на июль.

Средняя длина (4.2 ± 0.08 мм) и масса (1.5 ± 0.11 мг) тела самок превышала аналогичные показатели самцов (соответственно 3.8 ± 0.08 мм, 1.1 ± 0.07 мг). Зависимость массы (W , мг) от длины (L , мм) тела особей имеет вид

$$W = 0.0618L^{2.0386} (R^2 = 0.5366) \text{ для самцов,}$$

$$W = 0.0385L^{2.4202} (R^2 = 0.6752) \text{ для самок.}$$

Все самки с размерами более 5.2 мм несут в марсупиуме икру, в то время как В.В.Кузнецов (1964) приводит такие данные для самок с длиной тела более 6 мм. По нашим данным, в среднем ИАП составила 12 экз., в то время как по данным В.В.Кузнецова этот показатель равен 29 экз. Подобные отличия могут быть обусловлены тем, что нами проанализирована не свободноживущая часть популяции, а встречающаяся только на крабах.

Логистическое уравнение, описывающее долю половозрелых самок *I. anguipes* (y , %) в зависимости от длины тела бокоплава (x , мм), по нашим данным, имеет вид

$$y = \frac{100}{1 + e^{(10.604 - 3.181x)}} (R^2 = 0.8389).$$

Размер 50 %-й морфометрической половозрелости для самок *I. anguipes* летнего поколения составил 3.33 мм.

В губе Дальнезеленецкая большая часть бокоплавов *I. anguipes* обнаружена на карапаксе – 56.9 % и конечностях – 37.1 %, на абдомене

и ротовом аппарате – по 2.6 %, жабрах – 0.9 %. Такое распределение практически соответствует порядку ранжирования площадей этих участков. На карапаксе встречаются в основном самые мелкие амфиподы *I. anguipes* с длиной тела менее 2 мм, в то время как на конечностях преобладают особи с длиной тела более 3 мм.

Другие симбионты краба – полихеты и пиявки – встречались преимущественно на крупных хозяевах.

Полихеты *Harmothoe* spp. были отмечены у крабов с минимальной шириной карапакса 82 мм. Экстенсивность заселения равнялась 0.3–2.0 % для крабов всех размерных групп, средняя интенсивность заселения составила 2.3 ± 0.6 (1–7) экз. Черви были локализованы на абдомене (81.5 %) и карапаксе (18.5 %).

Рыбы пиявки. Наиболее часто на крабах отмечали пиявок *Johanssonia arctica*. Они преобладали на больших глубинах (120–180 м) в мористой части района губы Дальнезеленецкая. Наименьшая ширина карапакса, заселенного пиявками, равнялась 75 мм, наибольшая – 170 мм. Экстенсивность заселения пиявками *J. arctica* составила 3.35 % (интенсивность 1–11 экз.), *Crangonobdella fabricii* – 0.44 % (1 экз.) и *Platibdella olriki* – 0.15 % (1 экз.). Обычно пиявки прикрепляются к нижней части конечностей хозяина (73.1 %), реже они поселяются на карапаксе (15.4 %) и абдомене (11.5 %).

Особенности биологии массовых обрастателей. Наиболее распространенными обрастателями краба были усоногие раки *Balanus crenatus* и двустворки *Mytilus edulis*, а также гидроиды.

Наименьшая ширина карапакса краба, заселенного *Balanus crenatus*, составила 48 мм, наибольшая – 200 мм. Экстенсивность заселения варьировала от 2.5 до 42.4 %, интенсивность – от 1 до 129 экз. В начале лета на крабах во всех районах преобладали баянусы средних размеров (диаметр основания домика 9.3 ± 0.4 мм). В августе на крабах чаще встречали небольших особей (3.7 ± 0.3 мм), недавно осевших на поверхность тела хозяина. При этом часто встречались крабы, на карапаксе которых находилось небольшое количество баянусов более крупных размеров в возрасте менее 1 года.

Зависимость массы (W , мг) от диаметра основания домика (D , мм) баянусов имеет вид

$$W = 1.3278D^{1.8142} (R^2 = 0.857).$$

Большая часть баянусов приурочена к поверхности карапакса хозяина, где обнаружено 75.6 % всех рачков, на конечностях и абдомене – по 12.1 %, на ротовом аппарате – 0.2 %.

Наименьшая ширина карапакса краба, заселенного *Mytilus edulis*, составила 47 мм, наибольшая – 190 мм. Экстенсивность заселения крабов равна 0.8–13.9 %, интенсивность – 1–8 экз.

Среди мидий преобладали мелкие неполовозрелые особи. Доля относительно крупных мидий, с длиной раковины более 13 мм, в каждой из губ составила не более 3 % общего количества *M. edulis*, обнаруженных на крабах.

Зависимость массы (W, мг) от длины раковины (L, мм) у мидий имеет степенной вид и описывается уравнением

$$W = 0.4349L^{2.32} (R^2 = 0.8758).$$

Большая часть *M. edulis* (52.3 %) локализована на абдомене камчатских крабов, на остальных участках тела они распределены довольно равномерно: на конечностях 18.7 %, на карапаксе 9.3 %, в жабрах 6.5 %.

Минимальная ширина карапакса краба, заселенного *гидроидами*, составила 36 мм, максимальная – 200 мм. Наиболее часто в пробах отмечали виды *Obelia longissima* и *O. geniculata*. Как и другие обрастатели, гидроиды чаще наблюдаются на крупных крабах, где они могут достигать биомассы до 120 мг.

Гидроиды прикрепляются к конечностям (54.1 %) и поверхности карапакса хозяина (37.5 %), реже – к абдомену и ротовому аппарату (по 4.2 %).

Анализ внутривидовых и межвидовых взаимоотношений симбионтов и обрастателей. Внутривидовые взаимоотношения оценивали для массовых видов симбионтов (амфипод *Ischyrocerus commensalis* и *Ischyrocerus anguipes*) в губе Дальнезеленецкая на основе анализа распределения неполовозрелых и половозрелых особей на хозяине.

В губе Дальнезеленецкая половозрелые и ювенильные особи *Ischyrocerus commensalis* преобладают на разных участках тела камчатского краба. Взрослые амфиподы с длиной тела более 5 мм преобладают на ротовом аппарате (44.9 % общей численности взрослых особей). Здесь же встречается небольшое количество самых мелких ювениль-

ных особей. Молодь концентрируется в жабрах (35.3 % общей численности молоди), в то время как взрослые особи встречаются здесь в небольшом количестве. На конечностях процент взрослых и ювенильных особей примерно одинаков, на абдомене преобладают взрослые амфиподы, а молодь – на карапаксе. Достоверность различий интенсивности заселения ротового аппарата, жабр и абдомена у краба подтверждается статистически ($\chi^2 = 4.45-8.996$, $p = 0.002-0.009$). Таким образом, у *I. commensalis* самая привлекательная часть поверхности – ротовой аппарат, заселяется преимущественно крупными взрослыми особями. А молодь, по мере подрастания, вытесняется на другие участки поверхности.

В популяции амфипод *I. anguipes* в губе Дальнезеленецкая также наблюдаются определенные различия в локализации молоди и взрослых особей. Большая часть взрослых особей поселяется на конечностях хозяина (47.3 %) и карапаксе (44.3 %), ювенильные особи – на карапаксе (73.8 %) и конечностях (23.5 %). Различия между количественными характеристиками заселения взрослыми и ювенильными особями конечностей и карапакса являются достоверными ($\chi^2 = 15.14-23.87$, $p < 0.001$). Таким образом, взрослые особи концентрируются на более защищенной части поверхности краба – в сочленениях конечностей, тогда как молодь оттесняется на карапакс.

Особенности распределения, на наш взгляд, являются следствием внутривидовой конкуренции амфипод за наиболее привлекательные для поселения участки тела хозяина. В то же время *I. commensalis* конкурирует в большей степени за пищевые ресурсы, *I. anguipes* – за более удобное место для закрепления на хозяине (А.Г.Дворецкий, В.Г.Дворецкий, неопубл. данные).

Межвидовые взаимоотношения симбионтов и обрастателей оценивали на основе анализа совместной встречаемости на камчатском крабе и особенностей распределения животных одного вида на хозяине.

Анализ совместной встречаемости амфипод *Ischyrocerus commensalis* и *I. anguipes* в губе Дальнезеленецкая у 47 крабов показал, что различия между соотношением особей разных видов на каждом участке тела краба недостоверны ($\chi^2 = 1.46$, $p = 0.519$), т. е. на одном и том же участке тела находится примерно равное количество особей. Это, на наш взгляд, свидетельствует об отсутствии межвидовой конкуренции между этими видами.

В то же время аналогичный анализ, проведенный в губе Долгая для баянусов *Balanus crenatus* и амфипод *Ischyrocerus commensalis*, показал, что совместные поселения амфипод и баянусов встречаются редко. Такие случаи отмечены на абдомене (15 % случаев), карапаксе (13 %), конечностях (40 %), ротовом аппарате (6 %). Как правило, если участок заселен одним видом, представители другого вида на нем не встречаются. В случае совместного обитания при высокой средней интенсивности и экстенсивности заселения участка тела хозяина одним видом, аналогичные показатели для другого невелики (табл. 23).

Т а б л и ц а 23

Средняя интенсивность и экстенсивность заселения разных участков тела камчатского краба баянусами и амфиподами в губе Долгая

Участок тела хозяина	Средняя интенсивность, экз.		Экстенсивность, %	
	<i>B. crenatus</i>	<i>I. commensalis</i>	<i>B. crenatus</i>	<i>I. commensalis</i>
Абдомен	3.9	0.4	15.7	9.11
Жабры	0.0	13.3	0.0	47.05
Карапакс	24.1	0.5	63.7	6.65
Конечности	3.7	1.5	20.1	14.21
Ротовой аппарат	0.1	3.7	0.3	22.98

Различия в распределении баянусов и амфипод на хозяине в губе Долгая, скорее всего, являются следствием конкуренции за пространство для поселения. На это также указывает достоверно более низкая средняя интенсивность заселения крабов амфиподами в губе Долгая, чем в губе Дальнезеленецкая ($p < 0.001$). Схожая ситуация была отмечена при сравнении симбиотических сообществ на камчатских крабах и литодесах (Dvoretzky, Dvoretzky, 2008).

Влияние симбионтов и обрастателей на хозяина. Негативные эффекты, которые могут оказывать симбионты на хозяев, обычно проявляются в питании тканями или икрой хозяев, повреждении и утяжелении экзоскелета, ухудшении газообмена хозяина (Noga et al., 1998; Williams, McDermott, 2004).

Характер влияния симбионта или обрастателя на хозяина оценивали по наличию повреждений тканей, а также путем подсчета биомассы особей на крабе и сравнении его с общей массой краба.

Отрицательное влияние обрастателей на хозяина может проявляться только в утяжелении экзоскелета. Такое воздействие могут ока-

зывать лишь обильные по численности виды, отдельные особи которых имеют большую массу. К таковым можно отнести только *Balanus crenatus*. Общая масса рачков данного вида на крабе может достигать 0.51 % массы краба. Даже если брать биомассу обрастателей в целом, то она в ходе исследований не превышала 1 % массы хозяина. Существенным утяжелением такое повышение массы считаться не может.

Следует отметить роль хозяина в расселении видов-обрастателей. Подобное значение краба, как мобильного субстрата, способствующего распространению прикрепленных видов, было отмечено ранее (Грищенко, 2000).

Результаты наших исследований показали, что амфиподы *Ischyrocerus commensalis* при закреплении на теле краба не оказывают отрицательного влияния на физические свойства панциря. Однако мы отмечали особей данного вида на кладках икры самок (рис. 56). Несмотря на то, что повреждений икры мы не наблюдали, полностью исключать возможность того, что *I. commensalis* питается икрой крабов, нельзя. Ранее у берегов Аляски были отмечены массовые поселения амфипод *Ischyrocerus* sp. на кладках самок *P. camtschaticus* и сделан вывод о питании бокоплавов икрой (Infestation ..., 1991). Возможно, при снижении обеспеченности ресурсами зимой бокоплавов могут или покидать хозяина, или переходить к потреблению икры самок.

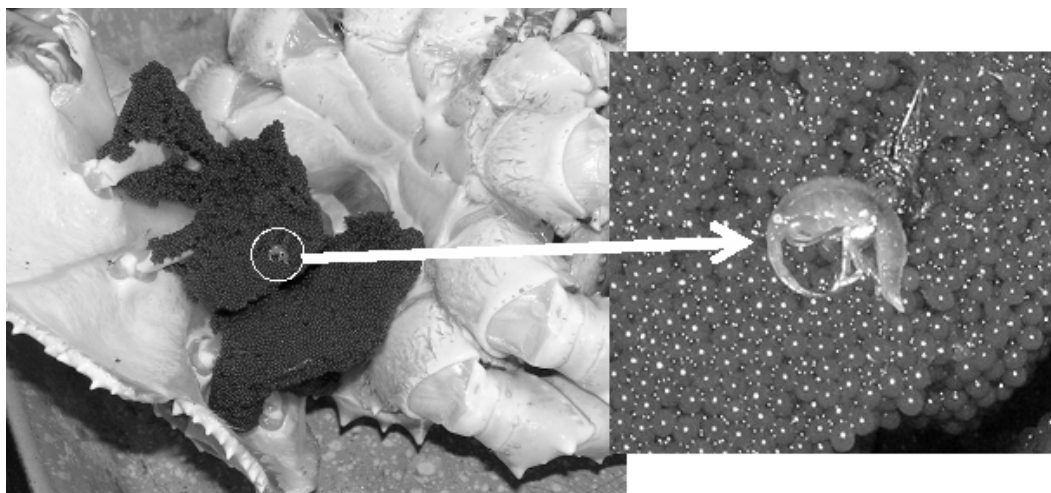


Рис. 56. *Ischyrocerus commensalis* на кладке икры самки камчатского краба (губа Дальнезеленецкая, август 2005 г.)

Более выражено негативное воздействие *I. commensalis* при локализации в органах дыхания крабов, хотя видимых патологических изменений в жабрах, которые бы свидетельствовали о потреблении амфиподами *I. commensalis* тканей хозяина, не обнаружено.

В среднем интенсивность заселения жабр составляла 18.5 ± 4.3 экз. Количество амфипод в жабрах может достигать высоких значений (до 220 экз.). Учитывая, что амфиподы строят домики из частиц ила и песка, массовое заселение жабр ведет к возрастанию числа инородных частиц в органах дыхания, что может вызвать определенное снижение газообмена, особенно с учетом неравномерного распределения амфипод, концентрирующихся в передней части жаберного аппарата. Подобные явления наблюдали при локализации симбионтов, в частности усконогих рачков *Octolasmis mulleri* в жабрах краба *Callinectes sapidus* (Jeffries, Voris, 1983; Noga et al., 1998). На примере лангустов *Jasus edwardsii* показано, что массовое заселение жабр симбионтами может привести к гибели животного при линьке из-за резкого ухудшения газообмена (Creag, Forteach, 1998).

Однако, локализация амфипод на язвах крабов может выполнять санитарную функцию. Как показали исследования, особенно много бокоплавов концентрируется на травмированных конечностях и в местах повреждений покровов хозяина (рис. 57). Можно предположить, что такое расположение амфипод является следствием питания патогенными организмами или отмершими тканями краба. Следовательно, ком-



менсальный характер взаимоотношений амфипод *I. commensalis* с камчатским крабом, в зависимости от ряда условий (локализация, плотность поселения), может иметь тенденцию как к паразитизму, так и к мутуализму (Дворецкий и др., 2007).

