

УДК 595.384(268.45)

**Распределение и некоторые особенности биологии
массовых видов десятиногих ракообразных (*Crustacea, Decapoda*)
в губе Терiberка Баренцева моря**

В.И. Соколов (ВНИРО)

**On the biology and distribution of common Decapoda
in the Teriberskaja guba, the Barents Sea**

V.I. Sokolov (VNIRO)

During the diving expedition of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO) in summer 2002 nine species of Decapoda were caught in the Teriberskaja Guba, the Barents Sea. Eight of them were arctic-boreal species and one was boreal species. The distribution of hermit-crab (*Pagurus bernhardus* (Linnaeus 1758)) in the Barents Sea extended to 35°15'E. It is easternmost locality of this species. The most common species in the area investigated was *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius 1815). In summer at depth 0–60 m there were three size-functional groups of this species with great differences in size and behavior. As a result of sex – size distribution analyzes were recorded, that young red king crabs begin to migrate in age of 4–5 years, that means 2–3 years earlier than in area of native inhabitance.

Десятиногие ракообразные являются важной компонентой донных сообществ Баренцева моря и играют важную роль в питании рыб. Однако при всей значимости и малом числе видов этой группы беспозвоночных в Баренцевом море современные знания о десятиногих ракообразных этого региона довольно скудные. Изучение непромысловых видов *Decapoda* в последнее время практически не ведется из-за отсутствия финансирования. Поэтому наши знания о биологии и распространении большинства видов десятиногих ракообразных в прибрежных районах Восточного Мурмана ограничиваются материалами, полученными еще в 1950–60-х годах. Из *Decapoda* основным объектом изучения в Баренцевом море в последние годы был преимущественно камчатский краб (*Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815)), вселенный сюда в 1960-х годах. Исследования биологии этого вида стали активно проводить с начала 1990-х годов. В последнее время к этим работам подключились и другие научные организации. Однако, несмотря на значительные усилия, в ряде районов (в первую очередь в прибрежной зоне Восточного Мурмана) исследования практически не проводятся. Поэтому экспедиционные работы ВНИРО, выполненные в губе Терiberка летом 2002 г. и затрагивающие не только камчатского краба, но и местные виды десятиногих ракообразных, вызывают несомненный интерес.

Методика и материал

Работы проводили на акватории губы Терiberка на глубинах от 0 до 60 м методом водолазных трансект. Последние закладывали перпендикулярно к береговой линии в местах с характерным для каждого типа побережья рельефом непре-

рывно от уреза воды до глубин 40–60 м. Всего за время исследований было выполнено 11 разрезов (Соколов, Штрик, в наст. сборнике, рис. 1).

При движении по трансекте водолаз-исследователь выделял визуально вертикальные границы фитоценозов по составу доминантов основных ярусов растительности и отмечал параметры биотопа: глубины, характер грунта, уклон дна, температуру воды, микрорельеф. Количественную и качественную оценки фауны десятиногих ракообразных осуществляли методом водолазного сбора с последующей обработкой на берегу. В каждом биоценозе выполняли одну-пять станций, на которых собирали гидробионтов. Для большей репрезентативности данных сбор материала и оценку численности донных беспозвоночных проводили параллельно два водолаза. Полученные материалы после обработки сравнивали. Для проведения анализа батиметрического распределения ракообразных все фактические глубины приводили к нулю глубин в соответствии с таблицами приливов и наблюдениями за уровнем моря. Максимальные приливы во время исследования достигали 3,8 м, минимальный уровень воды был + 0,4 м.

Для изучения камчатского краба, кроме водолазных сборов, проводили обследование прилова крабов при ярусном или снуроводном промысле. Всех пойманных крабов после промеров выпускали в море.

При определении плотности массовых видов креветок и раков-отшельников обследовали квадраты от 1,0 до 10 м². Для оценки численности очень подвижных и более редких объектов, таких как крабы, крабоиды, раки-отшельники, исследовали, как правило, несколько десятков или даже сотен квадратных метров. Поиск животных проводили на поверхности грунта, в зарослях морских растений и под камнями.

Глубину и температуру воды в местах сбора проб брали из показаний водолазных компьютеров.

Для всех пойманных крабов и крабоидов выполняли биологический анализ, который включал в себя регистрацию вида краба или крабоида, измерение ширины карапакса (ШК) каждого экземпляра, взвешивание, определение пола особи, стадии личиночного цикла, кроме того, регистрировали повреждения ног и наличие обрастаний. У самок также отмечали наличие яиц в кладке и степень их развития. У самцов и самок крабов-пауков, кроме этих промеров, проводили измерение длины ладони клешни (ДЛК) и длины карапакса (ДК).

Пол самцов и самок крабов-пауков и камчатского краба определяли по строению абдомена и первых двух пар плеопод. ШК измеряли с точностью до 1 мм между наиболее удаленными точкам на карапаксе, исключая шипы (для камчатского краба). ДЛК крабов-пауков измеряли с точностью до 0.1 мм от основания подвижного пальца по внутреннему краю до основания ладони по наружному краю. ДК крабов-пауков измеряли от основания глаза до середины заднего спинного края карапакса. Массу определяли с точностью до 1 г. Взвешивали только самцов в стадии 3-й личиночного цикла и самок без икры (БИ) без повреждений ног.

Стадии личиночного цикла у камчатских крабов определяли в соответствии со следующей шкалой:

стадия 1 – только перелинявший краб, тело и ноги мягкие, панцирь еще не начал затвердевать;

стадия 2 – не окрепший панцирь, легко продавливается при нажиме, наполнение ног мясом слабое, базиподиты белого цвета, без царапин, из обрастаний могут быть только недавно отложенные кладки пиявок;

стадия 3 – панцирь твердый, полностью окрепший. Данную стадию подразделяли на три категории:

стадия 3.0 (третья ранняя) – базиподиты белого или серого цвета, без царапин или с немногочисленными слабыми царапинами, обрастания отсутствуют или имеются в незначительном числе;

стадия 3.1 – базиподиты желтого или светло-коричневого цвета, на них и на нижней поверхности мерусов обычно заметны царапина, могут присутствовать обрастания, более обильные, чем у крабов предыдущей группы;

стадия 3.2 (третья поздняя) – базиподиты коричневого, темно-коричневого

цвета, обычно исчерчены царапинами, как правило, имеются обрастания (взрослые баянусы, мшанки, гидроиды);

стадия 4 – панцирь старый, базиподиты темно-коричневого или почти черного цвета, как правило, сильно исчерчены царапинами, обрастаний может быть много. Эта стадия может быть как предлиночной (и тогда наблюдается утончение старого панциря и образование под ним нового), так и предсмертной (у старых крабов, которые больше линять не будут).

