

УДК 591.557: 595.384 (268.45)

ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ СИМБИОТИЧЕСКИХ АМФИПОД, ОБИТАЮЩИХ НА КАМЧАТСКОМ КРАБЕ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2014 г. А.Г. Дворецкий¹, В.Г. Дворецкий¹

Поступила 25.09.2013

Пищевое поведение амфиподы *Ischyrocerus commensalis* изучено в лабораторных условиях с использованием икры камчатского краба Баренцева моря в качестве источника питания. Выявлено, что бокоплавы способны поедать икринки краба, однако в незначительных количествах. Минимальная длина тела амфипод, поглощавших икру, 6,9 мм. Наиболее высокие уровни потребления икры зарегистрированы при самой высокой температуре воды (8 °С), которая соответствует летней температуре воды в прибрежных районах Баренцева моря. Самцы и самки *I. commensalis* поглощали икру примерно в равной степени. Отмечены достоверно более высокие уровни поглощения мертвой икры по сравнению с интактной. В присутствии альтернативного корма (мидия или рыба) уровень потребления икры достоверно снижался. Результаты лабораторных экспериментов и данные полевых наблюдений указывают на то, что бокоплав *I. commensalis* не является специализированным паразитом икры камчатского краба в Баренцевом море.

Ключевые слова: камчатский краб, Баренцево море, симбионты, пищевое поведение.

ВВЕДЕНИЕ

Питание икрой ракообразных хозяев — это известное явление, отмеченное для многих беспозвоночных симбионтов в морских экосистемах. Подобное поведение было описано для некоторых гидроидов [1], ресничных червей [2; 3], немертин [2; 3], полихет [4; 5], амфипод [6], усногих раков [6]. Паразитизм на икре наблюдали у разнообразных хозяев: от относительно небольших по размерам раков-отшельников [7] до крупных промысловых видов крабов и омаров [2; 3; 8; 9].

Амфиподы рода *Ischyrocerus* считаются паразитами икры камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* [3; 10]. Этот вывод был сделан на основе исследований американских авторов, которые изучали эпифауну, заселяющую кладки икры самок камчатского краба в водах Аляски [3]. В данном районе на икре *P. camtschaticus*, помимо амфипод *Ischyrocerus* sp., были также найдены четыре вида немертин и один вид турбеллярий. Анализ содержимого желудков амфипод показал нали-

чие в них мембран от икринок. Именно на основе этих находок и был сделан вывод о паразитизме *Ischyrocerus* на икре камчатского краба. В ходе исследований симбионтов *P. camtschaticus* в Охотском море на кладках икры самок также были найдены бокоплавы *Ischyrocerus commensalis* [10], и вслед за А.М. Курисом с соавторами [3] было указано, что данные амфиподы могут поедать икру камчатского краба, хотя в обоих случаях специального экспериментального изучения данного процесса не проводили.

В отличие от тихоокеанских исследований, в ходе наших работ в Баренцевом море в губе Дальнезеленецкой [11; 12] были отмечены лишь редкие находки небольшого количества амфипод *Ischyrocerus anguipes* и *I. commensalis* (от 1 до 3 экземпляров) на кладках икры самок камчатского краба, при этом случаи поедания икры краба бокоплавами отмечены не были. В другом районе Восточного Мурмана — губе Долгой — амфиподы вовсе отсутствовали на икре самок [13]. В.Б. Матюшкин [14] сообщал о массовых находках амфипод *I. commensalis* на икре самок камчатского краба в губе Ура (юго-западная часть Баренцева моря), однако указывал, что бокоплавы преобладали в основном на кладках, где присутствовали мертвые или поврежденные икринки.

¹ Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра Российской академии наук (Murmansk Marine Biological Institute of the Kola Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences), 183010, Мурманск, ул. Владимирская, 17; e-mail: vdvoretskiy@mmbi.info

Таким образом, информация о возможном паразитизме амфипод рода *Ischyrocerus* на икре камчатского краба в разных районах его обитания довольно противоречива. В подобных случаях необходимы специальные экспериментальные исследования для уточнения характера взаимоотношений симбионтов с хозяевами. Эти данные важны и с практической точки зрения – для выявления возможного негативного влияния на процессы воспроизводства и популяционную динамику камчатского краба в прибрежье Баренцева моря, особенно с учетом чужеродного статуса *Paralithodes camtschaticus* [15].

Цель работы заключалась в проверке гипотезы, является ли *I. commensalis* паразитом икры камчатского краба, а также в определении факторов, которые могут влиять на пищевое поведение рассматриваемых амфипод.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работы проводили в аквариальной Мурманского морского биологического института КНЦ РАН (сентябрь 2008 г. – январь 2009 г. и октябрь–декабрь 2011 г.). Икру отбирали от восьми самок камчатского краба (ширина карапакса 127,5–167,0 мм), отловленных в губе Сайда при помощи ловушек.