Рис. 57. Поселение *Ischyrocerus commensalis* (длина тела 7.7 мм) на мембране в месте потери конечности камчатского краба

Многощетинковые черви *Harmothoe imbricata* – наиболее часто встречающийся на крабах вид свободноживущих полихет. Для большинства представителей семейства Polynoidae характерно наличие комменсальных связей с хозяином (Clark, 1956; Martin, Britayev, 1998). Поскольку подвижных полихет на икре самок не обнаружено, то можно считать, что найденные на крабе полихеты *Harmothoe* spp. не причиняют вреда хозяину.

Характер взаимоотношений пиявок с камчатским крабом представляет собой комменсализм. Данные животные используют покровы краба как субстрат для откладывания коконов, а питаются кровью рыб (Утевский и др., 2005).

Вспышка численности краба привела к повышению встречаемости в Баренцевом море комменсальных амфипод *Ischyrocerus commensalis* и пиявок *Johanssonia arctica*. На это указывают высокие индексы заселенности хозяев данными симбионтами и тесный характер симбиотических связей с камчатским крабом.

В то же время *Johanssonia arctica* является паразитом рыб, в том числе промысловых (Mogk, 1988; Khan, 1991), поэтому увеличение численности краба может привести к повышению зараженности рыб этим паразитом. Пиявка также является переносчиком трипаносом. При этом достоверных данных, свидетельствующих о том, что распространение пиявки *J. arctica* в Баренцевом море привело к увеличению зараженности рыб трипаносомами, нет. Многие исследователи считают, что увеличение численности и расширение ареала камчатского краба не являются существенными факторами, способствующими заражению рыб кровепаразитами (Khan, 1982; Бакай, 2003).

Массовое распространение амфипод также могло способствовать изменению численности паразитов рыб, использующих бокоплавов в качестве промежуточных хозяев. Известно, что метацеркарии трематод *Podocotyle atomon* активно внедряются в ракообразных, среди которых отмечен и *Ischyrocerus anguipes* (Успенская, 1963). С большой долей уверенности можно говорить о том, что и близкородственный вид *Ischyrocerus commensalis* также используется в качестве промежуточного хозяина паразитов. Однако для подтверждения этого необходимо проведение дополнительных исследований.

Факторы, влияющие на экстенсивность и интенсивность заселения камчатских крабов симбионтами и обрастателями. Как показали наши исследования, в разных районах доминируют различ-

ные виды сожителей камчатского краба. В губе Долгая наибольшая экстенсивность заселения отмечена для усоногих раков *Balanus crenatus* (42.38 %). Для данной акватории характерно наличие относительно больших по площади твердых грунтов, особенно на мелководье (где часто встречается *B. crenatus*). В глубоководной части часто встречаются камни, щебень и ракуша. Именно наличие твердых субстратов имеет значение для оседания баянусов (Зевина, 1994). Губа Долгая характеризуется относительно спокойным гидрологическим режимом, характерным для бухт фьордового типа (Анисимова, Фролова, 1994). Вынос планктонных личинок сидячих форм животных за пределы губы Долгая происходит менее интенсивно, чем в случае более промываемых водоемов. Все это создает благоприятные условия для развития сообщества усоногих раков, которые занимают второе место по биомассе вслед за полихетами на мягких грунтах и доминируют на твердых грунтах. Высокая встречаемость баянусов ведет к тому, что вероятность оседания планктонных личинок *B. crenatus* на камчатских крабах в губе Долгая довольно высока. В результате на *P. camtschaticus* преобладают именно усоногие раки. Сходная тенденция была выявлена при исследовании заражения равношипых крабов *Lithodes aequispinus* корнеголовыми усоногими раками *Briarosaccus callosus*. Более высокие уровни инвазии хозяев наблюдали на акваториях с низкой интенсивностью водообмена, ведущей к снижению дисперсии личинок паразита (Sloan, 1984).

Губа Сайда относится к системе Кольского залива – крупного фьорда. Здесь также отмечено наличие твердых грунтов (присутствие неокатанного гравийно-галечного материала), способствующего развитию сообществ обрастателей и существенно повышающего вероятность оседания ципривидных личинок *B. crenatus* на камчатском крабе. Усоногие раки здесь также доминируют (экстенсивность заселения 14.77 %).

В губе Дальнезеленецкая среди симбионтов преобладают бокоплавы *Ischyrocerus commensalis* (экстенсивность заселения 30.03 %) и *Ischyrocerus anguipes* (15.60 %), в то время как усоногие раки на крабах встречаются довольно редко (2.48 %). Губа Дальнезеленецкая характеризуется преобладанием мягких грунтов (Пригоровский, 1948). При этом на твердых грунтах доминируют усоногие раки *Balanus balanus*. Данный вид на крабах отмечен редко. Это связано с тем, что основная часть проб была отобрана в августе. А в этот период времени интенсивно размножается только *B. crenatus* (Ржепишевский, 1963).

Этим же объясняется встречаемость данного вида на крабах в губе Долгая, где работы также проводили в конце лета. Важным фактором, влияющим на низкую заселенность крабов балянусами, является также высокая гидродинамическая активность в губе Дальнезеленецкая (Воронков и др., 1948), поскольку способствует выносу значительной части планктонных личинок усоногих раков в открытое море.

Географическая изменчивость индексов заселенности краба может быть обусловлена и влиянием антропогенных факторов. Как показали исследования, самая низкая экстенсивность заселения камчатских крабов обрастателями и симбионтами отмечена в губе Сайда (14.8 %). Скорее всего, это является следствием негативного влияния высокого уровня антропогенной нагрузки (хозяйственная деятельность, флот) на акваторию данной губы.

Средняя интенсивность заселения камчатских крабов также варьирует от района к району. Однако здесь в большей степени оказывают влияние биотические факторы, в том числе межвидовые отношения симбионтов.

Сезонные изменения температура воды – один из факторов, влияющих на размножение (Thorson, 1936, 1950) и соответственно на заселенность хозяев симбионтами, которые размножаются в зависимости от сезона. Так, в губе Сайда в период гидрологической весны средняя интенсивность заселения камчатских крабов массовым симбионтом – амфиподами *Ischyrocerus commensalis* составляла 4.1 ± 0.3 экз. В начале сентября, в период гидрологического лета, данный показатель возрастал до 17.1 ± 1.1 экз. (отличия достоверны, $p < 0.001$). В период массового размножения, когда самки выпускают множество ювенильных особей, их количество на хозяине и следовательно интенсивность заселения закономерно возрастают. Такая зависимость характерна для массовых видов амфипод *Ischyrocerus commensalis* и *I. anguipes* в губе Дальнезеленецкая в июле–августе, когда наблюдается интенсивное размножение бокоплавов. Сходная тенденция влияния сезонности на индексы заселения хозяев симбионтами описана для голотурий Южного Вьетнама (Лыскин, 2004).

Колебания глубин также оказывают влияние на комплекс факторов, которые могут определять показатели заселенности крабов симбионтами. Одним из таких факторов также является температура. Анализ полученных данных указывает на то, что в пределах отдельно

взятой губы в узком диапазоне глубин, изменения показателей заселения камчатских крабов не происходит. Действительно, в губе Дальнезеленецкая на примере амфипод *Ischyrocerus commensalis* не выявлено достоверных отличий в показателях экстенсивности и интенсивности заселения на глубинах до 40 м. Возможно, это объясняется тем, что температура воды на поверхности и у дна была примерно одинаковой. Схожую ситуацию наблюдали при сравнении сообществ обрастателей краба-стригуна у берегов Канады (Savoie et al., 2007b). В губе Долгая подобный анализ, проведенный для балянусов, также не выявил значимых отличий заселенности на глубинах до 40 м. В то же время сообщество симбионтов и обрастателей у краба на глубинах 120–180 м в районе губы Дальнезеленецкая отличается от обнаруженного на глубинах 5–40 м в губе (табл. 24).

Т а б л и ц а 24

Экстенсивность и средняя интенсивность заселения крабов с шириной карапакса 140–200 мм симбионтами в губе Дальнезеленецкая и прилегающей к ней акватории

Вид	Губа Дальнезеленецкая (глубина 5–40 м, температура воды 7 °С)	Прилегающая акватория (глубина 120–180 м, температура воды 3.2 °С)
<i>Balanus crenatus</i>	50.0 (2.2±0.5)	58.3 (8.0±1.1)
<i>Ischyrocerus commensalis</i>	100.0 (40.4±11.3)	100.0 (32.4±10.3)
<i>Mytilus edulis</i>	66.7 (2.0±0.4)	–
<i>Johanssonia arctica</i>	33.3 (1.2±0.7)	100.0 (7.6±1.4)

ПРИМЕЧАНИЕ. Цифры без скобок – экстенсивность заселения, %; цифры в скобках – средняя интенсивность заселения, экз.

Для массовых видов отличия в показателях заселенности на сравниваемых глубинах недостоверны. Статистически значимые отличия их отмечены только для пиявок *Johanssonia arctica*. Кроме того, мидии *Mytilus edulis* встречены на крабах лишь на мелководье, а на больших глубинах не отмечены.

Отсутствие мидий на больших глубинах обусловлено тем, что *M. edulis* – литорально-верхнесублиторальный вид, обычно не встречающийся глубже 20–50 м (Матвеева, 1948). Гораздо более высокая распространенность пиявок *J. arctica* на больших глубинах обусловлена

особенностями биологии данного вида. Известно, что в свободном состоянии *J. arctica* обитает на довольно значительных глубинах 160–310 м при температуре $-1...2$ °С (Khan, 1982). Скорее всего, именно температурный фактор лимитирует численность пиявок *J. arctica*, заселяющих крабов на мелководье. Это согласуется с данными, полученными ранее (Бакай, 2003).

Характеристики заселенности камчатских крабов разного пола симбионтами и обрастателями в губах Дальнезеленецкая и Долгая достоверно не отличаются. Подобная ситуация описана в работе американских ученых, показавших, что экстенсивность заселения крабов *Vlepharipoda occidentalis* двустворками *Mysella pedroana* не отличается у самцов и самок (Boyko, Mikkelsen, 2002).

Размер и возраст экзоскелета хозяина взаимосвязаны. В работе мы попытались проанализировать, как данные факторы по отдельности могут влиять на индексы заселенности крабов симбионтами и обрастателями. Зависимость экстенсивности и средней интенсивности заселения от размера хозяина отмечена нами для всех массовых видов симбионтов и обрастателей (табл. 25).

Т а б л и ц а 25

**Экстенсивность заселения
симбионтами и обрастателями камчатских крабов, %**

Вид	Губа Дальне-зеленецкая		Губа Долгая		Губа Сайда	
	1	2	1	2	1	2
<i>Ischyrocerus commensalis</i>	2.1	95.2	20.2	70.9	2.5	32.3
<i>Ischyrocerus anguipes</i>	2.1	42.7	–	7.3	–	–
<i>Balanus crenatus</i>	–	8.3	32.0	89.1	12.6	17.7
<i>Mytilus edulis</i>	1.0	8.3	4.0	58.2	0.16	–
<i>Harmothoe imbricata</i>	0.4	5.8	0.8	3.6	0.2	–
<i>Johanssonia arctica</i>	–	7.3	–	–	0.2	–

ПРИМЕЧАНИЕ. 1 – крабы с шириной карапакса 0–100 мм; 2 – крабы с шириной карапакса – 100–200 мм.

Ситуация, при которой заселенность крупных взрослых особей выше, чем мелких обычна и вполне объяснима (Mantelatto et al., 2003; McGaw, 2006; Villegas et al., 2006). Повышение размеров краба, ведущее к увеличению площади тела, предоставляет больше места для заселения

симбионтов. Действительно, для видов, которые имеют в жизненном цикле планктонных личинок (балянусов, мидий, гидроидов, мшанок), наблюдается повышение экстенсивности и интенсивности заселения более крупных хозяев. Подобная тенденция отмечена и в случае заселения краба амфиподами, для которых характерен выпуск ювенильных особей. Однако, скорее всего, повышение экстенсивности заселения более крупных особей бокоплавами в большей степени зависит от характера симбиотических связей *Ischyrocerus commensalis* с крабами.

Экстенсивность заселения *P. camtschaticus* одной размерной группы, но находящихся на разных стадиях линичного цикла, различается. Для большинства массовых ассоциантов она выше у крабов с более старым экзоскелетом ($\chi^2 = 3.45-58.70$, $p = 0.044-0.001$; рис. 58), и только для амфипод *I. commensalis* она не отличается у особей разных стадий линьки. Это еще раз свидетельствует о тесном характере симбиотических связей крабов и амфипод.

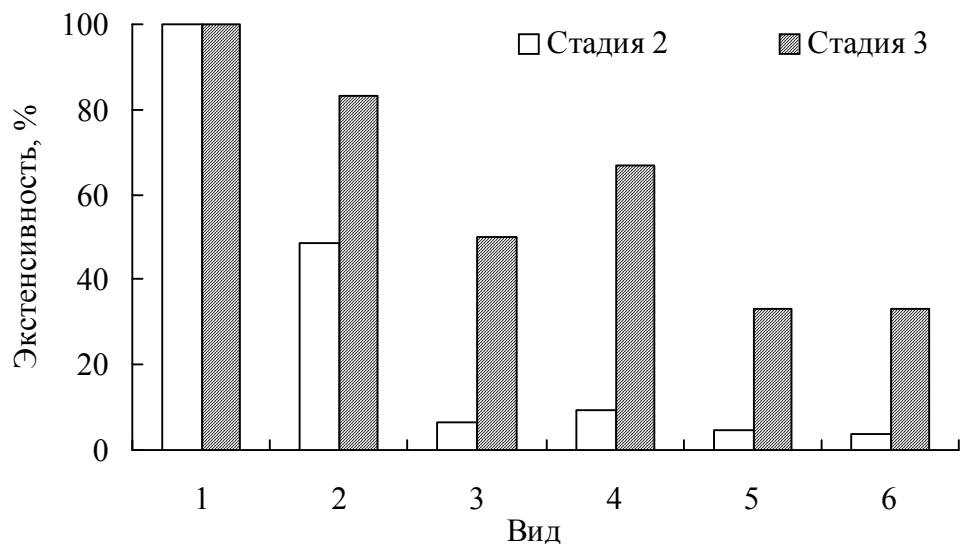


Рис. 58. Экстенсивность заселения камчатских крабов (ширина карапакса более 140 мм) с новым (вторая стадия линьки) и старым (третья стадия линьки) экзоскелетом в губе Дальнезеленецкая:

1 – *Ischyrocerus commensalis*, 2 – *Ischyrocerus anguipes*, 3 – *Balanus crenatus*, 4 – *Mytilus edulis*, 5 – *Circeis armoricana*, 6 – *Harmothoe imbricata*

Наблюдаемая картина закономерна, так как у крабов на третьей стадии линичного цикла после смены экзоскелета проходит больше времени, чем у крабов на второй стадии линьки. Известно, что при

достижении ширины карапакса 110 мм часть самцов в популяции камчатского краба начинает пропускать ежегодную линьку, поэтому возраст экзоскелета крабов третьей стадии линьки может достигать четырех лет (Кузьмин, 2000). Это существенно повышает вероятность поселения симбионтов и обрастателей. Аналогичную тенденцию наблюдал А.К.Клитин (2003) при исследовании обрастателей камчатского краба на Дальнем Востоке.

В то же время возраст экзоскелета не влияет на среднюю интенсивность заселения камчатских крабов для большинства видов симбионтов. Для амфипод *Ischyrocerus commensalis* и *Ischyrocerus anguipes* это связано с тем, что продолжительность их жизни не превышает одного года, поэтому на крабе третьей стадии линьки не происходит накопления особей разных поколений. Для обрастателей (балянусов, мидий и гидроидов), возраст которых может достигать нескольких лет, характерно накопление биомассы по мере старения покровов краба (табл. 26).