Для самок камчатского краба использовали следующую шкалу зрелости икры:

самки БИ – неполовозрелые самки без икры, плеоподы с короткими, чистыми, обычно светлыми волосками без следов яйцевых оболочек;

икра ранняя фиолетового цвета (ИФ) – ранняя стадия развития наружной икры, характеризуется темно-фиолетовым цветом яиц, отсутствием видимого простым глазом эмбриона;

икра бурая (ИБ) – стадия характеризуется бурым цветом яиц и, как правило, отсутствием видимого простым глазом эмбриона. Гонады фиолетовые, еще тонкие, с очень мелкими ооцитами;

икра с глазками (ИГ) – характеризуется светло желтым цветом яиц и видны не эмбрионы в виде глазков, а сами глазки эмбрионов;

икра поздняя (ИП) – последняя стадия перед выпуском личинок, яйца достигают максимального размера, эмбрион почти полностью сформировавшийся и хорошо заметен, иногда в кладке может присутствовать небольшое число яйцевых оболочек, указывающих на начало выпуска личинок;

личинки выпущены (ЛВ) – плеоподы с длинными волосками темного цвета, на которых остались остатки яйцевых оболочек, свидетельствующих о недавнем выпуске личинок;

яловые самки (ЯЛ) – половозрелые самки, не принимавшие прошедшей весной участия в размножении, характеризуются отсутствием на плеоподах яиц. Отличаются от самок БИ более крупными размерами, широким отвисающим абдоменом, длинными волосками на плеоподах. Если это сенильная самка, то гонады, как правило, практически пустые. Если это половозрелая самка, еще способная размножаться, но по каким-то причинам не принимавшая участия в размножении прошедшей весной, то гонады фиолетовые, с фиолетовыми ооцитами.

Для самок крабов-пауков использовали следующую шкалу зрелости яиц:

самки без икры (БИ) – половозрелые или неполовозрелые самки без кладки яиц на плеоподах;

икра ранняя (ИР) – яйца в кладке желтого цвета, бластодерма однородная, эмбрион не различим простым глазом;

икра умеренно развитая (ИГ) – характеризуется появлением видимых простым глазом эмбрионов, у которых просматриваются глаза;

личинки выпущены (ЛВ) – плеоподы с длинными волосками темного цвета, на которых остались части яйцевых оболочек, свидетельствующих о недавнем выпуске личинок.

У раков-отшельников измеряли длину щитка (ДЩ), т.е. склеротизированной части карапакса, длину ладони правой клешни по внутреннему краю и ширину ладони правой клешни в самом широком месте. Пол у раков-отшельников определяли по расположению полового отверстия. У самок отмечали наличие или отсутствие кладки яиц.

Кроме того, для всех крабов и крабоидов отмечали отсутствие или повреждение конечностей.

У креветок измеряли длину карапакса (ДК) от заглазничной выемки до середины заднего спинного края карапакса с точностью до 0.1 мм. Пол определяли по строению первых двух пар плеопод. Самок с яйцами на плеоподах подразделяли на три категории: самок с ранней икрой (ИР) – яйца недавно отложены, бластодерма однородная, эмбрион не различим при наружном осмотре; самок с умеренно развитой икрой (ИГ) – яйца с хорошо заметными «глазками», но эмбрион еще не сформировался; самок с яйцами перед вылуплением (ИП) – эмбрион сформировался, видны конечности, желтка мало.

Всего за время исследований было обследовано 382 камчатских краба (из них 87 были пойманы в качестве прилова при ярусном и снюреводном промысле, а 295 собраны водолазным способом), 50 особей крабов-пауков *Hyas araneus*, 82 рака-отшельника (*Pagurus pubescens* – 60, *P. bernhardus* – 22).

Результаты

За время исследований в губе Териберка были отмечены представители девяти видов *Decapoda*:

подотряд Eukyphida: сем. Hippolytidae (*Lebbeus polaris* (Sabine 1821), *Eualus gaimardi gaimardi* (H. Milne-Edwards 1837), *Spirontocaris spinus* (Sowerby 1805)), сем. Crangonidae (*Sclerocrangon boreas* (Phipps 1774)), сем. Pandalidae (*Pandalus montagui* Leach 1814);

подотряд Reptantia: сем. Lithodidae (*Paralithodes camtschaticus* (Tilesius 1815)), сем. Paguridae (*Pagurus pubescens* Kröyer 1838, *P. bernhardus* (Linnaeus 1758)), Majidae (*Hyas araneus* (Linnaeus 1758)).

Paralithodes camtschaticus

Распределение и плотность. Самцы с ШК 71–155 мм и самки с ШК 82–113 мм в период проведения исследований не обнаружены в губе Териберка. Половозрелые самцы и самки встречались вместе на глубинах более 30 м. Доля самцов в этих скоплениях была невелика, всего 10.6% от числа отмеченных крабов. Основную часть как снюреводных уловов, так и водолазных сборов на глубинах более 45 м составляли половозрелые самки (89.4%) с кладками яиц под абдоменом. Большинство самок имели недавно отложенные яйца фиолетового цвета (91.5%) и только 8.5% самок – яйца бурого цвета.

На глубинах менее 30 м половозрелые особи практически не встречались. Только одна самка с ШК 178 мм была отмечена на глубине 22 м на границе ламинариевых зарослей. Плотность самок на глубине 30–45 м колебалась от 0 до 2 экз./100 м², с увеличением глубины до 50–80 м их плотность существенно возрастала до 20 экз./100 м², что составляет около 180–200 г/м², однако точную оценку численности для этих глубин провести не удалось. Плотность самцов на всех глубинах была существенно ниже и не превышала 1 экз./100 м².

Скопления половозрелых крабов постоянно держались только в западной и юго-западной частях губы на илистых грунтах на глубине 45–80 м. В остальных районах исследованной акватории скопления крабов появлялись эпизодически.

Молодые неполовозрелые особи камчатского краба, как самцы, так и самки с ШК 6–81 мм, были обнаружены почти на всех разрезах на глубине от 1 до 40 м (считая от уровня максимального отлива), исключая лишь куты губ, которые представляют собой песчаные отмели.

По типу поведения и, в меньшей степени по размерам, молодь крабов была условно разделена на две группировки: «оседлую» и «кочующую». Оседлая группировка была представлена неполовозрелыми самцами и самками с ШК 6–47 мм, которые не образовывали плотных скоплений. Особи этой группы присутствовали постоянно в поясе водорослей, используя камни и расщелины в скальных выходах в качестве укрытий. Их плотность в одном и том же месте практически не изменялась за время наблюдений и колебалась от 0.0001 до 0.5 экз./м².

Особи кочующей группировки образовывали плотные скопления, которые могли сравнительно быстро менять свое местоположение. За 10 дней регулярных погружений на разрезе 3 было отмечено три таких скопления. Первое скопление было отмечено 3 августа на глубине 30–35 м и занимало площадь около 100 м². Крабы в скоплении располагались плотно друг к другу, а в некоторых местах образовывали сплошной покров из двух–трех слоев животных. Численность этого скопления была оценена примерно в 3500–4000 особей. Скопление имело форму длинной неровной ленты шириной около 3 м и длиной около 40–45 м. Плотность крабов в скоплении колебалась от 2–3 (по краям) до 35–40 экз./м².

Второе скопление было отмечено спустя два дня (5-го августа) на глубине 7–10 м, в поясе ламинарий. Хотя работы проводили в дневное время, крабы не прятались под камни, как это было характерно для оседлой группировки. Численность этой группы была оценена приблизительно в 1000 экз., а площадь, занятая скоплением, представляла собой вытянутый вдоль изобаты неровный овал длиной около 20 и шириной около 5–7 м. Плотность крабов в скоплении достигала 25–30 экз/м².