Крабов содержали в пластиковых ваннах размера $1 \times 1 \times 1$ м в условиях замкнутого водоснабжения. В системе использовалась морская вода, которая обновлялась каждые две недели. Крабов кормили мидиями (*Mytilus edulis*), сельдью (*Clupea harengus*) и треской (*Gadus morhua*). Температура воды в ваннах колебалась от 5,8 до 9,2 °C (в среднем $7,7 \pm 1,0$ °C) в 2009 г. и от 6,8 до 9,0 °C ($7,4 \pm 0,7$ °C) в 2011 г. В течение периода исследований 2009 г. икра самок созревала от стадии 1 (икра фиолетовая) до стадий 1–2 (икра бурая) и 2 (икра с “глазком”), классификация икры дана по [16]. В 2011 г. икра самок была на стадии зрелости 1–2.

Амфиподы *Ischyrocerus commensalis* были собраны с крабов, отловленных в губе Дальнезеленецкой в 2009 г. и в губе Сайда в 2011 г.

После сбора амфиподы были визуально разделены на размерные группы и помещены в пластиковые емкости объемом 50 мл. Эти контейнеры содержали в термоизолированном инкубаторе с контролируемыми температурными условиями. Перед началом каждого эксперимента бокоплавов содержали в индивидуальных емкостях в течение 24 часов для адаптации. Перед опытом амфипод не кормили.

В каждом из экспериментов, описанных ниже, во все емкости с амфиподами было добавлено по 4 икринки *Paralithodes camtschaticus*. В ходе экспериментов определяли уровень потребления икры

(количество икринок, съеденных за 1 сутки). Каждый опыт продолжался по 10 суток. Икринки меняли каждый день. Вода, в которой содержались амфиподы, обновлялась каждые вторые сутки. После десятидневного периода наблюдений всех амфипод фиксировали в 4%-м формалине. В лаборатории их измеряли и определяли пол.

Всего было проведено 4 эксперимента в одной повторности каждый.

Эксперимент 1. В ходе данного исследования определяли, способны ли амфиподы потреблять икру камчатского краба, а также оценивали влияние размера и пола амфипод на потребление икринок. В данном опыте использовали 80 бокоплавов. Средняя температура воды составила $8 \pm 0,5$ °C, в качестве пищи использовалась икра краба на стадии зрелости 1. Подобные условия были выбраны как наиболее соответствующие тем, которые наблюдаются в прибрежье Баренцева моря в летний период [17]. Сравнивали усредненные уровни потребления икры пятью размерными группами бокоплавов (длина тела 5,1–6,0, 6,1–7,0, 7,1–8,0, 8,1–9,0 и >9,0 мм), самцами и самками.

Эксперимент 2. Целью этого эксперимента было определение различий в уровнях потребления икры между двумя размерными группами амфипод (длина тела более 7 мм и менее 6,5 мм), содержащихся при разных температурных режимах ($2 \pm 0,5$, $4 \pm 0,5$, $6 \pm 0,5$ и $8 \pm 0,5$ °C). В каждой группе было использовано по 50 амфипод, которым предлагали икру на стадии зрелости 1. Поскольку амфиподы с длиной тела <6,5 мм не потребляли икры ни в одном из температурных режимов (см. результаты эксперимента 1), данные по ним были исключены из дальнейшего анализа. Сравнивали усредненные уровни поглощения икры самками и самцами амфипод в четырех температурных режимах.

Эксперимент 3. В данном исследовании также использовали мелких (длина тела <6,5 мм) и крупных (>7 мм) амфипод, содержащихся при температуре $8 \pm 0,5$ °C. Амфиподам предлагали в отличие от предыдущих двух опытов не только живые, но и мертвые икринки, находившиеся на стадиях зрелости 1, 1–2 и 2. Мертвые икринки были получены при помещении интактной икры в теплую морскую воду (15 – 18 °C) на 2–3 сут. Мелкие амфиподы не потребляли икры, поэтому они были исключены из анализа. Для крупных особей (по 50 экз. в каждой экспериментальной группе) сравнивали уровни потребления икры 3 стадий зрелости, а также интактных и мертвых икринок. Для объяснения возможных различий в уровнях потребления икры на разных стадиях зрелости при помощи микроскопа было проведено измерение диаметра икринок, использованных в данном эксперименте.

Эксперимент 4. В этом исследовании изучали бокоплавов с длиной тела >7 мм, содержащихся при температуре $8 \pm 0,5$ °С. Амфиподам в качестве пищевых объектов предлагали живые икринки, находившиеся на стадии 1–2 (контроль), и совместно икринки и альтернативный корм (мидия или треска). Альтернативный корм перед помещением в пластиковый контейнер был измельчен. В данном опыте сравнивали уровни потребления икры и других пищевых объектов (всего 3 вида корма), учитывались уровни потребления икры самцами и самками.