Т а б л и ц а 26

Средняя биомасса обрастателей камчатских крабов разных стадий линьки в губе Дальнезеленецкая, мг

Ширина карапакса, мм	<i>Balanus crenatus</i>		<i>Mytilus edulis</i>		Hydrozoa	
	стадия 2	стадия 3	стадия 2	стадия 3	стадия 2	стадия 3
20–80	5.4±0.9	4.8±1.5	–	–	–	–
80–140	7.1±1.5	17.5±2.3	9.3±2.6	119.2±25.6	7.6±1.8	22.1±8.3
140–200	8.9±2.6	21.6±7.6	16.5±4.2	116.8±36.9	5.8±2.2	20.5±13.5

Таким образом, в ходе исследований уточнен видовой список ассоциированных с камчатским крабов организмов. Изучены особенности биологии массовых видов, внутри- и межвидовые взаимоотношения в ассоциированном сообществе. Проведена оценка влияния симбионтов и обрастателей на хозяина, а также факторов, влияющих на заселенность *P. camtschaticus* разными организмами.

Глава 5

ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ И СЕРДЕЧНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КАМЧАТСКОГО КРАБА

Вопрос о границах температурной толерантности камчатского краба в Баренцевом море, на наш взгляд, очень важен. Температура водной среды и кормовая база – это важнейшие факторы выживания и географического распространения камчатского краба в Баренцевом море. И хотя некоторые исследователи (Галкин, 1960) считают, что температурный фактор будет сдерживать продвижение камчатского краба в богатые бентосом юго-восточные районы Баренцева моря, а тенденция его распространения в западном направлении останется, нельзя с уверенностью прогнозировать пути расселения камчатского краба на ближайшие годы. Находясь довольно продолжительное время в Баренцевом море, краб мог в значительной степени усилить адаптационные способности к низким температурам водной среды, поэтому прогнозировать состояние популяции и, прежде всего, численность, новые районы расселения камчатского краба довольно сложно. Несомненно, что промысел краба и его неучтенный вылов (браконьерство), интенсивное развитие дайвинга в местах обитания животных, другие биотические и абиотические факторы могут серьезно повлиять на промысловые запасы краба.

Еще в 1930-е годы специалисты рыбного хозяйства высказывали идею об искусственном воспроизводстве камчатского краба. Необходимость развития работ по марикультуре камчатского краба подтверждается тем фактом, что хищническая эксплуатация запасов камчатского краба привела к реальной угрозе исчезновения его как промыслового вида на Дальнем Востоке (Левин, 2001), что заставило ученых и спе-

специалистов этого региона разработать концепцию бассейновой программы по искусственному воспроизводству и восстановлению его запасов до 2010 г. (Родин, 2006).

Данные по марикультуре камчатского краба свидетельствуют о важности этих исследований и определяют основные направления их развития, в том числе и в Баренцевом море, где температурный фактор содержания в искусственных условиях объекта разведения играет не последнюю роль. Из существующих в настоящее время трех вариантов марикультуры камчатского краба наиболее реализуемым может быть дорашивание выловленных в море особей в аквариальных условиях. С этой целью в Мурманском морском биологическом институте создан современный аквариальный комплекс с автономной системой водоснабжения, высокой степенью очистки морской воды и регулированием температуры, что позволяет осуществлять большой объем биологических и физиологических исследований по разработке оптимальных режимов искусственного содержания камчатского краба. Как показывают результаты исследований (Родин, 1985; Rodin, 1990; Dew, Oestend, 1990; Aure, 1993; Клитин, 1996; Ожигин, Ившин, 1999), температурные и другие абиотические условия обитания камчатского краба в Баренцевом море находятся в пределах толерантности вида. На основании этого можно предположить, что оптимальные параметры жизнедеятельности камчатского краба в Баренцевом море сохраняются в диапазоне температуры воды от 2.4 до 7.0 °С, хотя границы его температурной устойчивости могут находиться в пределах от -1.6 до 18 °С.

У камчатского краба четко прослеживаются миграционные процессы, при которых животные могут сталкиваться с перепадами температур. Особенно важно воздействие температурного фактора на молодь камчатского краба, которая первые два-три года жизни проводит на мелководье, где колебания температуры в придонном слое воды могут быть довольно значительны.

Одним из показателей жизнедеятельности краба является его двигательная активность, которая может изменяться под воздействием различной температуры. Этот фактор играет большую роль для молоди животных, поскольку в этот период жизни наиболее активно осуществляется прирост массы тела, формируется численность и урожайность камчатского краба на последующие годы.

Двигательная активность камчатского краба. На первом этапе работ при естественном освещении и постоянной температуре воды 5–6 °С исследовали суточную ритмику активности животных. В течение эксперимента с мая по октябрь 2007 г. показано достоверное снижение двигательной активности камчатского краба в ночное время. Наиболее отчетливо это проявлялось в период наступления полярной ночи (рис. 59).

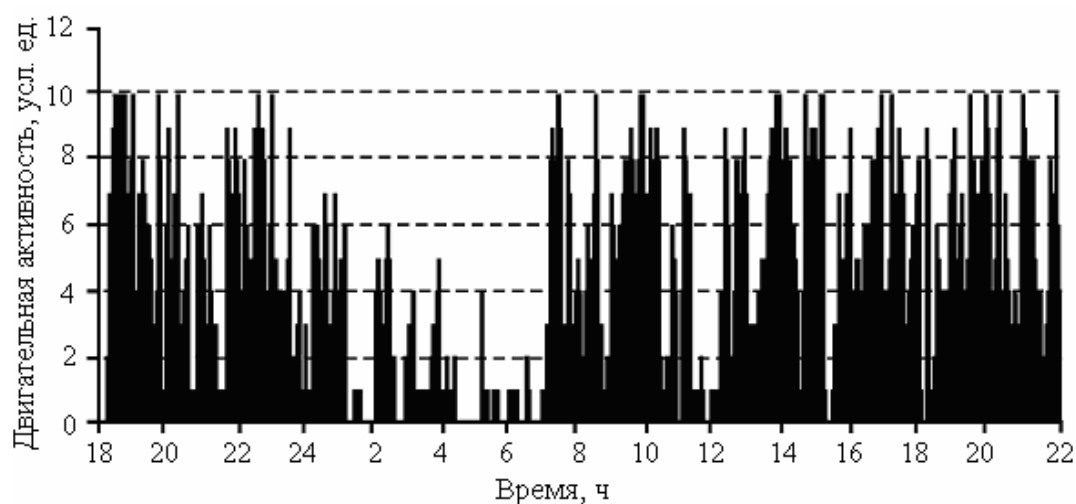


Рис. 59. Суточная активность камчатского краба в период наступления полярной ночи, октябрь 2007 г.

Чтобы исключить влияние суточной ритмики двигательной активности животного на последующие опыты, их проводили при постоянном искусственном освещении. В опытах по влиянию температуры на двигательную активность животного было установлено, что камчатский краб при медленном, в течение 3 ч, снижении температуры воды с 16 до 2 °С уменьшает свою двигательную активность в 4–5 раз. Постепенное увеличение температуры воды до 16 °С восстанавливало его исходный уровень двигательной активности (рис. 60).

Как уже отмечалось выше, температурный диапазон жизнедеятельности камчатского краба довольно широк, однако резкого перепада температуры в пределах 10 °С животное не выдерживает и быстро погибает (Габаев, 2005). Эти данные были получены на молоди дальневосточного камчатского краба. Поэтому на следующем этапе экспериментов ставилась задача выяснить, как влияет резкий перепад температуры воды на молодь камчатского краба Баренцева моря.

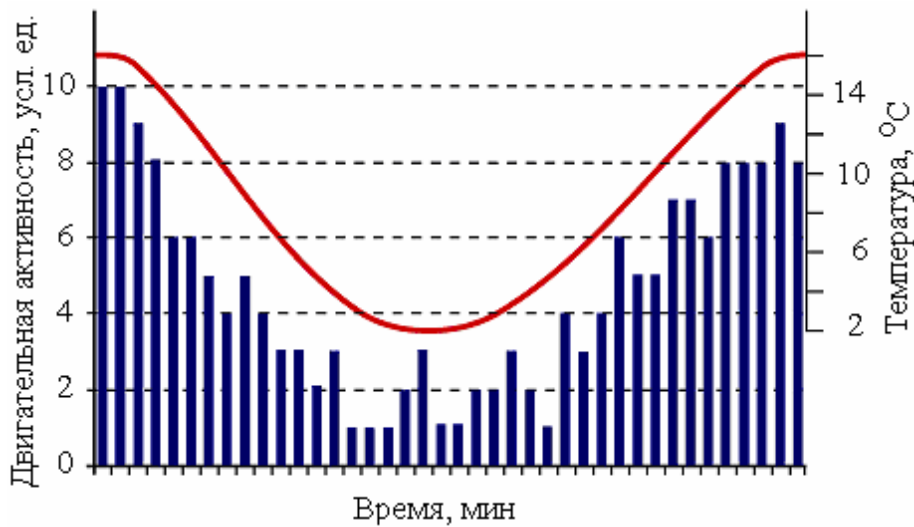


Рис. 60. Влияние медленного изменения температуры с 16 до 2 °С и обратно (верхняя кривая) на двигательную активность камчатского краба. Шаг гистограммы 10 мин

В наших опытах использовались аквариумы с температурой морской воды 14 и -2°C . В качестве показателя устойчивости (выживаемости) краба к резкому перепаду температуры воды служила его двигательная активность. При быстром переводе животных из “теплой” воды (14°C) в охлажденную (-2°C) крабы в течение 45–50 мин оставались неподвижными, их двигательная активность приборами не регистрировалась. Однако спустя 50 мин пребывания крабов в воде с температурой -2°C появлялись признаки замедленной двигательной активности, а после перевода крабов в воду с температурой 14°C , они быстро восстанавливали прежнюю двигательную активность (рис. 61).

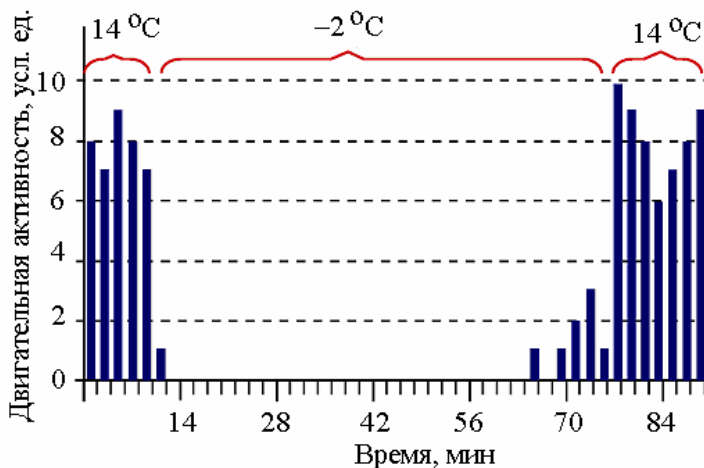


Рис. 61. Влияние быстрого изменения температуры воды с 14 до -2°C и обратно на двигательную активность камчатского краба. Шаг гистограммы 2 мин

Сердечная ритмика камчатского краба в различных диапазонах температуры воды. Кровеносная система у камчатского краба, как и у других десятиногих ракообразных, по данным ряда исследователей (Иванов, Стрелков, 1949; Maynard, 1960; Кузьмин, Гудимова, 2002; Камчатский краб ..., 2003; Donaldson, Byersdorfer, 2005), не замкнута. Кровь, или гемолимфа из сердца по артериальным сосудам проходит через внутренние органы и изливается непосредственно в полость тела. Сердце краба располагается в задней части головогруди и имеет ромбовидную форму. В сердце ведут три пары отверстий (остий) снабженных клапанами, через которые при расслаблении сердца гемолимфа из околосоудной сумки попадает внутрь него.

Кроме артериальной, у камчатского краба имеется венозная система, представленная широкими полостями – лакунами (синусами). Боковые венозные синусы собирают гемолимфу из полости тела и нагнетают ее в жабры, где она насыщается кислородом.

Установлено, что частота сердечных сокращений у адаптированных к условиям содержания (5–6 °С) камчатских крабов в спокойном состоянии в экспериментальном аквариуме оставалась неизменной и составляла 76 ± 1.34 ударов в минуту. При медленном, в течение 2 ч, нагревании воды до 15 °С частота сердечных сокращений закономерно повышалась до 123 ± 2.60 ударов в минуту (рис. 62). Таким образом, на каждый градус изменения температуры окружающей среды краб изменяет частоту сердечных сокращений приблизительно на 4.7 имп/мин. Однако, это справедливо для указанного выше диапазона температур. При повышении температуры до 16 °С частота пульса даже снижается до 120 имп/мин. Следовательно, на каждый градус изменения температуры окружающей среды краб реагирует изменением частоты сердечных сокращений.

Анализ полученных данных позволяет предположить, что оптимальная температура для 3–4-летних крабов по показателю сердечной деятельности находится ниже 12 °С. При более высокой температуре частота сердечных сокращений достигает 120 ударов в минуту, и в дальнейшем изменяется незначительно, что может свидетельствовать о стрессовом состоянии животного.

Известно, что низкие температуры сдвигают сроки нереста и увеличивают продолжительность личиночного развития камчатского краба. Кроме того, как было отмечено выше, быстрое изменение температуры

воды в пределах 9–10 °С в течение 2–3 мин приводит к гибели животных, особенно молоди краба, что наблюдалось при быстром подъеме садков с животными из глубинных слоев на поверхность моря (Габаев, 2005). Этот факт связывают с температурным фактором, хотя нельзя исключить и другие причины. Следует сказать, что камчатский краб весьма чувствителен к углеводородному загрязнению воды. Так, в наших опытах использование морской воды Кольского залива, взятой в районе стоянки судов (содержание нефтяных углеводородов в морской воде превышало ПДК в 10 раз), для содержания камчатского краба в аквариальных условиях, привело к гибели животных в течение 10 мин.

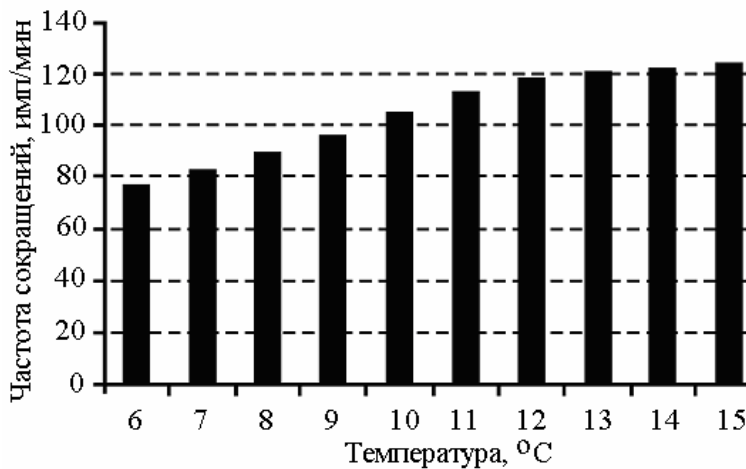


Рис. 62. Влияние температуры воды на частоту сердечных сокращений камчатского краба

Полученные нами экспериментальные данные по температурной устойчивости камчатского краба позволяют считать, что камчатский краб, переселенный с Дальнего Востока, выдерживает перепады температуры воды в 16 °С. По-видимому, при длительной акклиматизации (40 лет) в Баренцевом море камчатский краб выработал дополнительные адаптационные механизмы к температурному фактору среды нового для него ареала обитания. Это в значительной степени расширяет наше представление о процессах адаптации гидробионтов высоких широт к температуре окружающей среды и, помимо теоретического значения, могут быть использованы в марикультуре этого животного.