Спустя еще сутки (6 августа) на том же разрезе, на глубине 25–30 м, снова было отмечено скопление молоди крабов, по численности соответствовавшее первому скоплению, но занимавшее большую площадь, а соответственно характеризовавшееся меньшей плотностью (не выше 30 экз/м²). Скопление имело также форму ленты, вытянутой вдоль изобаты, длиной 35–40 м и шириной 7–10 м. Данная группа держалась на одном месте в течение 3-х дней, незначительно смещаясь по изобате или глубине. По истечении этого срока на данном разрезе в последующие 2 дня не было отмечено ни одной агрегации молоди, а одиночные неполовозрелые крабы оседлой группы встречались с той же частотой, что и до появления кочующих скоплений.

Размерный состав. Среди половозрелых самок преобладали особи с ШК 125–145 мм, среди половозрелых самцов – крупные крабы с ШК 180–185 мм. Учитывая малочисленность осмотренных особей, какие-либо выводы о размерном составе промысловых самцов сделать сложно. ШК половозрелых особей представлена в табл. 1.

Таблица 1. ШК половозрелых камчатских крабов

Пол	N	Средняя ШК, мм	Стандартная ошибка, мм	Минимальная ШК, мм	Максимальная ШК, мм
Самки	82	135,9	1,8	114	187
Самцы	10	176,0	3,3	156	192

Среди неполовозрелых крабов преобладали особи с ШК 40–65 мм (рис. 1).

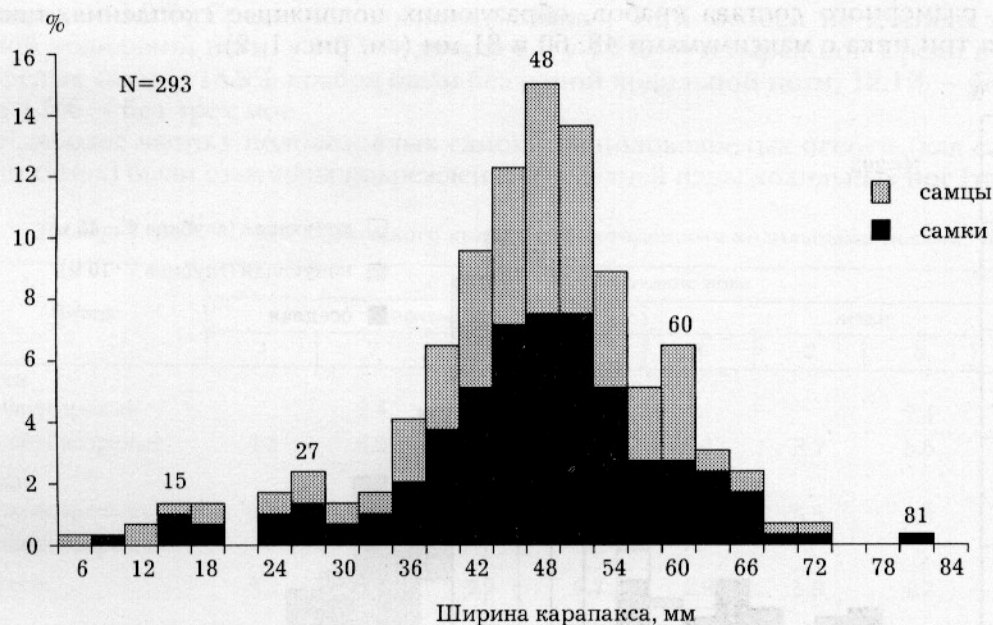


Рис. 1. Размерный состав неполовозрелых самцов и самок камчатского краба

Размерный состав неполовозрелых самцов и самок, как показал двухвыборочный t-тест с различными дисперсиями, достоверно не различается при 95%-ном

доверительном интервале ($t_{\text{статистическое}} = 0.356$, $t_{\text{критическое}} = 1.65$), так как на ранних этапах развития темпы роста у обоих полов приблизительно одинаковы. Средние размеры ШК самцов и самок по всем пробам составили соответственно 45.1 и 45.6 мм.

Диаграмма размерного состава молоди камчатского краба имеет вид полимодальной кривой с пиками при значениях ШК 27, 48 и 60 мм. Возможно, имеется еще две группы с модами 15 и 81 мм, которые из-за малочисленности плохо были представлены в пробах. Можно предположить, что в пробах присутствуют крабы пяти, а возможно, и шести возрастов.

Средняя, а также максимальная и минимальная ШК особей из оседлой группировки, а также подвижных скоплений, отмеченных на глубинах 7–10 и 25–40 м, различается (табл. 2). По двухвыборочному t-тесту с различными дисперсиями эти различия достоверны.

Таблица 2. ШК неполовозрелых особей камчатского краба из разных группировок

Группировка (глубина обитания, м)	Пол	N	Средняя ШК, мм	Стандартная ошибка, мм	Минимальная ШК, мм	Максимальная ШК, мм
Оседлая (1–20)	самец	25	27,6	4,1	9	47
	самка	18	25,0	5,2	6	46
Кочующая (7–10)	самец	68	45,6	1,2	31	58
	самка	56	45,1	1,7	27	59
Кочующая (25–40)	самец	68	53,0	2,2	32	81
	самка	58	51,7	2,0	34	70

Анализ гистограмм размерного состава неполовозрелых крабов из оседлой и кочующей группировок также показывает значительные различия между этими группировками: в скоплениях крабов не было отмечено особей с ШК менее 27 мм. С другой стороны, особи с ШК 32–47 мм представлены как среди оседлой группировки, так и во всех других скоплениях (рис. 2). Размерный состав оседлой группировки представлен тремя группами с модами 15, 27 и 36 мм. На гистограмме размерного состава крабов, образующих подвижные скопления, также имеется три пика с максимумами 48, 60 и 81 мм (см. рис. 1, 2).

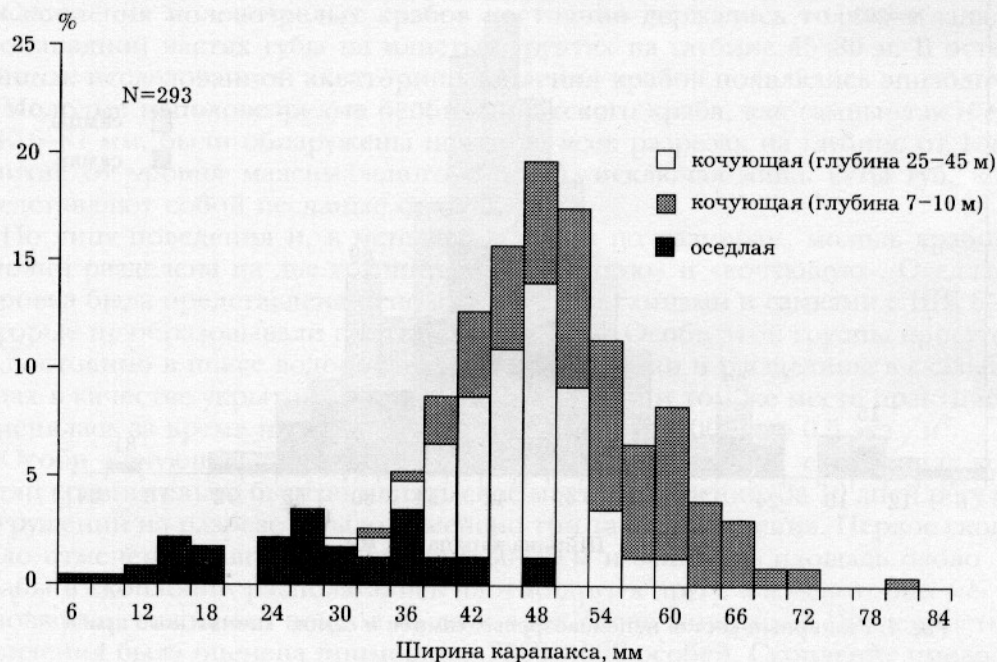


Рис. 2. Размерный состав неполовозрелых особей камчатского краба различных размерно-функциональных групп

Стадии линьки. В конце июля – начале августа в губе Териберка преобладали особи с твердым панцирем в стадии 3.1 линочного цикла. Их доля в пробах составляла в среднем 66.7% от числа всех обследованных крабов (табл. 3). Доля крабов на ранней стадии (3.0) линочного цикла была существенно ниже, всего 31.7%. Крабы с мягким (стадия 1) или неокрепшим панцирем (стадия 2), а также со старым панцирем (стадия 3.2) встречались редко. Их доля в пробах не превышала 1%.