Амфиподы, которые погибли или перелиняли в течение каждого из экспериментов, были исключены из анализа.

При анализе данных, полученных в ходе эксперимента 1, использовали двухфакторный дисперсионный анализ; в качестве влияющих факторов рассматривали пол амфипод и их размер. Значимость различий определяли по критерию Фишера F . Различия считали достоверными при $p < 0,05$. Данные, полученные в ходе экспериментов 2, 3 и 4, сравнивали на основе двухфакторного ковариационного анализа. В качестве ковариаты использовали длину тела амфипод, поскольку этот параметр измерялся только после проведения опыта и, соответственно, не контролировался, но потенциально мог оказывать влияние на конечный результат.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе наших наблюдений за пищевым поведением *Ischyrocerus commensalis* мы действительно наблюдали случаи поедания симбионтами икры камчатского краба. Условно этот процесс может быть разделен на три этапа: 1) предварительный контакт амфиподы с икринкой; 2) захват икринки при помощи вторых гнатопод и ее перемещение к ротовому аппарату; 3) поглощение икринки целиком.

Уровень потребления икринок амфиподами был невысок. В среднем он составлял $0,29 \pm 0,04$ (0,0–0,77) икр/сут., или $3 \pm 0,4$ (0–10) икринки в течение 10-дневного периода наблюдений.

В ходе эксперимента 1 по изучению влияния размера амфипод на потребление икры краба восемь особей погибли (смертность 10%), семь особей полиняли и поэтому были исключены из анализа. Минимальный размер бокоплава, который был способен потреблять икру, составил 6,9 мм. При этом амфиподы с длиной тела 5,1–6,0 мм не съели ни одной икринки в течение периода наблюдений.

Уровень потребления икринок зависел от размера амфипод (рис. 1). В ходе исследований было установлено достоверное повышение среднего уровня потребления икринок по мере увеличения длины

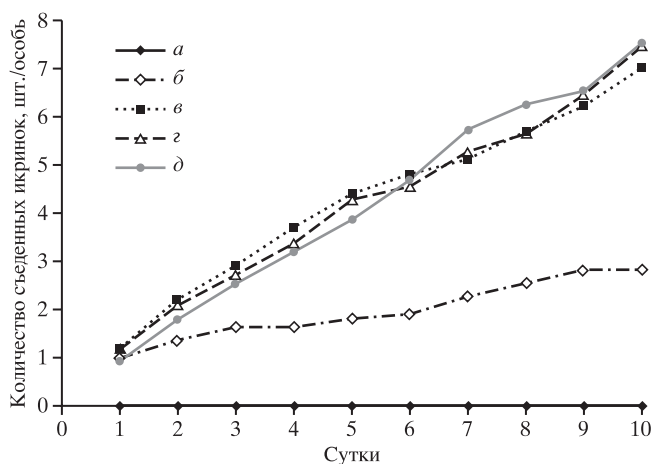


Рис. 1. Кумулятивные кривые потребления икры камчатского краба амфиподами *Ischyrocerus commensalis* разных размерных групп (мм, эксперимент 1): 5,1–6,0 (а); 6,1–7,0 (б); 7,1–8,0 (в); 8,1–9,0 (г); $>9,0$ (д)

тела бокоплавов ($df = 3$, $F = 12,227$; $p < 0,001$), однако отмеченные величины были сходны у самцов и самок *I. commensalis* ($df = 1$, $F = 1,098$, $p = 0,301$). Также отметим, что уровни потребления икры были сходны у амфипод в размерных классах 7,1–8,0 мм, 8,1–9,0 мм и $>9,0$ мм (рис. 1). В связи с этим в последующих экспериментах мы объединили в общий комплекс данные по амфиподам с длиной тела более 7 мм.

В полевых условиях мы не наблюдали случаев потребления икры амфиподами [11; 13]. По-видимому, это объясняется тем, что основная доля амфипод *I. commensalis*, которую находили на кладках икры самок в ходе летних экспедиций, имела длину тела менее 6,9 мм. Такие бокоплавы, как показали наши эксперименты, не потребляют икру камчатского краба.