Глава 6

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПРОЦЕССОВ ЛИНЬКИ КАМЧАТСКОГО КРАБА

Значительные запасы камчатского краба на Дальнем Востоке и у берегов Аляски во второй половине прошлого столетия позволяли обеспечивать высокий уровень добычи ценного промыслового вида (Otto, 1990; Долженков, Кобликов, 2006). В результате научные исследования камчатского краба на протяжении ряда лет сводились к решению сугубо практических промысловых задач: определению его численности, прогнозу общего допустимого улова, изучению особенностей сезонного распределения, размеров, пола, а также исследованию морфологических и других, внешне проявляющихся биологических характеристик (межлиночных стадий, зрелости самок, состояния конечностей). Абсолютный подрыв запасов в Беринговом море (Аляска) и на российском Дальнем Востоке (Kruse et al., 1996; Долженков, Болдырев, 2006), направил исследования на воспроизводство и аквакультуру камчатского краба (Иванов, Щербакова, 2005; Stevens, Swiney, 2007). С дальнейшим развитием промысла камчатского краба возможен подрыв его запасов и в Баренцевом море. Поэтому фундаментальные исследования, изучающие физиологические и экологические особенности этих ракообразных, актуальны. Исследования ученых России, Норвегии, США и Японии направлены на более глубокое изучение различных аспектов биологии краба, в частности, ростовых процессов – линьки.

Линька ракообразных требует координации многих физиологических процессов, таких как эпидермальная пролиферация и формирование кутикулы, атрофия мускулов и восстановление аутомированных конечностей (Chang, 1985; Skinner, 1985). Будучи контролируемой преимущественно гормональными процессами, линька ракообразных

также может быть синхронизирована с внешними факторами среды. Например, линька у американского омара *Homarus americanus* при переходе от личиночной к постличиночной стадии синхронизирована со сменой дня и ночи (Waddy, Aiken 1999). Линька зависит и от температуры. Так было показано, что у *H. americanus* линька обычно протекает сезонно, когда температура воды наибольшая (Tremblay, Eagles, 1997). Особенности линьки также зависят от целого ряда океанологических факторов, например, приливного цикла, как это было показано для самок краба *Carcinus maenas* (Abello et al., 1997).

Тем не менее, ведущая роль в активации и контроле линочных процессов принадлежит гормонам. Линька контролируется X-органом, который находится в глазных стебельках ракообразных и секретирует нейпропептид – гормон, угнетающий линьку. Он ингибирует продукцию экдизона, вырабатываемого Y-органом, который расположен в цефалотораксе (Passano, 1960). При линьке экдизон синтезируется и выделяется в гемолимфу ракообразных, после чего доставляется к органу-мишени, где он преобразуется в 20-гидроксиэкдизон. Экдизон и 20-гидроксиэкдизон принято называть экдистероидами (Фитоэкдистероиды, 2003). Уровни экдистероидов обычно низкие во время межличиночной стадии, повышаются в предличиночный период, и понижаются до уровня, наблюдаемого во время межличиночной стадии, непосредственно перед экдизисом.

Линька может быть индуцирована как удалением X-органа (Echaïer, 1955), как это было экспериментально показано при удалении глазных стебельков у синего краба *Callinectes sapidus* (Havens, McConaughha, 1990), так и аутотомией большого числа конечностей, которая ведет к повышению концентрации экдистероидов и влечет за собой линьку животного, обеспечивающую частичное восстановление утраченных конечностей (Skinner, 1985).

Для определения гормонов, контролирующих линьку камчатского краба в Баренцевом море, нами исследовано 92 особи. В губе Сайда гемолимфа отобрана у 26 неполовозрелых самок и 11 самцов (1 половозрелый), в губе Дальнезеленецкая – у 23 икраных самок и 2 неполовозрелых самцов. В губе Долгая отбор проб был проведен у 18 самок (8 неполовозрелых) и 12 самцов (5 неполовозрелых). Все проанализированные особи, морфометрические показатели которых представлены в табл. 27, характеризовались второй стадией линочного цикла.

**Морфометрические показатели камчатских крабов,
проанализированных на содержание гормонов линьки в гемолимфе**

Район	Пол краба	Ширина карапакса, мм	Масса тела, г
Губа Сайда (2005 г.)	Самцы	32.9–105.0 (90.9±2.8)	406.0–649.0 (461.7±37.7)
	Самки	55.6–95.4 (87.1±1.7)	116.0–477.0 (411.6±16.5)
Губа Дальнезеленецкая (2006 г.)	Самцы	45.2–45.7 (45.5±0.3)	53.1–60.5 (56.8±3.7)
	Самки	82.7–178.0 (142.9±3.3)	304.1–2955.0 (1737.7±98.7)
Губа Долгая (2006 г.)	Самцы	87.0–155.2 (114.0±7.1)	432.0–2399.0 (1076.8±202.0)
	Самки	81.0–161.0 (116.0±6.8)	348.0–2611 (1150.7±202.7)

ПРИМЕЧАНИЕ. Здесь и в табл. 28: цифры без скобок – предел колебаний, цифры в скобках – среднее±стандартная ошибка.

Анализ гемолимфы показал наличие двух экистероидов: 20-гидроксиэкидизон (20E) и экидизон (E; по старой номенклатуре – альфа-экидизон). Ранее, с использованием методик высокоэффективной жидкостной хроматографии, при анализе гемолимфы камчатских крабов в экстрактах был обнаружен только 20-гидроксиэкидизон (Рыбин и др., 2006). Таким образом, метод, использованный в нашей работе, позволяет более точно оценивать уровни экистероидов в гемолимфе *P. camtschaticus*, в частности определять концентрацию экидизона, хотя в ряде случаев из-за очень низких концентраций, точный уровень данного гормона установить не удалось (Титры ..., 2007).

Концентрация гормонов линьки камчатского краба по районам представлена в табл. 28. Разброс содержания гормонов был довольно высок. Так количество 20-гидроксиэкидизона примерно на порядок превышало концентрацию экидизона в гемолимфе крабов. Ранее было показано, что концентрация гормонов линьки у крабов-стригунов *Chionoecetes bairdi* может существенно варьировать у особей, которые достигли терминальной линьки и особей, которые еще могут линять (The relationship ..., 2007). Для крабов *Chionoecetes opilio* также была отмечена подобная зависимость (Cormier, Fraser, 1992; Tamone et al.,

2005). В отличие от крабов-стригунов и некоторых других видов ракообразных, *P. camtschaticus* растет в течение всей жизни (Zhou et al., 1998), и понятие терминальной линьки для него не применимо. Однако, по аналогии, можно отметить, что в зависимости от возраста крабов и следовательно вероятности линьки может изменяться частота и соответственно концентрация гормонов линьки в гемолимфе.

Т а б л и ц а 28

Содержание 20-гидроксиэкдизона (20E) и экдизона (E) в гемолимфе камчатских крабов Баренцева моря, мкг/мл

Пол краба	Экдистероид	Губа Сайда	Губа Дальнезеленецкая	Губа Долгая
Самцы	20E	0.0–29.3 (6.2±2.8)	–	0.5–24.6 (5.6±2.0)
	E	0–1.9 (0.3±0.2)	– (0.3±0.0)	0.0–9.7 (0.9±0.9)
Самки	20E	0.0–190 (25.3±10.6)	0.0–2.1 (0.9±0.1)	0.6–44.5 (7.7±2.6)
	E	0.0–1.5 (0.4±0.1)	0.0–0.3 (0.3±0.05)	0.0–13.4 (1.0±0.8)

Следует отметить, что у разных видов крабов концентрация экдистероидов может варьировать в широких пределах. У крабов-стригунов *Chionoecetes bairdi* в заливе Глациер у берегов Аляски концентрация экдистероидов в гемолимфе изменялась от < 0.01 до 10 мкг/мл (The relationship ..., 2007). У краба *Cancer magister* в предлиночный период концентрация экдистероидов составляла > 0.1 мкг/мл (Thomton et al., 2006). Содержание экдистероидов на уровне 0.01–0.1 мкг/мл отмечалась у американского омара *Homarus americanus* (Chang, Bruce, 1981) и краба *Pachygrapsus crassipes* (Soumoff, O'Connor, 1982). Таким образом, у камчатского краба уровни концентрации гормонов линьки были выше, чем у отмеченных видов ракообразных.

Анализ изменчивости концентрации гормонов линьки в гемолимфе камчатского краба у особей разного пола показал, что уровни экдистероидов достоверно не отличались у самцов и самок (табл. 29), что позволило объединить их в одну группу для анализа влияния других факторов на концентрацию 20-гидроксиэкдизона и экдизона в гемолимфе. Отсутствие достоверных отличий в концентрации гормонов

линьки у особей разного пола вполне объяснимо. У неполовозрелых особей не отмечено каких-либо отличий в особенностях протекания линочного цикла, поэтому концентрации гормонов линьки у них довольно сходны. Что касается крупных особей, то можно было бы ожидать более высоких уровней концентрации экидистероидов у самок, поскольку они обычно линяют раз в год после спаривания, в то время как самцы, при достижении ширины карапакса 110 мм, могут пропускать ежегодную линьку, а крупные особи обычно линяют один раз в 2–4 года (Кузьмин, Гудимова, 2002). Однако в нашем случае все крупные крабы характеризовались второй стадией линьки, т. е. после линьки у них прошло примерно равное количество времени, что и могло сказаться на сходных уровнях экидистероидов у крабов разного пола.

Т а б л и ц а 29

**Результаты анализа отличий в концентрациях
20-гидроксиэкидизона (20E) и экидизона (E)
в гемолимфе самцов и самок камчатского краба**

Район	20E			E		
	DF	H	p	DF	H	p
Губа Сайда	1	0.952	0.329	1	0.187	0.666
Губа Дальнезеленецкая	–	–	–	1	0.04	0.841
Губа Долгая	1	0.142	0.706	1	3.429	0.064

ПРИМЕЧАНИЕ. DF – число степеней свободы, H – значение критерия хи-квадрат для однофакторного анализа рангов, p – уровень достоверности отличий.

Анализ зависимости титров гормонов линьки от размера краба во всех исследованных районах выявил определенную связь между размерами *P. camtschaticus* и концентрацией гормонов в гемолимфе. Установлено, что с увеличением ширины карапакса крабов происходит уменьшение количества 20-гидроксиэкидизона в гемолимфе: от 17.340 мкг/мл у крабов размерной группы 45–75 мм по ширине карапакса до 1.962 мкг/мл у крабов с шириной карапакса 150–175 мм (рис. 63А). Максимальный уровень 20-гидроксиэкидизона (190 мкг/мл) отмечен у краба с шириной карапакса 88.9 мм. Достоверность отличий уровней 20-гидроксиэкидизона у крабов разных групп подтверждается результатами факторного анализа (DF = 4, H = 12.439, p = 0.014).

В то же время уровень экдизона в гемолимфе крабов колебался в относительно небольших пределах (рис. 63Б), и статистических отличий в содержании этого гормона у крабов разных размерных групп не прослеживается ($DF = 4$, $N = 3.575$, $p = 0.467$). Так же, как и в случае с 20Е, максимальный уровень экдизона (13.4 мкг/мл) был отмечен у крабов с небольшими размерами (ширина карапакса 97.5 мм). В обоих случаях максимальное количество гормонов линьки наблюдали у особей с полным набором конечностей.

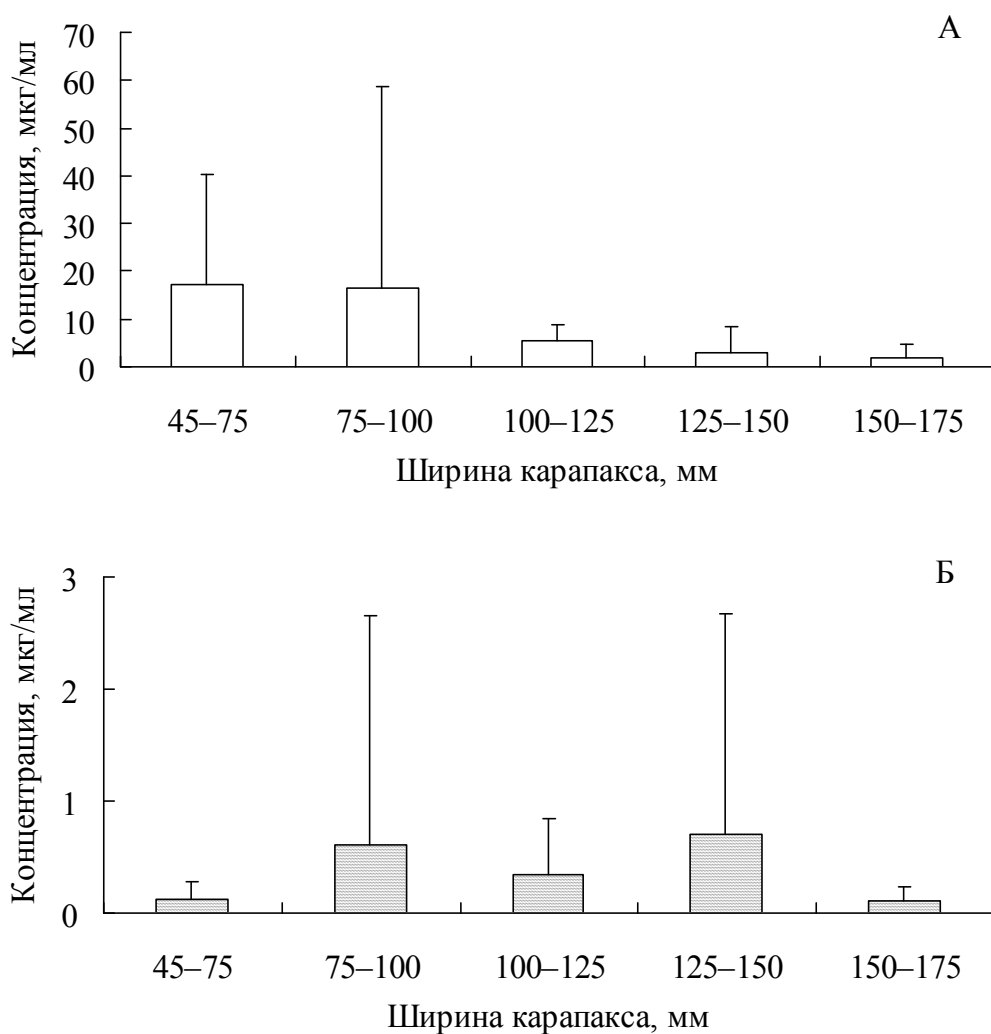


Рис. 63. Концентрации гормонов линьки 20-гидроксиэkdизона (А) и экдизона (Б) в гемолимфе камчатских крабов разных размерных групп из Баренцева моря

Снижение уровней гормонов линьки по мере роста крабов вполне закономерно. Крупные крабы характеризуются более низкой вероятностью линьки, чем неполовозрелые крабы, которые линяют достаточно часто (Кузьмин, Гудимова, 2002), поэтому и уровни 20-гидроксиэкдизона и экдизона у крупных крабов существенно ниже, чем у мелких особей. Подобную связь, как мы уже упоминали, наблюдали и у других ракообразных – настоящих крабов крабов-стригунов *Chionoecetes opilio* (Cormier, Fraser, 1992) и *Chionoecetes bairdi* (The relationship ..., 2007).

Таким образом, процессы роста (линьки) и регенерации конечностей у камчатского краба в Баренцевом море регулируют экдистероиды – 20-гидроксиэкдизон и экдизон.

Полученные данные во многом являются предварительными и не дают однозначного ответа о различиях в содержании экдизонов в гемолимфе крабов в зависимости от района, стадии линьки краба, уровня травмированности конечностей, так как объем выборки не позволяет провести полноценный факторный анализ, а в ряде случаев точные значения по содержанию гормонов линьки находились ниже предела чувствительности измерительного оборудования. Более точные ответы на поставленные вопросы будут получены во время дальнейших исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В 2001–2003 годах Полярным научно-исследовательским институтом морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М.Книповича и Мурманским морским биологическим институтом КНЦ РАН изданы три монографии, посвященные современному состоянию популяции камчатского краба в Баренцевом море по результатам траловых и лобовых сборов.