Таблица 3. Доля особей камчатского краба, находящихся на разных стадиях линочного цикла, %

Группа	Пол	Стадии линочного цикла, %				
		1	2	3.0	3.1	3.2
Половозрелые	самец			70	30	
	самка		1.2	92.7	6.1	
Не половозрелые	самец	0.8	0.8	16.7	81.7	
	самка		0.6	10.6	87.6	1.2
От числа всех особей		0.3	0.8	31.7	66.7	0.5

Процентное соотношение особей на разных стадиях линочного цикла у крабов разного пола и размера различалось довольно существенно (см. табл. 3). Большинство половозрелых самцов и самок находились на третьей ранней стадии (3.0) линочного цикла (70.0 и 92.7% соответственно), в то время как неполовозрелые самки и самцы в большинстве своем были на стадии 3.1 (87.6 и 81.7% соответственно). Единственный самец на стадии 1 линочного цикла имел ШК 10 мм.

Повреждения конечностей. Наибольшее число особей с повреждениями ходильных ног было отмечено среди неполовозрелых крабов. Так, доля особей с отсутствием одной ходильной ноги и более среди неполовозрелых самок составила 32.3%, среди неполовозрелых самцов – 32.5%, среди половозрелых самок – 10.9%. Все половозрелые самцы, осмотренные в процессе работы, не имели видимых повреждений перепопод. Среди неполовозрелых самок доля особей без одной ходильной ноги составила 21.7%, без двух ног – 6.2%, без трех – 2.5, без четырех – 1.9%. Среди половозрелых самок у 7.3% особей не хватало только одной ходильной ноги, у 1.2% – двух ног и у 1.2% – четырех ног. Среди неполовозрелых самцов 18.9% крабов были без одной ходильной ноги, 12.1% – без двух ног, 1.5% – без трех ног.

Наиболее часто у половозрелых самок и неполовозрелых особей (как самцов, так и самок) были отмечены повреждения последней пары ходильных ног (табл. 4).

Таблица 4. Доля особей камчатского краба с отсутствующими ходильными ногами, %

Группа	Отсутствующие ноги							
	правые				левые			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Самки								
половозрелые		2.4	2.4	2.4			2.4	4.8
неполовозрелые	4.3	6.2	4.9	10.5	3.1	8.7	5.6	7.4
Самцы								
половозрелые	6.1	6.8	6.8	5.3	4.5	5.3	5.3	7.5
неполовозрелые	-	-	-	-	-	-	-	-
Всего:	3.9	5.5	4.9	6.7	2.9	5.9	4.7	6.7

В среднем доля крабов с поврежденными конечностями четвертой пары составила 6.7% от числа всех самцов и самок.

Некоторые особенности пищевого поведения. Была отмечена интересная поведенческая особенность молоди камчатского краба: самцы с ШК 35–47 мм могут забираться на листовые пластины ламинарий и алярий на высоту до 1 м в по-

исках корма. Было отмечено два подобных случая. Таким образом, многочисленные обрастания гидроидов и мшанок, а также моллюски на листовых пластинах водорослей являются доступным кормом для молоди камчатского краба.

Hyas araneus

Краб-паук — один из наиболее обычных представителей фауны Decapoda в Баренцевом море. Этот вид не является промысловым, однако может составлять пищевую конкуренцию молоди камчатского краба (Матюшкин, 2001а).

Распределение. Крабы-пауки были отмечены на всех разрезах, за исключением песчаных отмелей в кутах губ. Самцы встречались как в поясе ламинариевых водорослей на глубине от 5 до 25 м, так и в более глубоких местах на илистых и каменистых грунтах. На чистом песке этот вид отмечен не был. Кроме того, не было сделано ни одной находки крабов-пауков на литорали и в примыкающей к ней части верхней sublitorali.

Самки были отмечены только на разрезах 3 и 11 на глубине 6–25 м, на крутых склонах с уклоном около 45–50° (разрез №3) и 80–87° (разрез 11). В этих местах доля самок составляла соответственно 11.1 и 36.7% от числа всех отмеченных на данных разрезах крабов-пауков.

Плотность крабов-пауков в пределах губы была не высока. Как правило, на всех глубинах встречались лишь единичные особи. На разрезе 11 на глубине 7–18 м на крутом склоне их плотность была значительно выше, чем в остальных частях губы и достигала 0.3 экз/м² или 15 г/м².

Размерный состав. Учитывая, что методики по определению размеров крабов у разных исследователей несколько различаются (измеряется или ШК или ДК), нами было определено соотношение ШК к ДК у самцов и самок крабов-пауков.

Для самцов это соотношение, определенное по 37 экз., имеет следующий вид: $Y=0.9263 X + 5.7255$, $R^2 = 0.95$, для самок (по 13 экз.) $Y=0.946 X + 5.1697$, $R^2=0.81$, где Y — ДК; X — ШК, мм.

ШК самок колебалась от 15.2 до 62 мм, в среднем составляя 44.7 мм. На обследованных участках доминировали самки с ШК 45–60 мм с сильно обросшим панцирем в линочных стадиях 3.1–3.2 (табл. 5). Примерно 30% всех самок имели кладки яиц желтого цвета.

Таблица 5. Доля особей краба-паука на разных стадиях линочного цикла, %

Пол	Стадии линочного цикла			
	3.0	3.1	3.2	4
Самки	0	23.1	76.9	0
Самцы	8.1	5.4	62.2	24.3
Всего:	6	10	66	18

ШК самцов колебалась от 22.0 до 75.5 мм, в среднем составляя 57.4 мм. Гистограмма размерного состава самцов крабов-пауков имеет вид бимодальной кривой с пиками при значениях ШК 45 и 75 мм (рис. 3). Большинство самцов находилось на третьей поздней стадии линочного цикла (3.0), их доля составляла в среднем 66% (см. табл. 5). Также была высока доля крабов со старым панцирем в стадии анэкдизиса (24.3% от числа самцов). Недавно перелинявшие особи этого вида отмечены не были.