Мы полагаем, что такой результат связан с размерами ротового аппарата амфипод, который может быть слишком мал, чтобы целиком поглощать икринки камчатского краба. Также следует учитывать, что полевые исследования были ограничены летним периодом, а бокоплавы *I. commensalis* могут встречаться на икре также и в другие сезоны [14]. Стоит указать на то, что в ходе лабораторных исследований амфиподам в качестве пищевых объектов предлагали отделенные друг от друга икринки, которые, по-видимому, легче поглощать. Известно, что у здоровых самок камчатского краба икра представляет собой однородную массу, где отдельные икринки прикреплены друг к другу при помощи специальных волосков [16] и только некоторые икринки могут быть отделены от общей массы вследствие влияния естественных причин [16]. Поэтому вполне ожидаемо, что уровни питания

амфипод икрой краба в естественных условиях ниже, чем в условиях эксперимента.

В ходе эксперимента 2 по изучению влияния температуры воды на потребление икры краба при каждом из температурных режимов пять бокоплавов были исключены из анализа из-за гибели (смертность 5%) и пять бокоплавов – из-за линьки. При температуре 2–6 °C кумулятивные кривые потребления были довольно близки (рис. 2), а усредненные уровни поглощения икры достоверно не различались, тогда как при температуре 8 °C этот показатель значительно повышался. Статистический анализ подтвердил эту тенденцию, выявив достоверное влияние температуры на потребление икры ($df = 3$, $F = 18,401$; $p < 0,001$). При этом выраженных различий в уровне потребления икры амфиподами разного пола не установлено ($df = 1$, $F = 0,060$, $p = 0,803$).

Таким образом, амфиподы *I. commensalis* хуже поедали икру камчатского краба при температуре менее 8 °C. Известно, что температура воды в местах массового обитания камчатского краба в Баренцевом море варьирует от 0,4 °C до 7,0 °C [16], в отдельные годы она не превышала 2,0 °C [18]. В Баренцевом море температура воды выше 7–8 °C фиксируется редко, в основном в прибрежных мелководных районах [19]. На основании этого можно сделать заключение о том, что уровни поглощения икры камчатского краба амфиподами (если этот процесс имеет место) меняются в зависимости от сезона и/или глубины.

В ходе эксперимента 3 по изучению влияния стадий развития и кондиций икры на уровень ее потребления из 90 особей *I. commensalis*, использованных в опыте, 11 экз. (6 погибших и 5 полинявших) были исключены из рассмотрения. Смертность составила 7 %.

Анализ кумулятивных кривых показал, что уровень потребления икры на разных стадиях зрелости существенно менялся. Уровень потребления икры камчатского краба амфиподами определялся как стадией развития икры, так и ее состоянием (рис. 3). Амфиподы довольно плохо потребляли икру на стадии зрелости 2 (икра с глазком) ($df = 2$, $F = 25,011$; $p < 0,001$), при этом бокоплавы демонстрировали сходные уровни потребления икры на стадиях зрелости 1 и 1–2. Заметно, что симбионты поедали преимущественно мертвые икринки ($df = 1$, $F = 4,130$; $p = 0,045$). Также следует отметить, что амфиподы в равной степени потребляли икру на стадии зрелости 2 вне зависимости от ее состояния.

Размеры икринок краба достоверно возрастали по мере их созревания от стадии зрелости 1 до стадии зрелости 2 (табл. 1) ($df = 2$, $F = 523,799$;

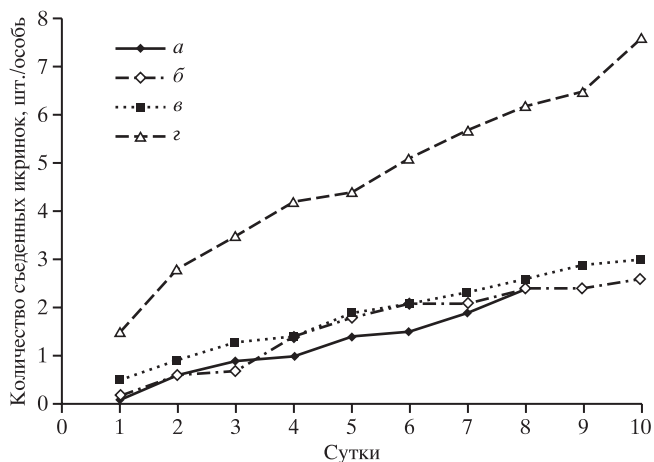


Рис. 2. Кумулятивные кривые потребления икры камчатского краба амфиподами *Ischyrocerus commensalis* при различных температурных режимах (°C эксперимент 2): 2 (а); 4 (б); 6 (в); 8 (г)

$p < 0,001$), однако были практически одинаковыми у интактных и мертвых икринок ($df = 1$, $F = 0,138$; $p = 0,711$).

Результаты исследований показали, что, хотя *I. commensalis* может поесть интактную икру камчатского краба, он предпочитает мертвые икринки (рис. 3). Это объясняет тот факт, что в природных условиях амфиподы часто встречались на кладках икры с мертвыми икринками [11; 14]. Питание амфипод предпочтительно мертвыми икринками объясняется различиями в структуре поверхности интактных и мертвых икринок. Живые икринки имели более плотную поверхность мембран по сравнению с мертвыми, поэтому для их поглощения, по всей видимости, требуется больше затрат, чем при питании мертвой икрой.