С 2002 года ММБИ при участии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН (г. Москва) проводит ежегодные экспедиции в прибрежье Восточного Мурмана. Изучена динамика биологических характеристик камчатского краба в губах Дальнезеленецкая, Ярнышная, Долгая. Анализ размерного и полового составов камчатского краба этих губ свидетельствует о периодических колебаниях размерных классов неполовозрелых особей, отмечены различия этих показателей у крабов Западного Мурмана, что может быть вызвано особенностями гидрологического режима районов. Проанализированы и обобщены данные по аутогамии конечностей камчатского краба. Высокие показатели травматизма крабов в губах Дальнезеленецкая и Ярнышная связаны с ростом антропогенного воздействия на биоту (браконьерство и рост подводного туризма).

Мурманский морской биологический институт с 2005 г. совместно с Российским государственным гидрометеорологическим университетом (г. Санкт-Петербург) проводит сезонный мониторинг состояния популяции камчатского краба в южной и центральной части Кольского залива. Это позволило получить сведения по сезонному распределению плотности поселения в мелководных районах залива. Анализ данных позволяет утверждать об определенной тенденции смещения на глубину верхней границы распределения молоди краба в направлении с севера на юг залива. Для молоди камчатского краба с шириной карапакса 15–20 мм отмечено явление двигательной диапаузы, сопровожда-

ющееся временным закапыванием в илисто-песчаный грунт, что дает основание считать такое поведение молодежи как защитно-оборонительную реакцию.

По результатам планктонных исследований в губах прибрежья Мурмана получены данные по возрастной структуре и распределению гемипопуляций личиночных стадий камчатского краба, определены индексы обилия личинок. По сравнению с данными 1996–1999 гг. в прибрежье Баренцева моря прослеживается тенденция увеличения личинок камчатского краба в губах Мурмана. По-видимому, в прибрежье Восточного Мурмана формируется обособленная группировка камчатского краба.

Важными, на наш взгляд, являются трофические связи камчатского краба с баренцевоморской фауной для оценки роли вселенца в местной экосистеме и его возможном воздействии на нее. Анализ питания камчатского краба из Кольского залива в 2005–2007 гг. показывает, что в рацион питания входят более 25 видов бентосных беспозвоночных. По частоте встречаемости в содержимом желудков животных доминируют иглокожие, полихеты, двустворчатые и брюхоногие моллюски. В рацион питания молодежи крабов входят также водоросли. Выявлены различия в питании крабов в зависимости от типа грунта, приведены сравнительные данные по питанию половозрелых особей и молодежи камчатского краба Кольского залива и губ Восточного Мурмана. В прибрежье Центрального и Восточного Мурмана пищевой спектр половозрелых крабов обладает значительным сходством.

Вселение камчатского краба в Баренцево море поставило перед учеными ряд вопросов, которые до настоящего времени требуют ответов и, прежде всего, о возможном ущербе, причиняемом камчатским крабом местным донным биоценозам. На примере выедания камчатским крабом морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* представлены расчетные данные его потребления. Анализ данных, который приведен в книге, свидетельствует о том, что катастрофических последствий воздействия камчатского краба на морского ежа в прибрежье Баренцева моря пока не наблюдается, хотя отмечено уменьшение плотности его поселения и размерно-возрастных характеристик.

Говоря о симбиотических связях камчатского краба в Баренцевом море, следует подчеркнуть, что исследования в этом направлении ранее касались изучения эктопаразитов и рыбьих пиявок. Данные дают подробное представление и о других малоизученных ассоциантах камчат-

ского краба. Приведены индексы заселенности и список симбионтов и обрастателей камчатского краба в Баренцевом море. Представлены новые данные по биологии массовых видов: амфипод *Ischyrocerus commensalis* и *I. anguipes*. Дополнены сведения по биологии ассоциированных с камчатским крабом усоногих раков *Balanus crenatus*. Определенный интерес представляют сведения о влиянии ассоциированной эпифауны на хозяина. Отмечено, что возможное негативное воздействие амфипод на краба может проявляться при их массовой локализации на жабрах хозяина, что может привести к определенному снижению газообмена у краба.

Температурная толерантность камчатского краба Баренцева моря играет важную роль в сохранении его популяции и освоении новых ареалов обитания. В 2005 году ММБИ начаты экспериментальные электрофизиологические исследования по изучению его двигательной активности и сердечной деятельности в различных диапазонах температур водной среды. Установлено, что медленное снижение температуры воды от 16 до 2 °С уменьшает двигательную активность камчатского краба в 4–5 раз, а постепенное повышение температуры в этих параметрах восстанавливает исходный уровень двигательной активности. Впервые показано, что камчатский краб Баренцева моря выдерживает резкий перепад температуры воды от 14 до –2 °С, и после 60-минутного пребывания в воде при –2 °С не погибает, а при быстром переводе его в воду с температурой 14 °С восстанавливает свою двигательную активность.

С использованием методики вживленных электродов в сердечную область получены данные о сердечной ритмике камчатского краба при воздействии различных температур. Определена оптимальная температурная зона для нормальной жизнедеятельности молоди камчатского краба в условиях аквариального содержания.

Анализ полученных результатов позволяет считать, что камчатский краб, вселенный в Баренцево море более 40 лет назад, приобрел новые адаптационные механизмы к температурному фактору среды, что значительно расширяет представления об общебиологических процессах температурной адаптации гидробионтов арктических морей. Результаты этих экспериментальных исследований могут быть использованы и в решении прикладных задач по марикультуре камчатского краба в Баренцевом море.

Исследования по эндокринной регуляции жизнедеятельности камчатского краба Баренцева моря – новое направление научных работ ММБИ. По результатам работ, выполненных совместно с Институтом биологии Коми НЦ УрО РАН, в гемолимфе краба выявлено два гормона (20-гидроксиэкдизон и экдизон), регулирующие процесс линьки животного. Определена возрастная зависимость их содержания в организме краба.

Материалы, представленные в данной книге, являются продолжением многоплановых исследований биологии и физиологии камчатского краба – вида-вселенца, постепенно приобретающего статус важного компонента экосистемы Баренцева моря.

Авторы надеются, что изложенные в этой книге материалы существенно расширят представления о процессах акклиматизации и адаптации камчатского краба в новом для него ареале обитания – Баренцевом море.

ЛИТЕРАТУРА

Алимов А.Ф., Орлова М.И., Панов В.Е. Последствия интродукции чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по ее предотвращению // Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2000. С. 12–23.

Анисимова Н.А. Взаимоотношения ежей и водорослей в сообществах верхней сублиторали // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1998. С. 440–443.

Анисимова Н.А. К вопросу об акклиматизации камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. 2-е изд., перераб. и доп. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. С. 10–22.

Анисимова Н.А., Манушин И.Е. Питание камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. 2-е изд., перераб. и доп. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. С. 170–189.

Анисимова Н.А., Фролова Е.А. Бентос губы Долгой Восточного Мурмана. Состав. Количественное распределение // Гидробиологические исследования в заливах и бухтах северных морей России. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1994. С. 43–91.

Бакай Ю.И. Паразитологические исследования камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. 2-е изд., перераб. и доп. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. С. 203–218.

Бакай Ю.И., Кузьмин С.А. Предварительные результаты паразитологических исследований камчатского краба в Баренцевом море // Нетрадиционные объекты морского промысла и перспективы их использования: Тез. докл. науч.-практ. конф., 17–18 апреля 1997 г., Мурманск. Мурманск: ООО “МИП-999”, 1997. С. 10–11.

Баканев С.В. Новые данные о распределении личинок камчатского краба (*Paralithodes camtschatica*) в Баренцевом море // Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов: Тез. докл. конф. молодых ученых. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 1999. С. 12–14.

Баканев С.В. Личинки камчатского краба в прибрежных районах и крупных заливах Мурмана // Камчатский краб в Баренцевом море. 2-е изд., перераб. и доп. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. С. 122–133.

Бентос Баренцева и Белого морей в 2003 году / Е.А.Фролова, Е.А.Гарбуль, А.В.Гудимов, Д.Р.Дикаева, О.С.Любина, Л.В.Павлова, Н.Н.Пантелеева, А.А.Фролов // Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей Северо-Европейского бассейна. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2004. С. 272–288.

Беренбойм Б.И. Обсуждение экологических последствий интродукции камчатского краба в Баренцево море // Камчатский краб в Баренцевом море. 2-е изд., перераб. и доп. Мурманск. Изд-во ПИНРО, 2003. С. 218–221.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2004. 436 с.

Бойцов В.Д. Изменчивость температуры воды Баренцева моря и ее прогнозирование. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2006. 292 с.

Бритаев Т.А. Симбиотические полихеты: морфология, поведение, экология. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1999. 64 с.

Бритаев Т.А., Ржавский А.В., Павлова Л.В. Состояние донных сообществ твердых грунтов на мелководье Баренцева моря после вселения камчатского краба // Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их воздействие с донными биоценозами: Матер. междунар. конф. (Мурманск, 25–29 сентября 2006 г.). Мурманск: Север, 2006. С. 15–18.

Влияние камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на бентос губы Дальнезеленецкая (Баренцево море) / А.В.Ржавский, Т.А.Бритаев, Л.В.Павлова, С.А.Кузьмин, В.И.Куликова // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2): Тез. докл. II междунар. симпозиума (Борок, 27 сентября–1 октября 2005 г.). Рыбинск-Борок, 2005. С. 103–104.

Воронков П.П., Уралов Н.С., Черновская Е.Н. Основные черты гидрохимического режима прибрежной зоны Баренцева моря в районе Центрального Мурмана // Тр. Мурман. биол. ст. АН СССР. 1948. С. 39–101.

Габаев Д.Д. Экологически обоснованный способ культивирования камчатского краба // Рыбное хоз-во. 2005. № 1. С. 35–36.

Галкин Ю.И. Акклиматизация и перевозки камчатского краба // Тр. Мурман. мор. биол. ин-та АН СССР. 1960. Вып. 2(6). С. 253–270.

Гаркавая Г.П., Рябушко В.И., Холодов В.И. О влиянии популяции морских ежей на химизм вод верхней сублиторали Мурманского побережья // Вопросы океанологии и комплексных исследований шельфа Баренцева и Белого морей: Тез. докл. науч. совещ. Апатиты: КФ АН СССР, 1972. С. 14–15.

Герасимова О.В., Кочанов М.А. Трофические взаимоотношения камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в Баренцевом море // Исследования промысловых беспозвоночных в Баренцевом море. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1997. С. 35–58.

Герасимова О.В., Кузьмин С.А., Оганесян С.А. Исследования камчатского краба в Баренцевом море // Рыбное хоз-во. 1996. № 2. С. 34–36.

Гордеева К.Т. Материалы по количественному учету зообентоса Западно-Камчатского шельфа // Изв. ТИНРО. 1951. Т. 26. С. 132–198.

Грищенко А.В. Камчатский краб как мобильный субстрат для мшанок на шельфе Западной Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 2000. С. 46–47.

Гурьянова Е.Ф. Бокоплавы морей СССР и сопредельных вод / Определители по фауне СССР. Т. 41. Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 1031 с.

Дворецкий А.Г. Особенности симбиотических взаимоотношений амфипод рода *Ischyrocerus* с камчатским крабом в Баренцевом море // Материалы XXIV конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института (май 2006 г.). Мурманск: Изд-во ММБИ КНЦ РАН, 2006. С. 16–24.

Дворецкий А.Г., Кузьмин С.А., Любина О.С. Формирование межвидовых отношений камчатского краба и его комменсалов в Баренцевом море // Эволюция морских и наземных экосистем в перегляциальных зонах: Тез. докл. междунар. науч. конф. (Ростов-на-Дону, 6–8 сентября 2004 г.). Ростов н/Д.: ООО “ЦВВР”, 2004. С. 32–36.

Дворецкий А.Г., Кузьмин С.А., Матишов Г.Г. Биология амфипод *Ischyrocerus commensalis* и их симбиотические отношения с камчатским крабом в Баренцевом море // Докл. РАН. 2007. Т. 417, № 3. С. 424–426.

Дворецкий А.Г., Фролова Е.А., Кузьмин С.А. Симбиотические полихеты камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в Баренцевом море // Тезисы докладов IX съезда Гидробиологического общества РАН (г. Тольятти, Россия, 18–22 сентября 2006 г.). Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН, 2006. С. 128.

Дерюгин К.М. Фауна Кольского залива и условия ее существования // Зап. Имп. Акад. Наук. 1915. Сер. 8. Т. 34. 819 с.

Долженков В.Н., Болдырев В.З. Современное состояние ресурсов камчатского краба в дальневосточных морях России // Тезисы докладов VII Всероссийской конференции по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г.Иванова). М.: Изд-во ВНИРО, 2006. С. 71–72.

Долженков В.Н., Кобликов В.Н. Современное состояние западнокамчатской популяции камчатского краба и перспективы ее промыслового освоения // Тезисы докладов VII Всероссийской конференции по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г.Иванова). М.: Изд-во ВНИРО, 2006. С. 73–75.

Донная фауна Мотовского залива / Е.А.Фролова, Н.А.Анисимова, А.А.Фролов, О.С.Любина, Е.А.Гарбуль, А.В.Гудимов // Фауна беспозвоночных Карского, Баренцева и Белого морей. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2003. С. 218–239.

Дуленова Е.П. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей. Владивосток, 2002. 274 с.

Елецкая М.В., Штрик В.А. Питание молоди камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в прибрежной зоне Баренцева моря // Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их воздействие с донными биоценозами: Матер. междунар. конф. (Мурманск, 25–29 сентября 2006 г.). Мурманск: Север, 2006. С. 29–32.

Иванов А.В., Стрелков А.А. Промысловые беспозвоночные дальневосточных морей. Владивосток: Примиздат, 1949. 100 с.

Иванов П.Ю., Щербакова Н.В. Опыт и проблемы выращивания камчатского краба в контролируемых заводских условиях // Изв. ТИНРО. 2005. Т. 143. С. 305–326.

Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. Вып. 3. Методы ландшафтных исследований и оценки запасов донных беспозвоночных и водорослей морской прибрежной зоны / Е.И.Блинова, О.Ю.Вилкова, Д.М.Милютин, О.А.Пронина, В.А.Штрик. М.: Изд-во ВНИРО, 2005. 135 с.

Живоглядова Л.А. Паразиты и эпибионты равношипного краба *Lithodes aequispinus*, Benedict Курильских островов // Тезисы докладов IX съезда Гидробиологического общества РАН (г. Тольятти, Россия, 18–22 сентября 2006 г). Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН, 2006. С. 158.

Зевина Г.Б. Биология морского обрастания. М.: Изд-во МГУ, 1994. 134 с.

Зенкевич Л.А. Биология северных и южных морей СССР. М.: Наука, 1977. 340 с.

Камчатский краб в Баренцевом море (результаты исследований ПИНРО в 1993–2000 гг.). Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2001. 198 с.

Камчатский краб в Баренцевом море. 2-е изд., перераб. и доп. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. 382 с.

Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищ. пром-сть, 1975. 432 с.

Карпевич А.Ф., Горелов В.К. Некоторые теоретические аспекты и результаты акклиматизации гидробионтов // Результаты работ по акклиматизации водных организмов. СПб., 1995. С. 5–15.

Климатический атлас морей Арктики 2004. Ч. I. База данных Баренцева, Карского, Лаптевых и Белого морей – океанография и морская биология / Г.Г.Матишов, А.Н.Зуев, В.А.Голубев и др. Вашингтон: Silver Spring, MD, 2004. 148 с.

Клитин А.К. Камчатский краб шельфовой зоны о. Сахалин (литературный обзор, история промысла, пространственная и функциональная структура популяций // Вестн. Сахалинского музея (Южно-Сахалинск). 1996. № 2. С. 324–342.

Клитин А.К. Камчатский краб у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала. М.: Нацрыбресурсы, 2003. 253 с.