Повреждения конечностей. Среди осмотренных особей 7.7% самок и 35.1% самцов имели повреждения конечностей. Наиболее часто повреждены были первые две пары ходильных ног (табл. 6). Так, среди самцов доля особей с оторванными правой или левой клешней составила соответственно 21.6 и 16.2%. Наименее часто встречались крабы с поврежденными ходильными ногами 4-й и 5-й пар. Как правило, у крабов были отмечены повреждения только одной конечности (13.5%). Доля самцов с двумя отсутствующими конечностями составила 10.8%, с тремя — 5.4%, с четырьмя — 2.7%, с шестью — 2.7% от числа всех самцов. Наиболее часто повреждения ног были отмечены у крупных крабов с ШК более 75 мм.

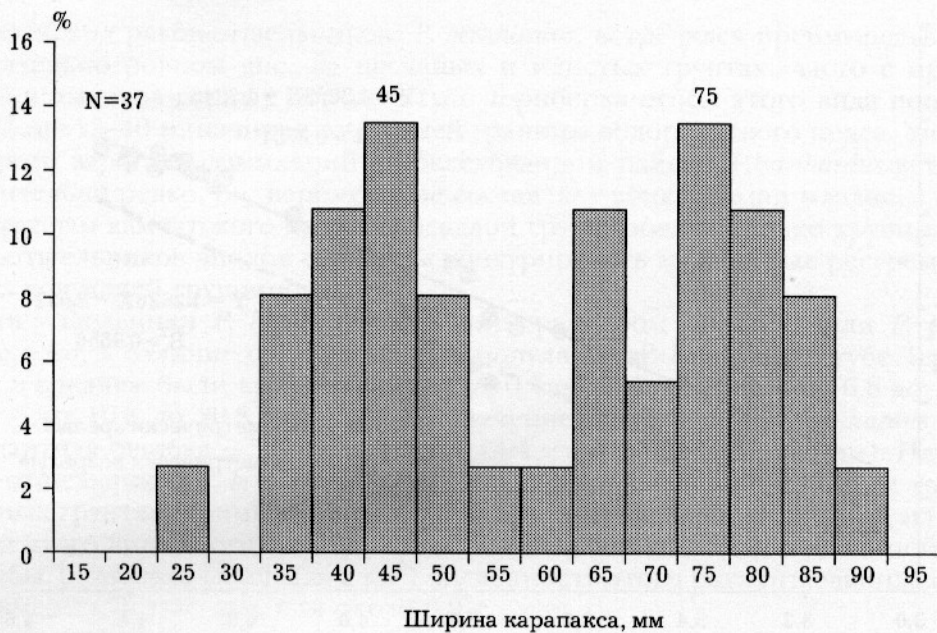


Рис. 3. Размерный состав самцов краба-паука *Huys araneus*

Таблица 6. Доля особей краба-паука с отсутствующими ходильными ногами, %

Пол	Отсутствующие ноги										Всего	
	Правые					Левые						
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5		
Самки	3.3	3.3										7.7
Самцы	21.6	13.5	2.7	2.7	2.7	16.2	8.1	2.7	2.7	2.7		35.1
Всего:	17.3	11.5	1.9	1.9	1.9	13.5	5.8	1.9	1.9	1.9		26

Соотношение морфометрически зрелых и морфометрически незрелых особей. *H. araneus*, как и другие представители сем. *Majidae*, имеет ряд характерных биологических особенностей, связанных с ростом и половозрелостью особей. Например, для самцов и самок этого вида характерна такая черта жизненного цикла, как терминальная линька. Среди осмотренных самцов крабов-пауков по соотношению длины ладони клешни и ширины карапакса были выделены морфометрически зрелые и морфометрически незрелые особи. На графике, описывающем зависимости ДЛК и ШК, наблюдается классическая картина распределения морфометрически зрелых и морфометрически незрелых особей: точки образуют два облака, располагающиеся одно над другим так, что прямые, аппроксимирующие их распределения, практически параллельны друг другу (рис. 4). Минимальная ШК морфометрически незрелых крабов в наших пробах составила 22 мм (т.е. минимальный отмеченный размер), а максимальная — 54.5 мм; минимальная ШК морфометрически зрелых крабов — 33 мм, максимальная — 86 мм (максимальный отмеченный размер).

Зависимость между ШК и ДЛК для морфометрически зрелых или взрослых самцов и морфологически незрелых самцов описывается соответственно следующими уравнениями:

$$Y=1.2626X-2.052 \quad (R^2=0.9656);$$

$$Y=1.2635X-2.052 \quad (R^2=0.9784),$$

где Y — натуральный логарифм ДЛК; X — натуральный логарифм ШК.

Большая часть осмотренных самцов (78.4%) была отнесена к группе морфометрически зрелых особей. Именно представители этой группы имели панцирь в стадии анэкдизиса.

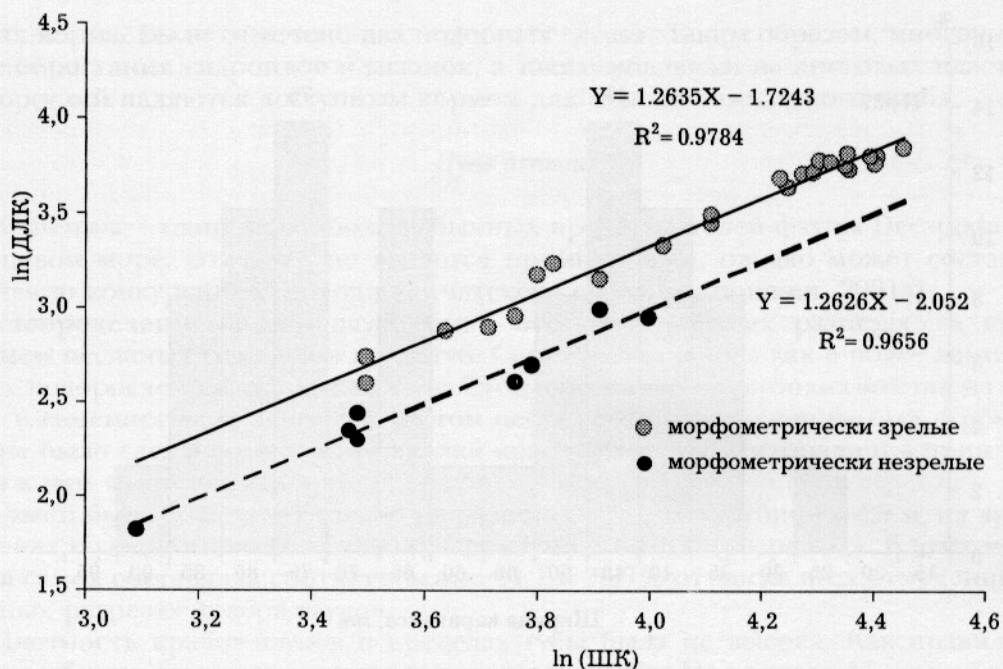


Рис. 4. Соотношение логарифма длины ладони клешни и ШК у морфометрически зрелых (серый круг) и морфометрически незрелых (черный круг) самцов краба-паука

Раки-отшельники (*Pagurus pubescens* и *P. bernhardus*)

Всего за время работ было отмечено два вида, относящихся к этой группе: *Pagurus pubescens* и *P. bernhardus*. Эти два вида, как правило, обитали в разных биотопах и довольно редко встречались вместе. Так *P. pubescens* был отмечен на 16.7% станций, *P. bernhardus* — на 11.1% станций. Вместе эти два вида зафиксированы лишь на одной из 72-х станций (1.2%).