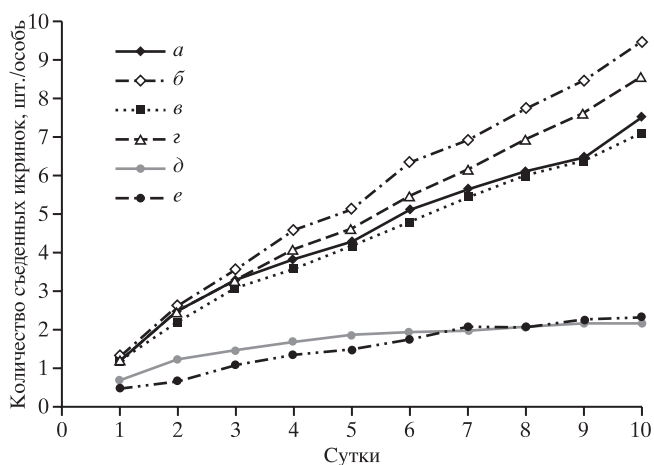


Рис. 3. Кумулятивные кривые потребления интактной и мертвой икры камчатского краба разных стадий зрелости амфиподами *Ischyrocerus commensalis* (эксперимент 3): икра 1, интактная (а); икра 1, мертвая (б); икра 1–2, интактная (в); икра 1–2, мертвая (г); икра 2, интактная (д); икра 2, мертвая (е)

Таблица 1. Диаметр (мкм) интактной и мертвой икры камчатского краба разных стадий зрелости, использованной в эксперименте 3

Стадия зрелости	Интактная икра			Мертвая икра		
	$X \pm SE$	Min	Max	$X \pm SE$	Min	Max
1	951±6	900	1000	955±7	863	1000
1–2	1005±3	975	1038	999±4	975	1038
2	1110±4	1075	1150	1107±4	1075	1163

Примечание. X – среднее, SE – стандартная ошибка, Min – минимум, Max – максимум.

Как отмечено выше, ранее считалось, что амфиподы *Ischyrocerus* sp., поселявшиеся на кладках икры самок *P. camtschaticus* в водах Охотского моря, являются специализированными паразитами его икры [3].

Хотя авторы исследования [3] не приводят вид амфипод, наиболее вероятно, что это был *I. commensalis* [10; 20]. Основной причиной отличий наших выводов от данных предыдущих работ, скорее всего, является влияние других симбионтов, совместно встречавшихся с амфиподами *Ischyrocerus* на икре камчатского краба в водах Аляски. Помимо бокоплавов американские исследователи находили на икре краба в значительных количествах немертин рода *Carcinonemertes*, хорошо известных паразитов икры различных ракообразных [8; 9]. Особенностью представителей сем. Carcinonemertidae является присутствие специфического органа – единичного центрального стилета. Этот орган, являющийся адаптивным приспособлением для паразитизма на икре ракообразных, используется для прокалывания покровов (мембран) икринок. У амфипод рода *Ischyrocerus*, в отличие от немертин, подобных приспособлений нет. Поэтому можно с большой долей уверенности заключить, что первичным фактором, вызывающим гибель икры камчатского краба в Тихоокеанском регионе, были немертины, тогда как амфиподы поедали икру, поврежденную этими паразитами.

В ходе эксперимента 4 по изучению влияния альтернативного корма на пищевое поведение амфипод из 60 особей *I. commensalis*, использованных в опыте, шести экземпляров (5 погибших и 1 полинявший) были исключены из рассмотрения. Смертность составила 8%.

Анализ кумулятивных кривых показал, что уровень потребления икры существенно варьировал в зависимости от отсутствия/присутствия альтернативного корма (рис. 4). Статистический анализ выявил, что уровень потребления икры камчатского краба амфиподами разного пола находился на одном уровне ($df = 1$, $F = 0,841$; $p = 0,364$). В присутствии альтернативного корма бокоплавы менее охотно поедали икру камчатского краба ($df = 2$, $F = 46,572$;