Клитин А.К., Лабай В.С. Эктопаразиты и комменсалы камчатского краба у побережья Западного Сахалина // Тр. СахНИРО. 2002. Т. 4. С. 245–249.

Кобликов В.Н. Состав и количественное распределение бентоса на Охотоморском шельфе Сахалина // Изв. ТИНРО. 1982. Т. 106. С. 90–96.

Кобликов В.Н., Надточий В.А. Некоторые характеристики бентоса шельфа северо-западной части Берингова моря. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 1991. 13 с.

Кузнецов А.П. Экология донных сообществ шельфовых зон Мирового океана (трофическая структура морской донной фауны). М.: Наука, 1980. 244 с.

Кузнецов В.В. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей. М.: Наука, 1964. 244 с.

Кузьмин С.А. Биология, распределение и динамика численности камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) в Баренцевом море: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 24 с.

Кузьмин С.А., Гудимова Е.Н. Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2002. 236 с.

Лакин Г.Ф. Биометрия: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.

Левин В.С. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*. Биология, промысел, воспроизводство. СПб.: Ижица, 2001. 196 с.

Логвинович Д.Н. Аквариальные наблюдения над питанием камчатского краба // Изв. ТИНРО. 1945. Т. 19. С. 79–97.

Лоция Баренцева моря. Ч. II (№ 1112). М.: ГУНиО МО, 1983. 283 с.

Лысенко В.Н., Гайдаев В.Э. Рост камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в северной части Западно-Камчатского шельфа // Изв. ТИНРО. 2005. Т. 143. С. 119–127.

Лысенко В.Н., Селин Н.И. Аутономия и регенерация конечностей у самцов камчатского краба *Paralithodes camtschatica* (Decapoda, Lithodidae) из Охотского моря // Изв. ТИНРО. 2001. Т. 128, ч. 2. С. 690–696.

Лысенко В.Н., Селин Н.И., Федотов П.А. Аутономия и регенерация конечностей у самцов синего краба *Paralithodes platypus* из Берингова и Охотского морей // Биология моря. 2000. Т. 26, № 5. С. 346–348.

Лыскин С.А. Популяционная экология и межвидовые взаимодействия симбионтов голотурий Южного Вьетнама: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 24 с.

Макаров Р.Р. Личинки креветок, раков-отшельников и крабов Западно-Камчатского шельфа и их распределение. М.: Наука, 1964. 163 с.

Матвеева Т.А. Биология *Mytilus edulis* L. Восточного Мурмана // Тр. Мурман. биол. ст. АН СССР. 1948. С. 215–241.

Матишов Г.Г. Пути восстановления биогеоценозов шельфа, измененных промыслом и коммерческой интродукцией // Роль климата и промысла в изменении структуры зообентоса шельфа (камчатский краб, исландский гребешок, северная креветка и др.): Тез. докл. междунар. семинара. Мурманск: Изд-во ММБИ КНЦ РАН, 2003. С. 5–10.

Матишов Г.Г. Проблемы вселенцев и пути их решения // Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их воздействие с донными биоценозами: Матер. междунар. конф. (Мурманск, 25–29 сентября 2006 г.). Мурманск: Север, 2006. С. 5–7.

Матюшкин В.Б. Ранняя молодь камчатского краба // Камчатский краб в Баренцевом море (результаты исследований ПИНРО в 1993–2000 гг.). Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2001. С. 87–97.

Матюшкин В.Б. Биология камчатского краба на ранних стадиях онтогенеза в прибрежных районах Западного Мурмана // Биоресурсы и аквакультура в прибрежных районах Баренцева и Белого морей. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2002. С. 110–124.

Матюшкин В.Б. Сезонные миграции камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. 2-е изд., перераб. и доп. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003а. С. 70–78.

Матюшкин В.Б. Особенности размножения камчатского краба в фьордовых водах Западного Мурмана // Камчатский краб в Баренцевом море. 2-е изд., перераб. и доп. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003б. С. 88–100.

Матюшкин В.Б., Ушакова М.В. Личинки камчатского краба в фьордах Западного Мурмана // Камчатский краб в Баренцевом море. 2-е изд., перераб. и доп. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. С. 133–140.

Моисеев С.И. Промыслово-биологические исследования камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в январе–марте 2002 г. в прибрежной зоне Барангер-фьорда (Баренцево море) // Тр. ВНИРО. 2003. Т. 142. С. 151–177.

Моисеев С.И. Некоторые особенности биологии камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря // Тезисы докладов VII Всероссийской конференции по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г.Иванова). М.: Изд-во ВНИРО, 2006. С. 101–104.

Нейман А.А., Соколова М.Н. Количественное распределение бентоса и роль отдельных трофических группировок в разных глубинных зонах // Биологические ресурсы шельфовых и окраинных морей. М.: Наука, 1990. С. 84–98.

Некоторые аспекты биологии основных промысловых видов рыб в 1993–1998 гг. / О.В.Карамушко, Е.Г.Берестовский, Л.И.Карамушко, О.Ю.Юнечаева // Экология промысловых видов рыб Баренцева моря. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2001. С. 13–138.

Несис К.Н. Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция. М.: Наука, 1985. 285 с.

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

Ожигин В.К., Ившин В.А. Водные массы Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1999. 48 с.

О распределении некоторых видов макрозообентоса в губе Дальнезе-ленецкая (Баренцево море) после вселения камчатского краба / А.В.Ржавский, Т.А.Бритаев, Л.В.Павлова, С.А.Кузьмин, В.И.Куликова // Изучение зообентоса шельфа. Информационное обеспечение экосистемных исследований. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2004. С. 105–116.

Орлов Ю.И. О проблеме акклиматизации промысловых крабов в Баренцево море // Тр. ВГБО АН СССР. 1962. Т. 12. С. 400–409.

Орлов Ю.И. Акклиматизация крабов, проблемы зоогеографии. Аквакультура: Информпакет. М.: Изд-во ВНИРО, 1996. Вып. 7. С. 2–10.

Павлов В.А. Жизнеописание камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1885). М.: Изд-во ВНИРО, 2003. 110 с.

Павлов В.А., Соколов А.М. К биологии краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) в Баренцевом море // Тр. ВНИРО. 2003. Т. 142. С. 144–150.

Пантелеева Н.Н. Адаптация жизненных циклов гидроидных к условиям существования на примере отдельных видов; значение фрустуляции // Морская флора и фауна северных широт: механизмы адаптации и регуляции роста организмов: Матер. Второй Всерос. школы по морской биологии (г. Мурманск, 3–5 ноября 2003 г.). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2004. С. 127–149.

Пантелеева Н.Н. Гидроиды (Cnidaria, Hydrozoa) в обрастании камчатского краба из прибрежной зоны Баренцева моря // Роль климата и промысла в изменении структуры зообентоса шельфа (камчатский краб, исландский гребешок, северная креветка и др.): Тез. докл. междунар. семинара (г. Мурманск, 19–21 марта 2003 г.). Мурманск: Изд-во ММБИ КНЦ РАН, 2003. С. 69–70.

Пантелеева Н.Н. Исследования фауны гидроидных Баренцева моря // Теория и практика комплексных морских исследований в интересах экономики и безопасности российского Севера: Тез. докл. междунар. науч.-практ. конф. (г. Мурманск, 15–17 марта 2005 г.). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2005. С. 116–118.

Переладов М.В. Некоторые особенности поведения волосатого краба в естественных условиях и вблизи орудий лова // Прибрежные гидробиологические исследования. М.: Изд-во ВНИРО, 1999. С. 155–162.

Переладов М.В. Некоторые особенности распределения камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на прибрежных мелководьях Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 2003а. Т. 142. С. 103–120.

Переладов М.В. Особенности распределения и поведения камчатского краба на прибрежных мелководьях Баренцева моря // Камчатский краб в Баренцевом море. 2-е изд., перераб. и доп. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003б. С. 152–170.

Переладов М.В. Особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus* Tilesius) в прибрежной зоне Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 25 с.

Пинчуков М.А. Аутономия конечностей камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Decapoda: Anomura: Lithodidae) в Баренцевом море // Тезисы докладов VII Всероссийской конференции по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г.Иванова). М.: Изд-во ВНИРО, 2006. С. 121–123.

Пинчуков М.А., Павлов В.Я. Состав пищи и его пространственная изменчивость у камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*, Tilesius) в Баренцевом море // Тезисы докладов VI Всероссийской конференции по промысловым беспозвоночным. М.: Изд-во ВНИРО, 2002. С. 59–61.

Пригоровский Б.Г. Фауна мягких грунтов литорали губы Дальне-Зеленецкой // Тр. Мурман. биол. ст. АН СССР. 1948. С. 146–154.

Пронн М.В., Рябушко В.И. Популяция морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* Баренцева моря и ее влияние на динамику биогенных элементов // Состав, распределение и экология донной фауны Баренцева моря. Тез. докл. науч. конф. Мурманск: Кн. изд-во. 1973. С. 43–46.

Ржавский А.В., Переладов М.В. Питание камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на мелководьях Варангер-фьорда (Баренцево море): изучение содержимого пищеварительного тракта и визуальные наблюдения // Тр. ВНИРО. 2003. Т. 142. С. 120–130.

Ржепишевский И.К. Размножение баянусов на Восточном Мурмане: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1963. 181 с.

Родин В.Е. Пространственная и функциональная структура популяций камчатского краба // Изв. ТИНРО. 1985. Т. 110. С. 86–97.

Родин В.Е. Концепция дальневосточной бассейновой программы по искусственному воспроизводству и восстановлению запасов камчатского краба и других видов крабов на период 2006–2010 гг. // Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами: Матер. междунар. конф. (Мурманск, 25–29 сентября 2006 г.). Мурманск: Север, 2006. С. 90–91.

Роль камчатского краба в структуре прибрежных сообществ Баренцева моря / Т.А.Бритаев, А.Г.Дворецкий, С.А.Кузьмин, Л.В.Павлова, А.В.Ржавский // Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами: Матер. междунар. конф. (Мурманск, 25–29 сентября 2006 г.). Мурманск: Север, 2006. С. 18–21.

Руководство по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей / Под ред. В.Е.Родина, А.Г.Слизкина, В.И.Мясоедова и др. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 1979. 60 с.

Руководство по методам биологического анализа морских вод и донных отложений. Л.: Гидрометеиздат, 1980. 191 с.

Рыбин В.Г., Павел К.Г., Караулов А.Е. Аспекты применения высокоэффективной жидкостной хроматографии в анализе жирных кислот, каротиноидов и стероидов в липидах и липидных препаратах их гидробионтов // Вопросы рыболовства. 2006. Т. 7, № 2. С. 304–317.

Сажина Л.И. Размножение, рост, продукция морских веслоногих ракообразных. Киев: Наукова думка, 1987. 156 с.

Сенников А.М. Результаты акклиматизации камчатского краба в Баренцевом море // Материалы отчетной сессии по итогам НИР ПИНРО в 1992 году. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1993. С. 210–219.

Сенников А.М., Матюшкин В.Б. Распределение и трофическое значение камчатского краба на ранних стадиях онтогенеза в прибрежье Мурмана // Биопромысловые и экономические вопросы мирового рыболовства: Сб. аналит. и реф. инф. М.: Изд-во ВНИЭРХ, 1996. Вып. 3–4. С. 20–26.

Сенников А.М., Шацкий А.В. Промыслово-биологическая характеристика урагубской группировки камчатского краба // Биоресурсы и аквакультура в прибрежных районах Баренцева и Белого морей. Мурманск: Изд-во ПИПРО, 2002. С. 98–109.

Соколов В.И., Милютин Д.М. Повреждения ног у камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в российской части Баренцева моря // Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами: Матер. междунар. конф. (Мурманск, 25–29 сентября 2006 г.). Мурманск: Север, 2006а. С. 98–100.

Соколов В.И., Милютин Д.М. Распределение, численность и размерный состав камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в верхней сублиторали Кольского полуострова Баренцева моря в летний период // Зоол. журн. 2006б. Т. 85, № 2. С. 158–170.

Соколов В.И., Штрик В.А. Экологический мониторинг прибрежной зоны Кольского полуострова // Нефть и газ Арктического шельфа-2004: Матер. междунар. конф. (Мурманск, 17–19 ноября 2004 г.). Мурманск: Изд-во ММБИ КНЦ РАН, 2004. С. 255–258.

Стандартные таблицы сырого веса и некоторых энергетических характеристик (калорийность, жиры, белки, углеводы, минеральный остаток) зоопланктона дальневосточных морей / Б.М.Борисов, А.Ф.Волков, К.М.Горбатенко и др. // Изв. ТИНРО. 2004. Т. 138. С. 355–367.

Тарвердиева М.И. Распределение и питание мальков камчатского краба у западного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. 1974. Т. 99. С. 54–62.

Тарвердиева М.И. О питании молоди камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в губе Терiberка Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 2003. Т. 142. С. 92–102.

Тимофеев С.Ф. Экология онтогенеза эвфаузиевых ракообразных (Crustacea, Euphausiacea) северных морей. СПб.: Наука, 1997. 156 с.

Тимофеев С.Ф. Личинки десятиногих раков (Crustacea, Decapoda) в планктоне Кольского и Мотовского заливов (Баренцево море) // Современный бентос Баренцева и Карского морей. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2000. С. 179–188.

Титры эндогенных гормонов линьки камчатского краба в Баренцевом море / Г.Г.Матишов, С.А.Кузьмин, В.В.Володин и др. // Докл. РАН. 2007. Т. 412, № 5. С. 716–717.

Тюрин Ю.Н., Макаров А.А. Статистический анализ данных на компьютере / Под ред. В.Э. Фигурнова. М.: Изд-во ИНФРА-М, 1998. 528 с.

Успенская А.В. Паразитофауна бентических ракообразных Баренцева моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 127 с.

Устименко Е.А., Карманова И.В., Рязанова Т.В. Воздействие патогенов различной этиологии на камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius) в Охотском море // Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами: Матер. междунар. конф. (Мурманск, 25–29 сентября 2006 г.). Мурманск, 2006. С. 101–103.

Утевский С.Ю., Кузьмин С.А., Дворецкий А.Г. Отношения пиявок и ракообразных в морских экосистемах // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах: Матер. III междунар. науч. конф., 4–6 октября 2005 г., г. Днепропетровск. Днепропетровск: Изд-во ДНУ, 2005. С. 61–63.

Ушакова М.В. Распределение и численность личинок некоторых массовых видов ракообразных в прибрежных водах Западного Мурмана // Рациональное использование прибрежной зоны северных морей: Матер. докл. 3-го междунар. семинара. СПб., 1999. С. 184–188.

Федосеев В.Я., Родин В.Е. Воспроизводство и формирование популяционной структуры камчатского краба // Динамика численности промысловых животных дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 1986. С. 35–46.

Фитоэксдистероиды / Под ред. В.В.Володина. СПб.: Наука, 2003. 293 с.

Холодов В.И. Трансформация органического вещества морскими ежами (regularia). Киев: Наукова думка, 1981. 160 с.

Численко Л.Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Л.: Наука, 1968. 195 с.

Abello P., Warman C.G., Naylor E. Circatidal moulting rhythm in the shore crab *Carcinus maenas* // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1997. V. 77. P. 277–280.

Anger K., Nair K.C. Laboratory experiments on the larval development of *Hyas araneus* (Decapoda, Majidae) // Helgoland Mar. Res. 1979. V. 32, № 1–2. P. 36–54.

Aure J., Oestend O. Hydrografiske normales og langtidsvariasjoner Norske kystfarvann // Fisken og havet. 1993. № 6. 75 p.

Autotomy in the Asian shore crab (*Hemigrapsus sanguineus*) in a non-native area of its range / J.L.D.Davis, N.A.Dobroski, J.T.Carlton et al. // J. Crust. Biol. 2005. V. 25, № 4. P. 655–660.