Как и крабы-пауки, раки-отшельники могут составлять пищевую конкуренцию молодежи камчатского краба. Рак-отшельник встречался преимущественно в верхней сублиторали, в поясе водорослей, на глубинах от 3 до 25 м, нередко в непосредственной близости от молодежи камчатского краба оседлой группировки. Плотность этого вида обычно не превышала 1–2 экз. на 100 м². Однако в местах с крутым уклоном (разрезы 3 и 11) численность этого вида была высока и колебалась от 0.2 до 1 экз./1 м², а биомасса достигала 3 г/м².

В обследованном районе преобладали самцы. Они встречались практически повсеместно в поясе ламинарий и составляли в среднем 67.2% от числа всех особей. Самки встречались значительно реже (32.8%) и преимущественно на крутых склонах с углом наклона 40–85° также среди ламинарий.

Самцы в среднем были крупнее самок. Их ДЩ колебалась от 3.0 до 11.2 мм, в среднем составляя 5.8 мм. В пробах преобладали самцы с ДЩ 4–6 мм. ДЩ самок составляла 2.8–7.0 мм, в среднем — 5 мм. Все осмотренные особи находились на 3-й стадии личиночного цикла. Все пойманные самки не имели наружной кладки яиц.

Как и для молодежи камчатского краба, для раков-отшельников этого вида была отмечена возможность использования обрастаний на листовых пластинах ламинарии и алярии в качестве корма. За период наблюдений были отмечены два самца с ДЩ 9.8 и 10.6 мм, которые питались мшанками и гидроидами на листовых пластинах водорослей на высоте около 1.0–1.2 м от дна. Таким образом, *P. pubescens* составляет конкуренцию молодежи камчатского краба, по крайней мере, в использовании этих ресурсов. Рассчитанная для обследованной акватории губы (площадь 2.6 км²) численность этого вида раков-отшельников составила около 131 тыс. экз., что приблизительно составляет 0.2 т.

Другой вид раков-отшельников, *P. bernhardus*, встречался преимущественно на сравнительно ровном дне, на песчаных и илистых грунтах, часто с примесью гальки и выходов горных пород. В губе Териберка особи этого вида попадались на глубине 13–40 м, начиная от нижней границы водорослевого пояса. Учитывая, что среди зарослей ламинарий в обследованном районе *P. bernhardus* встречался сравнительно редко, он, вероятно, не составляет конкуренции младшим возрастным группам камчатского краба из оседлой группировки. Однако крупные самцы раков-отшельников вполне способны конкурировать за пищевые ресурсы с молодью из кочующей группировки.

Раки-отшельники *P. bernhardus* по своим размерам превосходили *P. pubescens*. Кроме того, в отличие от *P. pubescens*, в популяции *P. bernhardus* в губе Териберка самки в среднем были крупнее самцов. ДЩ самцов колебалась от 6.8 до 17.8 мм, самок – от 10.8 до 20.8 мм. Среднее значение ДЩ самцов *P. bernhardus* 12.7 мм (стандартная ошибка – 5.3 мм), самок – 14.4 мм (ст. ошибка – 4.6 мм). Плотность раков-отшельников *P. bernhardus* обычно не превышала 1 экз/100 м², и только на песчаных грунтах, примыкающих к ламинариевому поясу в кутах губы, плотность особей этого вида достигала 0.1 экз/м². Рассчитанная для обследованной акватории губы Териберка (площадь 2 км²) численность этого рака-отшельника составила примерно 76 тыс. экз. или около 0.9 т.

Все осмотренные особи (самцы и самки) находились в стадии 3 личиночного цикла. Большая часть самок имела позднюю икру или недавно выпустила личинок, их доля составила соответственно 50.0 и 16.7% от числа отмеченных самок.

Креветки (сем. Hippolytidae, Crangonidae и Pandalidae). Креветки сем. Hippolytidae и Crangonidae, как и раки-отшельники, могут являться пищевыми конкурентами молоди камчатского краба (Матюшкин, 2001а). Кроме того, некоторые виды креветок сем. Crangonidae и Pandalidae являются потенциально или условно промысловыми для Баренцева моря. Всего за время работы было отмечено пять видов креветок: *Lebbeus polaris*, *Eualus gaimardi gaimardi*, *Spirontocaris spinus*, *Sclerocrangon boreas*, *Pandalus montagui*.

Из этих видов условно промысловыми в Баренцевом море являются *Pandalus montagui* и шримс-медвежонок северный (*Sclerocrangon boreas*). Остальные виды промыслового значения не имеют, но являются важной компонентой донных сообществ и служат кормом для многих видов рыб. Приведенные ниже расчеты плотности и биомассы креветок являются заниженными, так как благодаря малым размерам и хорошей маскировочной окраске креветки редко попадают в поле зрения аквалангиста.

Pandalus montagui была отмечена в горле губы Териберка и в средней ее части на глубинах 15–27 м на сравнительно крутых склонах с углом наклона около 35–50° в нижней части ламинариевого пояса на илистом грунте с камнями или ракушей.

Плотность креветок на каменистых склонах на глубинах 20–27 м в горле губы достигала 0.3 экз/м². На остальных участках обследованной акватории этот вид встречался единично. Рассчитанная биомасса *Pandalus montagui* на площади 2 км² составила 0.3 т или примерно 90 тыс. экз. В пробах присутствовали только самцы с ДК 13.0–14.2 мм в стадии 3 личиночного цикла.

Шримс-медвежонок северный был отмечен на илистых грунтах с выходами скальных пород или с присутствием ракуши в средней части губы и в мористой части горла (разрез 8) на глубинах 16–30 м. Все пойманные креветки были самцами с ДК 8.6–10.0 мм с твердым панцирем. Плотность шримсов-медвежат в средней части губы колебалась от 0 до 0.03 экз. м². В мористой части губы на глубине 19–25 м плотность креветок этого вида в среднем составила 0.3 экз/м², общая численность креветок на акватории губы площадью 0.63 км² – 120 тыс. экз. или 0.5 т.

Креветки *Eualus gaimardi gaimardi* и *Spirontocaris spinus* были отмечены единично только на одной станции (ст. 20), на глубине 20–25 м, на каменистом грунте. Единственная пойманная особь *Eualus gaimardi gaimardi* была самкой с ДК 11 мм. На этой же станции были пойманы и три самки *Spirontocaris spinus* с ДК 9.0–9.8 мм.

Наиболее многочисленной и широко распространенной креветкой на обследованной акватории губы Терiberка была *Lebbeus polaris*. Эта креветка встречалась на глубинах 12–30 м, в водорослевом поясе, на склонах с углом наклона более 20°. В общей сложности *L. polaris* была отмечена на 11% станций как в мористой, так и в кустовой частях губы. Креветки этого вида предпочитают каменистый грунт с зарослями красной водоросли фикодрис. Как правило, креветки сидят на листьях фикодриса или на нижних или боковых сторонах камней.

В пробах попадались преимущественно самки, их доля составляла в среднем 70% от числа пойманных особей. Возможно, это объясняется тем, что самки в среднем крупнее самцов и аквалангисту их легче обнаружить. Пойманные самцы имели ДК 5.8–6.2 мм (в среднем 6 мм), самки – 6.2–10.1 мм (в среднем 7.9 мм). Среди самок большинство особей (83.4%) имели хорошо развитые стернальные шипы, а следовательно, они еще ни разу не принимали участия в размножении. Самки с яйцами на плеоподах не попадались. Все креветки на момент поимки активно питались: их желудки были полностью заполнены пищей.