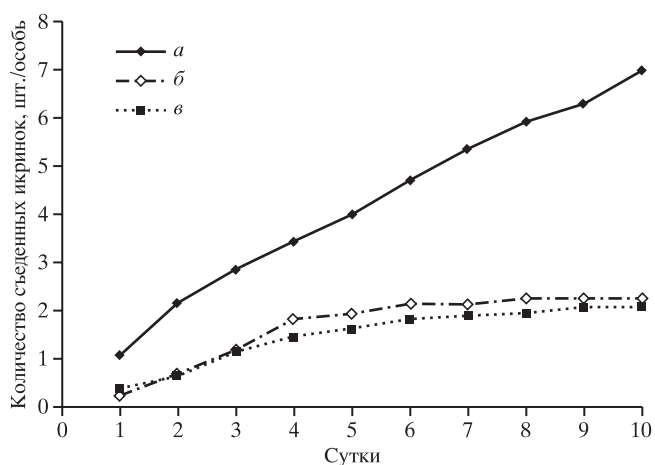


Рис. 4. Кумулятивные кривые потребления икры камчатского краба амфиподами *Ischyrocerus commensalis* при отсутствии или наличии альтернативного корма (эксперимент 4): икра без альтернативного корма (а); икра + мидия (б); икра + рыба (в)

$p < 0.001$), при этом уровни потребления икры не зависели от вида альтернативного корма.

На основе данного опыта можно заключить, что икра не является предпочтительным кормом для амфипод. Этот результат хорошо согласуется с данными полевых наблюдений. В природных условиях основная доля бокоплавов с длиной тела более 7 мм обычно заселяет ротовой аппарат хозяина [12; 21], где бокоплавы питаются остатками пищи хозяина.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все вышеперечисленное позволяет сделать заключение, что бокоплавов *I. commensalis* при локализации на кладках икры самок следует рассматривать как своеобразных падальщиков, поедающих мертвые икринки, нежели специализированных паразитов икры. Косвенным доказательством данного вывода может служить сравнение уровней потребления икры ракообразных хозяев специализированными паразитами в других симбиотических ассоциациях с тем уровнем, который мы определили для *I. commensalis* ($0,29 \pm 0,04$ интактных икринок в сутки, или 1–3 икр/сут). Например, Дж.Д. Вильямс

указывал, что в лабораторных условиях в течение 6-часового периода наблюдений полихета *Polydora robi* поедала до 230 икринок и до 70 эмбрионов рака-отшельника *Calcinus gaimardii* [5]. Дж.Д. Шилдс и А.М. Курис сообщали, что в течение суток немертины *Carcinonemertes epialti* поедали 1–5 икринок краба *Cancer magister* [22].

Следует отметить, что в процессе жизнедеятельности самки камчатского краба теряют икру, например, при задевании абдоменом о дно [16; 23]. Уровень естественных потерь икры существенно выше, чем тот, который может быть вызван поеданием интактных икринок краба амфиподами. Более того, утилизируя мертвые икринки камчатского краба, которые могут служить субстратом для развития патогенных микроорганизмов, амфиподы *I. commensalis* приносят пользу хозяину, выполняя санитарную функцию.