Bertuche D.A., Wyngaard J.G., Boschi E.E. The fishery biology of beagle channel king crab (*Lithodes antarcticus*) // Proceedings of the International King Crab Symposium. University Alaska Sea Grant Report № 85–12. Fairbanks, 1985. P. 249–265.

Blau S.F. Size at maturity of female red king crabs (*Paralithodes camtschatica*) in the Adak management area, Alaska // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska, USA, November 28–30, 1989. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska. Fairbanks, 1990. P. 105–116.

Boyko C.B., Mikkelsen P.M. Anatomy and biology of *Mysella pedroana* (Mollusca, Bivalvia, Galleomatoidea) and its commensal relationship with *Blepharipoda occidentalis* (Crustacea, Anomura, Albuneidae) // Zoologischer Anzeiger. 2002. V. 241. P. 149–160.

Bray J.R., Curtis J.T. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin // Ecol. Monogr. 1957. V. 27. P. 325–349.

Breen P.A., Mann K.H. Destructive grazing of kelp by sea urchin in eastern Canada // J. Fish. Res. Bd. Can. 1976. V. 33. P. 1278–1283.

Brock R.E., Smith L.D. Recovery of claw size and function following autotomy in *Cancer productus* (Decapoda: Brachyura) // Biol. Bull. 1998. V. 194. P. 53–62.

Chang E.S., Bruce M.J. Ecdysteroid titers of larval lobsters // Comp. Biochem. Physiol. 1981. V. 70A. P. 239–241.

Clark J.E., Hinkley S., Koeneman T. Restrification of red king crab stock assessment areas in Southeast Alaska // Crabs in cold water regions: biology, managements, and economics / A.J.Paul, R.Dawe, G.S.Elner et al. (Eds.). University of Alaska Sea Grant, AK-SG-02-01. Fairbanks, 2002. P. 457–473.

Clark R.B. *Capitella capitata* as a commensal, with a bibliography of parasitism and commensalism in the polychaetes // Ann. Mag. Nat. Hist. 1956. № 9. P. 433–438.

Cormier R.J., Fraser A.R. Hemolymph ecdysone concentration as a function of sexual maturity in the male snow crab (*Chionoecetes opilio*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1992. V. 49, № 8. P. 1619–1623.

Crear B.J., Forteach G.N.R. A physiological investigation into methods of improving post capture survival of both the southern rock lobster *Jasus edwardsii*, and the western rock lobster *Panulirus cygnus*. FRDC Project 94/134.03. University of Tasmania. Launceston, Tasmania, 1998. 165 p.

Dew C.B. Behavioral ecology of podding red king crab, *Paralithodes camtschatica* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. V. 47, № 11. P. 1944–1958.

Donaldson W.E., Byersdorfer S.C. Biological field techniques for lithodid crabs: Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska. Fairbanks, 2005. 76 p.

Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Epifauna associated with the northern stone crab *Lithodes maia* in the Barents Sea // Polar Biol. 2008. V. 31, № 9. P. 1149–1152.

Dvoretzky A.G., Kuzmin S.A. Commensals of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* with amphipods of genus *Ischyrocerus* // Book of Abstracts 6th International Crustacean Congress, Glasgow, Scotland UK, 18–22 July 2005. Glasgow, 2005. P. 144.

Echalier G. Role de l'organe Y dans le déterminisme de la mue de *Carcinides* (*Carcinus*) *maenas* L. (Crustacea, Decapodes): Experiences d'implantation // C. R. Acad. Sci. Paris. 1955. V. 240. P. 1581–1583.

Edwards J.S. Limb loss and regeneration in two crabs: The king crab *Paralithodes camtschatica* and the tanner crab *Chionoecetes bairdi* // Acta Zoologica. 1972. V. 53. P. 105–112.

*Effect of hydrological conditions on harvest of populations of the king crab (*Paralithodes camtschatica*)* / S.A.Nizyaev, V.Ya.Fedoseev, V.I.Myasoedov, V.E.Rodin // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska, USA, November 28–30, 1989. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska. Fairbanks, 1990. P. 435–446.

*Effects of handling and discarding on mortality of tanner crabs (*Chionoecetes bairdi*)* / R.A.Macintosh, B.G.Stevens, J.A.Haaga, B.A.Johnson // High latitude crabs: biology, management, and economics. Alaska Sea Grant College Program Report № 96-02. University of Alaska. Fairbanks, 1996. P. 577–590.

Feder H.M., Jewett S.C. Distribution, abundance, community structure and trophic relationships of the nearshore benthos of the Kodiak shelf: Rep. R81-1. Inst. Mar. Sci., Univ. of Alaska. Fairbanks, 1981a. 185 p.

Feder H.M., Jewett S.C. Feeding interactions in the eastern Bering Sea with emphasis on the benthos // The eastern Bering Sea shelf: oceanography and resources. NOAA, Dist. by Univ. Wash. Press, Seattle WA. 1981b. V. II. P. 1229–1261.

Foreman R.E. Benthic community modification and recovery following intensive grazing by *Strongylocentrotus droebachiensis* // Helgoland. Wiss. Meeresunters. 1977. V. 30. P. 468–484.

Fujita H., Takeshita K., Kawasaki K. Seasonal movement of adult male king crab in the eastern Bering Sea revealed by tagging experiment // Bull. Far. Seas Fish. Res. Lab. 1973. V. 9. P. 89–107.

Gerasimova O.V. Analysis of king crab (*Paralithodes camtschatica*) trophic links in the Barents Sea // ICES CM. 1997. GG:03. 21 p.

Gomulkiewicz R., Nuismer S.L., Thompson J.N. Coevolution in variable mutualisms // Amer. Nat. 2003. V. 162. P. 80–93.

Gray G.W., Powell G.C. Sex ratios and distribution of spawning king crabs in Alitak Bay, Kodiak Island, Alaska (Decapoda Anomura, Lithodidae) // Crustaceana. 1966. V. 10. P. 303–309.

*Growth of red king crab, *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815), in artificial habitat collectors at Kodiak, Alaska* / W.E.Donaldson, S.C.Beyersdorfer, D.Pengilly, S.F.Blau // J. Shellfish Res. 1992. V. 11(1). P. 85–89.

Hagen N.T. Destructive grazing of kelp beds by sea urchin in Vestfjorden, Northern Norway // Sarsia. 1983. V. 68. P. 177–190.

Hartnoll R.G. The determination of relative growth in Crustacea // Crustaceana. 1978. V. 34. № 3. P. 281–293.

Hartnoll R.G. Growth in Crustacea: twenty years on // Hydrobiologia. 2001. V. 449. P. 111–122.

Havens K., McConaughha J. Molting in the mature female blue crab, *Callinectes sapidus*, Rathbun // Bull. Mar. Sci. 1990. V. 46. P. 37–47.

*Infestation by brood symbionts and their impact on egg mortality of the red king crab, (*Paralithodes camtschatica*) in Alaska* / A.M.Kuris, S.F.Blau, A.J.Paul, J.D.Shields, D.E.Wickham // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. V. 48. P. 559–568.

Ivanov B.G. Limb injuries in crabs in the western Bering Sea (Crustacea: Decapoda: Brahyura Majidae, Anomura Lithodidae) // *Arthropoda selecta*. 1994. V. 3, № 3–4. P. 33–56.

Jansen P.A., Mackenzie K., Hemmingsen W. Some parasites and commensals of red king crab *Paralithodes camtschaticus* in the Barents Sea // *Bull. Eur. Ass. Pathol.* 1998. V. 18, № 2. P. 46–49.

Jeffries W.B., Voris H.K. The distribution, size and reproduction of the pendunculate barnacle, *Octolasmis mulleri* (Coker, 1902), on the blue crab, *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896) // *Fieldiana Zoology. New Ser.* 1983. V. 16. P. 1–10.

Jewett S.C., Feder H.M. Food and feeding habits of the red king crab *Paralithodes camtschatica* near Kodiak Island, Alaska // *J. Mar. Biol.* 1982. № 66. P. 243–250.

Khan R.A. Biology of marine piscicolid leech *Johanssonia arctica* (Johansson) from Newfoundland // *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* 1982. V. 48, № 2. P. 266–278.

Khan R.A. Trypanosome occurrence and prevalence in marine leech *Johanssonia arctica* and its host preferences in northwestern Atlantic Ocean // *Can. J. Zool.* 1991. V. 69, № 9. P. 2374–2380.

King and Tanner crab research in the eastern Bering Sea, 1979 / R.S.Otto, A.K.Fukuyama, T.M.Armetta et al. // *International North Pacific Fisheries Commission, Annual Report 1979*. Vancouver, 1980. P. 78–95.

Kruse G.H., Funk F.C., Zheng J. Were Alaskan red king crabs overfished? // *High latitude crabs: biology, management, and economics*. Alaska Sea Grant College Program Report № 96-02. University of Alaska. Fairbanks, 1996. P. 295–300.

Kuzmin S.A., Olsen S. Barents Sea king crab (*Paralithodes camtschatica*). The transplantation experiments were successful // *ICES CM*. 1994/K: 12. 12 p.

Kuzmin S.A., Sundet J.H. Joint report for 2000 on the red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) investigations in the Barents Sea. Basic requirements for management of the stock // *Report to the 29th Session of the mixed Russian-Norwegian fisheries Commission*. Report 19/2000: Fiskeriforskning. Tromsø, 2000. 25 p.

Kuzmin S., Olsen S., Gerasimova O. Barents Sea king crab (*Paralithodes camtschaticus*): transplantation experiments were successful // *High latitude crabs: biology, management, and economics*. Alaska Sea Grant College Program Report № 96-02. University of Alaska. Fairbanks, 1996. P. 649–664.

Larval culture of the kings crabs *Paralithodes camtschaticus* and *P. brevipipes* / J.Kittaka, B.G.Stevens, S.Theshima et al. // *Crabs in cold water regions: biology, managements, and economics* / A.J.Paul, R.Dawe, G.S.Elner et al. (Eds.). University of Alaska Sea Grant, AK-SG-02-01. Fairbanks, 2002. P. 189–209.

Lawrence J.M. On the relationships between marine plants and sea urchins // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 1975. V. 13, № 3. P. 213–286.

Life history strategies, recruitment fluctuations, and management of the Bonne Bay fjord Atlantic Snow Crab (*Chionoecetes opilio*) / G.Y.Conan, M.Starr, M.Comeau et al. // *High latitude crabs: biology, management, and economics*. Alaska Sea Grant College Program Report № 96-02. University of Alaska. Fairbanks, 1996. P. 59–98.

Life history of the galatheid crab *Munida subrugosa* in subantarctic waters of the Beagle Channel, Argentina / M.Federico Tapella, M.C.Romero, G.A.Lovrich et al. // Crabs in cold water regions: biology, managements, and economics / A.J.Paul, R.Dawe, G.S.Elner et al. (Eds.). University of Alaska Sea Grant, AK-SG-02-01. Fairbanks, 2002. P. 115–134.

Macintosh R.A., Otto R.S., Fukuyama A.K. Size at sexual maturity and incidence of partial clutches in female king crab (*Paralithodes camtschatica* and *P. platypus*) and tanner crab (*Chionoecetes bairdi*, *C. opilio* and *C. bairdi* x *C. opilio*) in the southeastern Bering Sea in 1975–1979 // International North Pacific Fisheries Commission. Bull. 1979. № 2245. P. 1–52.

Mantelatto F.L., O'Brien J.J., Biagi R. Parasites and symbionts of crabs from Ubatuba Bay, São Paulo State, Brazil // Comparative Parasitology. 2003. V. 70, № 2. P. 211–214.

Martin D., Britayev T.A. Symbiotic polychaetes: review of known species // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 1998. V. 36. P. 217–340.

Marukawa H. Biology and fishery research on Japanese king crab *Paralithodes camtschatica* // J. Imper. Fish. Exper. Sta. Tokyo. 1933. P. 1–152.

Matsuura S., Takeshita K. Longevity of red king crab, *Paralithodes camtschatica*, revealed by long-term rearing study // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska, USA, November 28–30, 1989. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska. Fairbanks, 1990. P. 181–188.

Maynard D.M. Circulation and Heart function // The Physiology of crustacea. Metabolism and growth. New York; London: Academic Press, 1960. V. 1, № C5. P. 161–226.

McGaw I.J. Epibionts of sympatric species of *Cancer* crabs in Barkley sound, British Columbia // J. Crust. Biol. 2006. V. 26, № 1. P. 85–93.

McVean A. The incidence of autotomy in *Carcinus maenas* (L.) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1976. V. 24. P. 177–187.

Mork J. Prevalence of the haemoflagellate *Trypanosoma* sp. in some common Norwegian marine fish species // Sarsia. 1988. V. 73, № 4. P. 263–266.

Nakanishi T. Rearing condition of eggs, larvae and post larvae of king crab // Bull. Jap. Sea. Reg. Res. Lab. 1987. V. 32. P. 39–47.

New symbiotic associations involving Syllidae (Annelida: Polychaeta), with taxonomic and biological remarks on *Pionosyllis magnifica* and *Syllis* cf. *armillaris* / E.López, T.A.Britayev, D.Martin, G.San Martín // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2001. V. 81. P. 399–409.

Noga E., Sawyer T., Rodon-Veira M. Disease processes and health assessment in blue crab fishery management // J. Shellfish Res. 1998. V. 17, № 2. P. 567–577.

Otto R.S. An overview of eastern Bering Sea king and tanner crab fisheries // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska, USA, November 28–30, 1989. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska. Fairbanks, 1990. P. 9–26.

Otto R. S., Macintosh R.A. Observations on the biology of the lithodid crab *Paralomis spinosissima* from the Southern Ocean near South Georgia successful // High latitude crabs: biology, management, and economics. Alaska Sea Grant College Program Report № 96-02. University of Alaska. Fairbanks, 1996. P. 624–647.

Otto R.S., Pengilly D. Spatiotemporal trends in tanner crab (*Chionoecetes bairdi*) Size at Maturity // Crabs in cold water regions: biology, managements, and economics / A.J.Paul, R.Dawe, G.S.Elner et al. (Eds.). University of Alaska Sea Grant, AK-SG-02-01. Fairbanks, 2002. P. 225–246.

Otto R.S., Macintosh R.A., Cummiskey P.A. Fecundity and other reproductive parameters of female red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in Bristol Bay and Norton Sound, Alaska // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska, USA, November 28–30, 1989. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska. Fairbanks, 1990. P. 65–90.

Passano L.M. Molting and its control // The physiology of Crustacea / T.H.Waterman (Ed.). New York; London: Academic Press, 1960. P. 473–536.

Paul A.J., Paul J.M. The size at the onset of maturity in male *Chionoecetes bairdi* (Decapoda, Majidae) // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska, USA, November 28–30, 1989. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska. Fairbanks, 1990a. P. 95–104.

Paul J.M., Paul A.J. Reproductive success of sublegal size male red king crab with access to multiple mates // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska, USA, November 28–30, 1989. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska. Fairbanks, 1990b. P. 37–50.

Paul A.J., Paul J.M. A note on energy costs of molting and egg production for female red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) // High latitude crabs: biology, management, and economics. Alaska Sea Grant College Program Report № 96-02, University of Alaska. Fairbanks, 1996a. P. 355–363.

Paul J.M., Paul A.J. A note of mortality and injury rates of male *Chionoecetes bairdi* (Decapoda, Majidae) competing for multiparous mates // High latitude crabs: biology, management, and economics. Alaska Sea Grant College Program Report № 96-02, University of Alaska. Fairbanks, 1996b. P. 343–353.

Paul A.J., Paul J.M., Coyle K.O. Energy sources for first-feeding zoeae of king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1989. V. 130. P. 55–69.