Плотность креветок в пределах глубин обитания (12–30 м) варьировала от единичных находок до 6–8 экз/м². Общая численность креветок на обследованной акватории (0.85 км²) составила 3.053 млн. экз. или 2.6 т.

Обсуждение

Состав фауны Decapoda в губе Терiberка. Фауна десятиногих ракообразных в губе Терiberка представлена арктическо-бореальными видами, характерными для этой части побережья Кольского полуострова. Исключение составляет *Pagurus bernhardus*. Распространение этого вида на восток, как считалось ранее, ограничено Кольским заливом (Бируля, 1897; В. Макаров, 1938; Зенкевич, 1963). Этот вид отсутствует в работе В.В. Кузнецова (1964) по ракообразным Баренцева и Белого морей. Поэтому наши находки этого вида в губе Терiberка являются самыми восточными из известных в литературе. Учитывая, что в обследованном районе *P. bernhardus* был достаточно обычен, а 67% осмотренных самок имели кладки яиц, можно предположить, что современный ареал этого вида простирается еще дальше на восток. Таким образом, это еще одно подтверждение того, что в последние годы представители бореальной фауны значительно расширили границы своего обитания в Арктике.

Камчатский краб. Наши данные по размерному составу и распределению половозрелых особей камчатского краба в губе Терiberка слишком малы и отрывочны для анализа. В водолазных сборах на глубинах до 60 м и в снюреводных уловах на глубинах более 60 м в августе отсутствовали самки с ШК 81–114 мм и самцы с ШК 81–156 мм. Это хорошо согласуется с данными по распределению крабов у Западного Мурмана, где во второй половине лета на мелководьях обычно присутствуют только половозрелые самки и небольшое количество взрослых самцов (Матюшкин, 2001б). Однако в губе Терiberка на мелководьях также были обычны и значительные скопления молоди, чего не наблюдалось в губах Западного Мурмана. Это может быть связано в первую очередь с различием в методиках сбора материала (водолазный метод позволил обследовать участки губы, недоступные для таких орудий лова, как трал, драга и ловушки). В этой связи следует отметить необходимость проведения водолазных работ при изучении распределения и биологии молоди камчатского краба.

Анализ размерного состава неполовозрелых самцов и самок показал наличие в пробах крабов пяти–шести размерно-возрастных групп (см. рис. 1). Самые мелкие крабы в наших пробах образовывали группу с модой 15 мм. Как показали исследования ПИНРО, такие крабы имеют возраст около двух лет (Матюшкин, 2001а). Таким образом, в наших пробах присутствовали особи в возрасте от двух до семи лет. Представители последней группы встречались редко. По-видимому, особи семи–одиннадцатилетнего возраста держатся в этот период за пределами губы. Также незначительным было число и двух–трехлетних крабов, их доля в пробах составила всего 9.5% от числа осмотренных неполовозрелых особей. Это

объясняется поведенческими особенностями, характерными для молодежи такого возраста: после завершения личиночного развития молодежь крабов держится в поясе водорослей (Закс, 1936; Виноградов, 1941; Матюшкин, 2001а), где ее трудно обнаружить водолазу.

Как показали исследования жизненного цикла камчатского краба у берегов Западной Камчатки, мальки крабов в первые годы жизни не совершают значительных перемещений и не образуют плотных скоплений. С семилетнего возраста и по достижении размера около 7 см крабы начинают активные миграции и образуют скопления, подобно взрослым особям (Виноградов, 1941).

В губе Териберка эти процессы сдвигаются на более ранний срок: судя по размерному составу подвижных скоплений (см. рис. 2), молодежь камчатского краба в этом районе начинает совершать миграции уже в возрасте четырех–пяти лет (возможно с трех лет), т.е. на два–три года раньше, чем в местах нативного обитания. Такой же вывод был получен и по результатам исследований в губах Ура и Кислая (Матюшкин, 2001а). Другая поведенческая особенность, характерная для молодежи камчатского краба – это способность довольно крупных крабов (при ШК 35–47 мм, в возрасте около четырех–пяти лет) забираться на листовые пластины ламинарий и алярий в поисках пищи. На Дальнем Востоке такое поведение характерно преимущественно для более младших групп – до трех лет (Виноградов, 1941). В губе Териберка особи с ШК более 4 см неоднократно отмечались на водорослях на высоте около 1.0–1.3 м от грунта. Таким образом, при оценке кормовой базы для молодежи камчатского краба (от глаукотоя до пятилетнего возраста) следует учитывать и обрастания на листовых пластинах и стеблях водорослей.

Краб-паук *Hyas araneus*. Распределение крабов-пауков в губе Териберка имеет ряд характерных черт: отсутствие крабов всех групп и возрастов в верхней части сублиторали, а также самок и младших возрастных групп самцов на глубинах более 25 м. По данным многих исследователей, краб-паук обычен в приливно-отливной зоне (Кузнецов, 1964, Udekem d'Acoz, 1999), его отсутствие на глубинах менее 3 м в губе Териберка объясняется сильным опреснением поверхностного слоя воды в этом районе. Хотя, по наблюдениям В.В. Кузнецова (1964), крабы-пауки в прибрежной популяции Баренцева моря выдерживают опреснение до 30‰, ни одного экземпляра в опресненном слое до 3 м нами отмечено не было. Отсутствие на глубинах более 25 м, т.е. глубже нижней границы ламинариевых зарослей, самок и мелких самцов, возможно, объясняется пищевым поведением этих групп. На таких глубинах в донных биоценозах преобладают крупные моллюски: модиолус (*Modiolus modiolus*), арктика исландская (*Arctica islandica*) и исландский гребешок (*Chlamys islandica*). Мелкие моллюски, а также другие мелкие донные беспозвоночные (иглокожие, полихеты), которые могли бы служить кормом для мелких крабов-пауков, встречались на этих глубинах сравнительно редко. В то же время в ламинариевом поясе эти группы были хорошо представлены: плотность офиуры *Ophiopholis aculeata* на глубинах 3–15 м достигала в отдельных местах 36 экз/м² или 14 г/м², плотность хитонов *Tonicella marmorea* – 25 экз/м². Кроме того, на камнях и водорослях в изобилии были представлены разнообразные гидроиды и мшанки, которые также служат пищей этому виду.

Большинство самцов были отнесены к группе морфометрически зрелых особей, т.е. прошедших терминальную линьку. Доля морфометрически незрелых самцов в пробах была невелика – всего 21.6%. Возможно, это связано с тем, что они имеют в среднем более мелкие размеры и лучше маскируются среди камней, чем морфометрически зрелые. Размеры морфометрически зрелых и морфометрически незрелых самцов *H. araneus* в губе Териберка практически совпадают с размерами этих же групп самцов у *H. coarctatus alutaceus* у берегов Западной Камчатки. Так, морфометрически зрелые самцы *H. coarctatus alutaceus* у Западной Камчатки имели ШК 29.7–84.2 мм, а максимальная ШК морфометрически незрелых самцов составила 53.5 мм (Sokolov, 2001), в то время как ШК морфометрически зрелых самцов *H. araneus* в губе Териберка была 33–86 мм, а максимальная отмеченная ШК морфометрически незрелых самцов составила 54.5 мм. Таким образом, наступление функциональной зрелости у двух близких видов, имеющих сход-

ные размеры, наступает при сходных значениях ШК, несмотря на значительную удаленность районов их обитания.