Работа поддержана грантом Президента РФ МК-52.2014.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Cerrano C., Bavestrello G., Puce S., Sara M. 1998. Biological cycle of *Podocoryna exigua* (Cnidaria: Hydrozoa) from a sandy bottom of the Ligurian Sea. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom*. 78: 1101–1111.
2. Wickham D.E., Kuris A.M. 1990. Brood mortality estimation and role of symbionts in egg mortality of the tanner crab *Chionoecetes bairdi* in Alaskan waters. *Proceedings of the International king and tanner crab symposium*. Lowell Wakefield Symp. Ser. Alaska Sea Grant Rep. Fairbanks, University of Alaska: 397–402.
3. Kuris A.M., Blau S.F., Paul A.J. et al. 1991. Infestation by brood symbionts and their impact on egg mortality of the red king crab (*Paralithodes camtschatica*) in Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 48: 559–568.
4. Williams J.D. 2001. *Polydora* and related genera associated with hermit crabs from the Indo-West Pacific (Polychaeta: Spionidae), with descriptions of two new species and a second polydorid egg predator of hermit crabs. *Pacific Science*. 55: 429–465.
5. Williams J.D. 2002. The ecology and feeding biology of two *Polydora* species (Polychaeta: Spionidae) found to ingest the embryos of host hermit crabs (Anomura: Decapoda) from the Philippines. *Journal of Zoology*. 257: 339–351.
6. Williams J.D. 1999. Documentation of shell-burrowing polychaete and barnacle predation on hermit crab eggs. *American Zoologist*. 39: 721A.
7. Williams J.D., McDermott J.J. 2004. Hermit crab biocoenoses; a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 305: 1–128.
8. Kuris A.M. 1991. A review of patterns and causes of crustacean brood mortality. *Crustacean Issues*. 7: 117–141.
9. Kuris A.M. 1993. Life cycles of nemertean that are symbiotic egg predators of decapod Crustacea: adaptations to host life histories. *Hydrobiologia*. 266: 1–14.
10. Клитин А.К. 2003. *Камчатский краб у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала*. М., изд-во “Нацрыбресурсы”: 253 с.
11. Дворецкий А.Г. 2008. Симбионты и обрастатели камчатского краба. В кн.: *Биология и физиология камчатского краба в прибрежье Баренцева моря*. Под ред. Г.Г. Матишова. Апатиты, изд-во КНЦ РАН: 105–131.
12. Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. 2011. Population biology of *Ischyrocerus commensalis*, a crab-associated amphipod, in the southern Barents Sea: a multi-annual summer study. *Marine Ecology*. 32: 498–508.
13. Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. 2010. Исследования биологии камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в губе Долгой (Баренцево море). *Известия ТИНРО*. 160: 44–56.
14. Матюшкин В.Б. 2005. Репродуктивные параметры самок камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*, Tilesius) губы Ура Баренцева моря. *Труды ВНИРО*. 144: 212–221.
15. Матишов Г.Г., Селифонова Ж.П. 2006. Опыт контроля балласта торговых судов в Новороссийском порту. *Вестник Южного научного центра*. 2 (3): 58–62.
16. Кузьмин С.А., Гудимова Е.Н. 2002. *Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла*. Апатиты, изд-во КНЦ РАН: 236 с.
17. Бардан С.И., Широколов В.Н. 1988. Гидролого-гидрохимические исследования. В кн.: *Контроль экологической ситуации в районе опытно-промышленной плантации водорослей в губе Дальнезеленецкой*. Апатиты, изд-во Кольского филиала АН СССР: 7–23.
18. Бойцов В.Д. 2003. Распределение камчатского краба в Баренцевом море и условия среды. В кн.: *Камчатский краб в Баренцевом море*. Мурманск, изд-во ПИНРО: 59–64.
19. Бойцов В.Д. 2006. Изменчивость температуры воды Баренцева моря и ее прогнозирование. Мурманск, изд-во ПИНРО: 292 с.
20. Vader W., Krapp T. 2005. Crab-associated amphipods from the Falkland Islands (Crustacea, Peracarida). *Journal of Natural History*. 39: 3075–3099.
21. Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. 2012. *Эпифауна крабов-литодид в Баренцевом море*. Апатиты, изд-во КНЦ РАН: 410 с.
22. Shields J.D., Kuris A.M. 1988. An in vitro analysis of egg mortality in *Cancer anthonyi*: the role of symbionts and temperature. *Biological Bulletin*. 174: 267–275.
23. Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. 2013. Population dynamics of the invasive lithodid crab, *Paralithodes camtschaticus*, in a typical bay of the Barents Sea. *ICES Journal of Marine Science*. 70: 1255–1262.

SPECIFIC FEATURES OF FEEDING BEHAVIOUR OF SYMBIOTIC AMPHIPODS LIVING ON THE RED KING CRABS FROM THE BARENTS SEA

A.G. Dvoretsky, V.G. Dvoretsky

Feeding behaviour of the amphipod *Ischyrocerus commensalis* with eggs of the Barents Sea red king crabs as food sources was studied under laboratory conditions. It has been ascertained that the amphipods were able to ingest eggs of the crabs but the ingestion rates were low. The minimal body size of an amphipod feeding on the crab eggs was 6.9 mm. The highest feeding rates on the eggs were registered at the water temperature of 8 °C (corresponds to the summer water temperature in the Barents Sea coastal areas). Both male and female amphipods ingested eggs in equal proportions. Significantly higher ingestion rates were registered for dead eggs in comparison to the intact ones. The egg consumption level significantly decreased when the alternative food (mussel or fish) was added. The results of the laboratory experiments and field observations data suggest that the amphipod *I. commensalis* is not a specialized egg predator of the red king crab in the Barents Sea.

Key words: red king crab, Barents Sea, Dalnezelenetskaya Bay, symbionts, feeding behavior.