Paul A.J., Paul J.M., Coyle K.O. Growth of stage I king crab larvae of *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) in natural communities // J. Crust. Biol. 1990. V. 10(2). P. 175–183.

Pengilly D., Blau S.F., Blackburn J.E. Size at maturity of Kodiak area female red king crab // Crabs in cold water regions: biology, managements, and economics / A.J.Paul, R.Dawe, G.S.Elner et al. (Eds.). University of Alaska Sea Grant, AK-SG-02-01. Fairbanks, 2002. P. 115–134.

Pettibone M.H. Marine polychaete worms of the New England region: I. Families Aphroditidae through Trochochaetidae // Bull. U.S. Nat. Mus. 1963. V. 227. (P. 1). P. 1–356.

Rafter E., Nilssen E.M., Sundet J.H. Stomach content, life history, maturation and morphometric parameters of red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, from Varangerfjord area, North Norway // ICES CM. 1996/K10.

Rodin V.E. Population biology of the king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius) in the North Pacific Ocean // Proceeding of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska, USA, November 28–30, 1989. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska. Fairbanks, 1990. P. 133–144.

Powell G.C., Nickerson R.B. Aggregations among juvenile king crabs (*Paralithodes camtschatica* Tilesius) Kodiak, Alaska // Anim. Behav. 1965a. V. 13. P. 374–380.

Powell G.C., Nickerson R.B. Reproduction of king crabs *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1965b. V. 22. P. 101–111.

Powell G. C., James K.E., Hurd C.L. Ability of male king crab, *Paralithodes camtschatica*, to mate repeatedly, Kodiak, Alaska, 1973 // Fish. Bull. 1974. V. 72. P. 171–179.

Powell G.C., Pengilly D., Blau S.F. Mating pairs of the red king crabs *Paralithodes camtschaticus* in the Kodiak Archipelago, Alaska, 1960–1984 // Crabs in cold water regions: biology, managements, and economics / A.J.Paul, R.Dawe, G.S.Elner et al. (Eds.). University of Alaska Sea Grant, AK-SG-02-01. Fairbanks, 2002. P. 225–246.

Rafter K., Nilssen E.M., Sundet J.H. Stomac content, life history, maturation and morphometric parameters of red king crab, *Paralithodes camtschaticus* from Varangerfjord area, North Norway // ICES CM. 1996/K:10. 25 p.

Reiss H., Knäuper S., Kröncke I. Invertebrate associations with gastropod shells inhabited by *Pagurus bernhardus* (Paguridae) – secondary hard substrate increasing biodiversity in North Sea soft-bottom communities // Sarsia. 2003. V. 88. P. 404–415.

Roberts M.H. Larval development of *Pagurus longicarpus* say reared in the laboratory. II. Effects of reduced salinity on larval development // Biol. Bull. 1971. V. 140, № 1. P. 104–116.

Roberts M.H. Larval development of *Pagurus acadianus* Benedict, 1901, (Decapoda, Anomura) reared in the laboratory // Crustaceana. 1973. V. 24. P. 303–317.

Rodin V.E. Population biology of the king crab *Paralithodes camtschatica* Tilesius in the North Pacific Ocean // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska, USA, November 28–30, 1989. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska. Fairbanks, 1990. P. 133–144.

Sato S. Studies of larval development and fishery biology of king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. 1958. V. 17. P. 1–102.

Savoie L., Miron J., Biron M. Fouling community of the snow crab *Chionoecetes opilio* in Atlantic Canada // J. Crust. Biol. 2007a. V. 27. P. 30–36.

Savoie L., Miron J., Biron M. Fouling community of the snow crab *Chionoecetes opilio* in Sydney Bight, Canada: preliminary observations in relation to sampling period and depth/geographical location // Cahier de Biologie Marine. 2007b. V. 48. P. 347–359.

Schmidt D., Pengilly D. Alternative red king crab fishery management practices: Modeling the effects of varying size-sex restrictions and harvest rates // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska, USA, November 28–30, 1989. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska. Fairbanks, 1990. P. 551–566.

Sheuring L. Untersuchungsfahrt des Reichsforschungsdamfers “Poseidon“ in das Barents Meer im Juni und Juli 1913. Die Hydroides // Wiss. Meersunt. N.F. Kiel; Leipzig, 1922. Bd. 13, № 2. S. 159–183.

Shirley T.C., Shirley S.M., Korn S. Incubation period, molting and growth of female red king crabs: effects of temperature / Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska, USA, November 28–30, 1989. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska. Fairbanks, 1990. P. 51–64.

Skinner D.M. Molting and regeneration // The biology of Crustacea. V. 9. Integument, pigments, and hormonal processes / D.E.Bliss (Ed.). Orlando, Florida: Academic Press, 1985. P. 43–146.

Sloan N.A. Incidence and effects of parasitism by the rhizocephalan barnacle, *Briarosaccus callosus* Boshma, in the golden king crab, *Lithodes aequispina* Benedict, from deep fjords in northern British Columbia, Canada // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. V. 84. P. 111–131.

Somerton D.A. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1980. V. 37. P. 1488–1494.

Soumoff C., O'Connor J.D. Repression of y-organ secretory activity by molt-inhibiting hormone in the crab *Pachygrapsus crassipes* // General Comp. Endocrinol. 1982. V. 48. P. 432–439.

Spivak E.D., Politis M.A. High incidence of limb autotomy in a crab population from a coastal lagoon in the province of Buenos Aires, Argentina // Can. J. Zool. 1989. V. 67. P. 1976–1985.

Steele D.H., Hooper R.G., Keats D. Two corophioid amphipods commensal on spider crabs in Newfoundland // J. Crust. Biol. 1986. V. 6. P. 119–124.

Stevens B.G. Timing and duration of larval hatching for blue king crab *Paralithodes platypus* Brandt, 1850 held in the laboratory // J. Crust. Biol. 2006. V. 26. P. 495–502.

Stevens B.G., Munk J.E. A temperature-dependent growth model for juvenile red king crab, *Paralithodes camtschatica*, in Kodiak, Alaska // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska, USA, November 28–30, 1989. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska. Fairbanks, 1990. P. 293–304.

Stevens B.G., Swiney K.M. Hatch timing, incubation period, and reproductive cycle for captive primiparous and multiparous red king crab, *Paralithodes camtschaticus* // J. Crust. Biol. 2007. V. 27. P. 37–48.

Stone R.P., O'Clair C.E. Seasonal migration of primiparous and multiparous female red king crabs (*Paralithodes camtschatica*) // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska, USA, November 28–30, 1989. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska. Fairbanks, 1990. P. 189–192.

Studies on red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) introduced to the Barents Sea / K.E.Jørstad, E.Farestveit, H.Rudra et al. // Crabs in cold water regions: biology, managements, and economics / A.J.Paul, R.Dawe, G.S.Elner et al. (Eds.). University of Alaska Sea Grant, AK-SG-02-01. Fairbanks, 2002. P. 425–438.

Sundet J.H., Rafter E.E., Nilssen E.M. Stomach content of the red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) (Tilesius, 1815) in the southern Barents Sea // Crustacean iss. 12. The biodiversity crisis and Crustacea: Proc. of the fourth international crustacean congress, Amsterdam, Netherlands, 20–24 July 1998. Amsterdam, 2000. V. 2. P. 193–201.

Takeshita K., Fujita H., Matsuura S. A Note on population structure in the eastern Bering Sea adult red king crab, *Paralithodes camtschatica* // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska, USA, November 28–30, 1989. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska. Fairbanks, 1990. P. 427–434.

Tamone S.L., Adams M.M., Dutton J.M. Effect of eyestalk ablation on circulating levels of ecdysteroids in hemolymph of the snow crabs, *Chionoecetes opilio*: physiological evidence for a terminal molt // Integrat. Comp. Biol. 2005. V. 45. P. 166–171.

Taylor P.D. Observations on symbiotic associations of bryozoans and hermit crabs from the Otago Shelf of New Zealand // Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest Fr. Me'm. 1991. № 1. P. 487–495.

The relationship between circulating ecdysteroids and chela allometry in male tanner crabs: evidence for a terminal molt in the genus *Chionoecetes* / S.L.Tamone, S.J.Taggart, A.G.Andrews et al. // J. Crust. Biol. 2007. V. 27, № 4. P. 635–642.

Thomton J.M., Tamone S.L., Atkinson S. Circulating ecdysteroid concentrations in alaskan dungeness crab (*Cancer magister*) // J. Crust. Biol. 2006. V. 26. P. 176–181.

Thorson G. The larval development, growth and metabolism of Arctic marine bottom invertebrates compared with those of other seas // Medd. Gronland. 1936. V. 100. P. 1–210.

Thorson G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 1950. V. 25, № 1. P. 1–45.

Tracy D.A., Byersdorfer S.C. Injuries and aerial exposure to crabs during handling in Bering Sea fisheries // Crabs in cold water regions: biology, managements, and economics / A.J.Paul, R.Dawe, G.S.Elner et al. (Eds.). University of Alaska Sea Grant, AK-SG-02-01. Fairbanks, 2002. P. 211–212.

Tremblay M.J., Eagles M.D. Molt timing and growth of the lobster, *Homarus americanus*, off northeastern Cape Breton Island, Nova Scotia // J. Shellfish Res. 1997. V. 16. P. 383–394.

Tyler A.V., Kruse G.H. Conceptual modeling of brood strength of red king crabs in the Bristol Bay region of the Bering Sea // High latitude crabs: biology, management, and economics. Alaska Sea Grant College Program Report № 96-02. University of Alaska. Fairbanks, 1996. P. 511–544.

Utevsky S.U., Trontelj P. Phylogenetic relationships of fish leeches (Hirudinea, Piscicolidae) based on mitochondrial DNA sequences and morphological data // Zoologica scripta. 2004. V. 33, № 4. P. 375–385.

Vader W. Amphipoda as associates of other Crustacea // Second European Crustacean Conference, Liege (Belgium), September 2–6, 1996: Book of Abstracts. Liege, 1996. P. 67.

Villegas M.J., Stotz W., Laudien J. First record of an epibiosis between the sand crab *Emerita analoga* (Stimpson, 1857) (Decapoda: Hippidae) and the mussel *Semimytilus algosus* (Gould, 1850) (Bivalvia, Mytilidae) in southern Peru // Helgol. Mar. Res. 2006. V. 60, № 1. P. 25–31.

Vining I., Blau S.F., Pengilly D. Growth of red king crabs from the Central Aleutian Islands, Alaska // Crabs in cold water regions: biology, managements, and economics / A.J.Paul, R.Dawe, G.S.Elner et al. (Eds.). University of Alaska Sea Grant, AK-SG-02-01. Fairbanks, 2002. P. 39–50.

Waddy S.L., Aiken D. Timing of the metamorphic molt of the american lobster (*Homarus americanus*) is governed by a population-based, photoperiodically entrained daily rhythm // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1999. V. 56. P. 2324–2330.

Warrenchuk J.J., Shirley T.C. Effects of windchill on the snow crab (*Chionoecetes opilio*) // Crabs in cold water regions: biology, managements, and economics / A.J.Paul, R.Dawe, G.S.Elner et al. (Eds.). University of Alaska Sea Grant, AK-SG-02-01. Fairbanks, 2002. P. 81–96.

Weber D.D. Growth of immature king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // International North Pacific Fisheries Commission Bull. 1967. V. 21. P. 21–53.

Williams J.D., McDermott J.J. Hermit crab biocoenoses; a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2004. № 305. P. 1–128.

Zhou S., Shirley T.C. Is handling responsible for the decline of the red king crab fishery? // High latitude crabs: biology, management, and economics. Alaska Sea Grant College Program Report № 96-02, University of Alaska, Fairbanks. 1996. P. 355–363.

Zhou S., Shirley T.C., Kruse G.H. Feeding and growth of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* under laboratory conditions // J. Crust. Biol. 1998. V. 18. P. 337–345.

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
В в е д е н и е (Г.Г.Матишов)	5
Глава 1. Материал и методы исследований (А.Г.Дворецкий, В.С.Зензеров, В.М.Муравейко, Л.В.Павлова, В.Г.Дворецкий)	9
Глава 2. Биологическая характеристика камчатского краба прибрежья Баренцева моря	22
2.1. Особенности биологии камчатского краба Восточного Мурмана (А.Г.Дворецкий)	22
2.2. Биологическая характеристика камчатского краба на мелководье Кольского залива (Л.В.Павлова)	60
2.3. Распределение личинок камчатского краба в прибрежье Баренцева моря (В.Г.Дворецкий)	68
Глава 3. Трофические связи камчатского краба и его воздействие на донные биоценозы (Л.В.Павлова)	77
Глава 4. Симбионты и обрастатели камчатского краба (А.Г.Дворецкий) ...	105
Глава 5. Двигательная активность и сердечная деятельность камчатского краба (В.М.Муравейко, В.С.Зензеров, А.В.Емелина) ...	132
Глава 6. Гормональная регуляция процессов линьки камчатского краба (В.С.Зензеров, А.Г.Дворецкий, В.В.Володин)	138
З а к л ю ч е н и е (В.С.Зензеров)	145
Л и т е р а т у р а	149

CONTENT

	Page
Introduction (<i>G.G.Matishov</i>)	5
Chapter 1. Material and methods of investigation (<i>A.G.Dvoretsky, V.S.Zenzerov, V.M.Muraveyko, L.V.Pavlova, V.G.Dvoretsky</i>)	9
Chapter 2. Biological characteristics of the red king crab in the coastal zone of the Barents Sea) (<i>A.G.Dvoretsky, V.G.Dvoretsky, L.V.Pavlova</i>)	22
2.1. Biological features of the red king crab in Eastern Murman (<i>A.G.Dvoretsky</i>)	22
2.2. Biological characteristics of red king crab from the shallow part of the Kola Bay (<i>L.V.Pavlova</i>)	60
2.3. Red king crab larvae distribution in the coastal zone of the Barents Sea (<i>V.G.Dvoretsky</i>)	68
Chapter 3. Red king crab trophic relations and its influence on bottom biocenoses (<i>L.V.Pavlova</i>)	77
Chapter 4. Symbionts and foulers of the red king crab in the Barents Sea (<i>A.G.Dvoretsky</i>)	105
Chapter 5. Motion and cardiac activity of the red king crab (<i>V.M.Muraveyko, V.S.Zenzerov, A.V.Emelina</i>)	132
Chapter 6. Hormonal regulation of the red king crab molting (<i>V.S.Zenzerov, A.G.Dvoretsky, V.V.Volodin</i>)	138
Conclusion (<i>V.S.Zenzerov</i>)	145
References	149

Научное издание

**БИОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ
КАМЧАТСКОГО КРАБА
ПРИБРЕЖЬЯ БАРЕНЦЕВА МОРЯ**

Технический редактор В.А.Ганичев

Компьютерная верстка Н.Ю.Иванова

Фото на обложке Ю.А.Зуев

Лицензия ПД № 000801 от 06 октября 2000 г.

Подписано к печати 14.08.2008.

Формат бумаги 70x108 1/32.

Бумага офсетная. Печать офсетная. Гарнитура Times/Cyrillic

Усл.печ.л. 15.4. Заказ № 24. Тираж 400 экз.

Российская академия наук
Ордена Ленина Кольский научный центр им. С.М.Кирова
184209, Мурманская область, г. Апатиты, ул. Ферсмана, 14

Российская академия наук
Кольский научный центр
Мурманский морской биологический институт
183010, г. Мурманск, ул. Владимирская, 17
Тел/факс (8152) 25–39–94
E-mail: mmbi@mmbi.info; <http://www.mmbi.info>

Russian Academy of Sciences
Kola Science Centre
Murmansk Marine Biological Institute
17, Vladimirskaia str., Murmansk, 183010, RUSSIA
Fax (8152) 25–39–94
E-mail: mmbi@mmbi.info; <http://www.mmbi.info>