На основании работ в Баренцевом море В.В. Кузнецов (1964) пришел к выводу об отсутствии линьки у крупных самцов крабов-пауков. По его данным, ежегодно линяют все самцы с ДК менее 50 мм (ШК 47.8 мм), самцы с ДК 60–70 мм (ШК 58–69 мм) линяют, но не все, а более крупные особи не линяют (Кузнецов, 1964). По нашим данным, некоторые самцы прекращают линять и, соответственно, расти уже при ШК 33 мм.

Раки-отшельники *Pagurus bernhardus* и *P. pubescens*. Два вида раков-отшельников, отмеченных нами в губе Терiberка, имели четкие различия по своим экологическим характеристикам и особенностям жизненного цикла.

P. pubescens — обычный представитель фауны Баренцева моря, чей ареал охватывает Баренцево и Белое моря (Hofsten, 1916, Дерюгин, 1924; Кузнецов, 1964). Как показали наши исследования, места обитания *P. pubescens* и *P. bernhardus* на акватории губы Терiberка в летний период мало перекрываются. Так, раки-отшельники были отмечены в общей сложности на 22-х станциях, из них вместе эти два вида были найдены только на двух станциях, т.е. на 9% станций. Самцы и самки *P. pubescens* держались преимущественно в поясе водорослей или на илистом дне, в то время как особи *P. bernhardus* предпочитали места с песчаным или илисто-песчаным грунтами ниже пояса ламинарий.

Характерным отличием в жизненном цикле этих видов является разница в сроках вынашивания яиц самками. Так за время исследований (конец июля — август) не было найдено ни одной самки *P. pubescens* с яйцами на плеоподах, что характерно для этого вида. В Баренцевом море в прибрежной популяции раки-отшельники этого вида вынашивают яйца с октября — ноября по май.

В то же время 50% самок *P. bernhardus* вынашивали яйца на плеоподах. При этом у всех самок яйца были с сильно развитыми эмбрионами, что свидетельствует о скором выпуске личинок. Еще 16.7% всех самок в конце июля — начале августа выпустили личинок. Таким образом, можно предположить, что массовый выпуск личинок у этого вида в губе Терiberка происходит в середине — конце августа. Как показали исследования у западного побережья Норвегии в Раунфьорде, самки с яйцами встречаются с января по июль, а личиночные стадии отмечены с марта по конец октября (Samuelsen, 1970). Следовательно, у берегов Восточного Мурмана сроки вынашивания яиц растянуты на более длительный период, чем в более теплых западных районах.

Выводы

1. В губе Терiberка в летнее время существуют три размерно-функциональные группировки камчатского краба, четко отличающиеся по размерному составу и поведению.

2. У берегов Восточного Мурмана молодь камчатского краба начинает совершать миграции в возрасте трех-пяти лет, т.е. на два-три года раньше, чем в нативном ареале.

3. Обрастания на листовых пластинах ламинарии и алярии являются пищевым ресурсом для молоди камчатского краба, по крайней мере, до четырех-пятилетнего возраста. Пищевым конкурентом по отношению к этому ресурсу у камчатского краба является рак-отшельник *Pagurus pubescens*.

4. В группировке камчатского краба в губе Терiberка наиболее высока степень травмированности конечностей среди молоди с ШК менее 80 мм. Доля травмированных крабов с такими размерами составляет 32%.

5. Фауна десятиногих ракообразных в губе Терiberка представлена восемью арктическо-бореальными и одним бореальным видом.

6. Граница распространения *Pagurus bernhardus* в Баренцевом море находится значительно восточнее, чем считалось ранее. Этот вид впервые отмечен для губы Терiberка.

7. Выпуск личинок у *Pagurus bernhardus* в районе губы Терiberка происходит в августе.

8. Самцы краба-паука *Hyas araneus* с ШК 33 мм могут прекращать рост (претерпевать терминальную линьку) и становится морфометрически зрелыми.

Пользуясь случаем, выражаю благодарность группе гидробиологов Лаборатории промысловых беспозвоночных и водорослей и Лаборатории прибрежных исследований, проводившей работы по изучению донной фауны губы Терiberка. Члены этой группы, В.А. Штрик и Д.М. Милютин, активно участвовали в сборе и обработке материала, использованного в данной статье. Финансирование водозлазной съемки осуществляла ООО «Терiberкский берег», за что хочу лично поблагодарить организатора этих работ – руководителя ООО «Терiberкский берег» М.К. Журавлева.

Литература

- Бирюля А.А.** 1897. Материалы для биологии и зоогеографии преимущественно Русских морей, III. Очерк фауны Crustacea-Decapoda морей Мурманского и Белого // Ежегодник Зоологического Музея Имп. С.-Пб. АН. № 11. 49 с.
- Виноградов Л.Г.** 1941. Камчатский краб // Владивосток: Изд-во ТИНРО. 94 с.
- Дерюгин К.М.** 1915. 1924. Баренцево море по Кольскому меридиану (33°30') // НТО В.С.Н.Х. № 34. Труды Северной Научно-Промысловой Экспедиции. Вып. 19, 102 с.
- Закс И.Г.** 1936. Биология и промысел краба (*Paralithodes*) в Приморье // Вестник ДВ филиала АН СССР. № 85. С. 49–80.
- Зенкевич Л.А.** 1963. Биология морей СССР // М.: Изд-во АН СССР. 739 с.
- Кузнецов В.В.** 1964. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей. М.-Л.: Наука. 242 с.
- Макаров В.В.** 1938. Ракообразные. Аномура // Фауна СССР. Т. 10. Вып. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 324 с.
- Матюшкин В.Б.** 2001а. Ранняя молодь камчатского краба // Камчатский краб в Баренцевом море (результаты исследований ПИНРО в 1993–2000гг.) / Беренбойм Б.И. (отв. ред). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 87–97.
- Матюшкин В.Б.** 2001б. Миграции и расселение // Камчатский краб в Баренцевом море (результаты исследований ПИНРО в 1993–2000гг.) / Беренбойм Б.И. (отв. ред). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 41–53.
- Соколов В.И., Штрик В.А.** 2003. Биоценотический анализ прибрежной зоны губы Терiberка Баренцева моря и возможность его применения для оценки воздействия камчатского краба на экосистемы // В настоящем сборнике.
- Hofsten N.** 1916. Die decapoden Crustaceen des Eisfjords. Zool. Ergebn. Schwed. Exp. Nach Spitzbergen, 1908 // Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl. № 54. P. 1–108.
- Samuelsen T. J.** 1970. The biology of six species of Anomura (Crustacea, Decapoda) from Raunefjorden, Western Norway // Sarsia. Vol. 45. P. 25–52.
- Sokolov V.I.** 2001. Decapod crustaceans of the Southwest Kamchatka Shelf: R/V «Professor Levandov» collection in June 1996 // Arthropoda Selecta, 10 (2). P. 103–136 (in English with Russian summary).
- Udekem d'Acoz C. d'.** 1999. Inventaire et distribution des crustacés décapodes de l'Atlantique nord-oriental, de la Méditerranée et des eaux continentales adjacentes au nord de 25°N // Patrimoines naturelles (M.N.H.N./S.P.N.). Vol. 40. 383 p.