REFERENCES

1. Cerrano C., Bavestrello G., Puce S., Sara M. 1998. Biological cycle of *Podocoryna exigua* (Cnidaria: Hydrozoa) from a sandy bottom of the Ligurian Sea. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom*. 78: 1101–1111. (In English).
2. Wickham D.E., Kuris A.M. 1990. Brood mortality estimation and role of symbionts in egg mortality of the tanner crab *Chionoecetes bairdi* in Alaskan waters. *Proceedings of the International king and tanner crab symposium*. Lowell Wakefield Symp. Ser. Alaska Sea Grant Rep. Fairbanks, University of Alaska: 397–402. (In English).
3. Kuris A.M., Blau S.F., Paul A.J. et al. 1991. Infestation by brood symbionts and their impact on egg mortality of the red king crab (*Paralithodes camtschatica*) in Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 48: 559–568. (In English).
4. Williams J.D. 2001. *Polydora* and related genera associated with hermit crabs from the Indo-West Pacific (Polychaeta: Spionidae), with descriptions of two new species and a second polydorid egg predator of hermit crabs. *Pacific Science*. 55: 429–465. (In English).
5. Williams J.D. 2002. The ecology and feeding biology of two *Polydora* species (Polychaeta: Spionidae) found to ingest the embryos of host hermit crabs (Anomura: Decapoda) from the Philippines. *Journal of Zoology*. 257: 339–351. (In English).
6. Williams J.D. 1999. Documentation of shell-burrowing polychaete and barnacle predation on hermit crab eggs. *American Zoologist*. 39: 721A. (In English).
7. Williams J.D., McDermott J.J. 2004. Hermit crab biocoenoses; a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 305: 1–128. (In English).
8. Kuris A.M. 1991. A review of patterns and causes of crustacean brood mortality. *Crustacean Issues*. 7: 117–141. (In English).
9. Kuris A.M. 1993. Life cycles of nemerteans that are symbiotic egg predators of decapod Crustacea: adaptations to host life histories. *Hydrobiologia*. 266: 1–14. (In English).
10. Klitin A.K. 2003. *Kamtschatskii krab u beregov Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov: biologiya, raspredelenie i funktsional'naya struktura areala*. [The Red King Crab along the Shores of Sakhalin and the Kuril Islands: Biology, Distribution, and Functional Structure of the Area]. M., "Natsrybresursy": 185 p. (In Russian).
11. Dvoretzky A.G. 2008. [Symbionts and foulers of the red king crab]. In: *Biologiya i fiziologiya kamtschatskogo kraba v pribrezhie Barentseva morya*. [Biology and physiology of the red king crab in the coastal Barents Sea]. G.G. Matishov (Ed.). Apatity, KSC RAS Press: 105–131. (In Russian).
12. Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. 2011. Population biology of *Ischyrocerus commensalis*, a crab-associated amphipod, in the southern Barents Sea: a multi-annual summer study. *Marine Ecology*. 32: 498–508. (In English).
13. Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. 2010. [Biological studies of the red king crab in the Dolgaya Bay (Barents Sea)]. *Izvestia TINRO*. 160: 44–56. (In Russian).
14. Matyushkin V.B. 2005. [Reproductive parameters of female red king crab (*Paralithodes camtschaticus*, Tilesius) in the Ura inlet of the Barents Sea]. *VNIRO Proceedings*. 144: 212–221. (In Russian).
15. Matishov G.G., Selifonova J.P. 2006. [Experience of commercial vessels' water ballast control in the port of Novorossiysk]. *Vestnik Yuzhnogo Nauchnogo Tsentra*. 2(3): 58–62. (In Russian).
16. Kuzmin S.A., Gudimova E.N. 2002. *Vselenie kamtschatskogo kraba v Barentsevo more: osobennosti biologii, perspektivy promysla*. [Introduction of the Kamchatka (Red king) crab in the Barents Sea. Peculiarities of Biology, Perspectives of Fishery]. Apatity, KSC RAS Press: 232 p. (In Russian).
17. Bardan S.I., Shirokolobov V.N. 1988. [Hydrological and hydrochemical investigation]. In: *Kontrol' ekologicheskoi situatsii v raione opytно-promyshlennoi plantatsii vodoroslei v gube Dalnezelenetskaya*. [Ecological control near experimental plantation of macroalgae in Dalnezelenetskaya Bay]. Apatity, Kola Branch AN USSR Press: 7–23. (In Russian).
18. Boitsov V.D., 2003. [Distribution of the red king crab in the Barents Sea and environmental conditions]. In: *Kamtschatskiy krab v Barentsevom more*. [Red king crab in the Barents Sea]. Murmansk, PINRO Press: 59–64. (In Russian).
19. Boitsov V.D., 2006. *Izmenchivost' temperatury vody Barentseva morya i ee prognozirovaniye*. [Variability temperature in the Barents Sea and its forecasting]. Murmansk, PINRO Press: 292 p. (In Russian).
20. Vader W., Krapp T. 2005. Crab-associated amphipods from the Falkland Islands (Crustacea, Peracarida). *Journal of Natural History*. 39: 3075–3099. (In English).

21. Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. 2012. *Epifauna krabov-litodid v Barentsevom more*. [*Epifauna of lithodid crabs in the Barents Sea*]. Apatity, KSC RAS Press: 410 p. (In Russian).
22. Shields J.D., Kuris A.M. 1988. An in vitro analysis of egg mortality in *Cancer anthonyi*: the role of symbionts and temperature. *Biological Bulletin*. 174: 267–275. (In English).
23. Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. 2013. Population dynamics of the invasive lithodid crab, *Paralithodes camtschaticus*, in a typical bay of the Barents Sea. *ICES Journal of Marine Science*. 70: 1255–1262. (In English).