

## КАННИБАЛИЗМ У КАМЧАТСКОГО КРАБА ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ В ИСКУССТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

© 2007 г. Р. Р. Борисов, А. Б. Эпельбаум, Н. В. Кряхова,  
А. Г. Тертицкая, Н. П. Ковачева

Всероссийский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии, Москва 107140  
e-mail: borisovrr@vniro.ru

Статья принята к печати 1.02.2007 г.

Исследован каннибализм у камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) на всех стадиях жизненного цикла при содержании в искусственных условиях. Установлено, что каннибализм у камчатского краба достаточно высок на всех питающихся стадиях. Выявлены факторы, оказывающие существенное влияние на каннибализм, и предложены способы снижения его интенсивности.

**Ключевые слова:** камчатский краб, каннибализм, агрессивное поведение, культивирование ракообразных.

**Cannibalistic behavior of red king crab reared under laboratory conditions.** R. R. Borisov, A. B. Epelbaum, N. V. Kryakhova, A. G. Tertitskaya, N. P. Kovacheva (Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow 107140)

Cannibalistic behavior of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) reared in the laboratory was investigated in all life history stages. All feeding stages of red king crab were found to be cannibalistic. Primary factors influencing the level of cannibalism were identified, and means for reducing cannibalism intensity under laboratory conditions are suggested. (Biologiya Morya, Vladivostok, 2007, vol. 33, no. 4, pp. 267–271).

**Key words:** red king crab, cannibalism, aggressive behavior, crustacean aquaculture.

Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) – один из наиболее ценных представителей промысловых ракообразных, неконтролируемый вылов которого приводит к снижению численности природных популяций. В связи с этим в последнее время активно ведутся работы по введению камчатского краба в аквакультуру. Известно, что каннибализм широко распространен у представителей отряда Decapoda, особенно при их содержании в качестве объектов аквакультуры. Есть сведения, что каннибализм у камчатского краба возможен на разных стадиях развития (Nakanishi, 1987; Brodersen et al., 1989; Дамсгорд, 2000), но специальные исследования, посвященные этому вопросу, за исключением работы Стивенса и Свайни (Stevens, Swiney, 2005), выполненной на молоди данного вида, до сих пор отсутствуют.

Цель нашей работы – оценить уровень каннибализма у камчатского краба на разных стадиях жизненного цикла при выращивании в искусственных условиях, а также выявить факторы, влияющие на его интенсивность.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы с личинками, послеличинками и ювенильными особями камчатского краба выполнены в аквариальной лаборатории воспроизводства ракообразных Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (г. Москва).

*Презоза, зоза (I–IV).* В 2005 г. с Баренцева моря в Москву доставили самок с икрой на последней стадии эмбрионального развития. Первая личиночная стадия презоза прохо-

дила в емкости, в которой содержались самки. Стадия презоза длится обычно менее 1 ч, в течение этого времени личинка не питается. После линьки на стадию зоза I личинок отсадили в 160-литровую выростную емкость с плотностью посадки 50 экз/л. На протяжении личиночного периода температуру воды поддерживали в пределах 7–8°C. Кормили личинок 2 раза в сутки науплиями *Artemia* sp., ежедневно проводили чистку емкости. Один раз в три дня случайным образом отбирали 100 погибших личинок и определяли причины их гибели: каннибализм – у особи повреждены или отсутствуют конечности или части тела, неудачная линька – у особи сохранилась часть старого экзuvia или отмечено начало образования нового карапакса под предыдущим, причины не определены – особь без видимых морфологических отклонений и повреждений.

Чтобы выяснить влияние плотности посадки на каннибализм, личинок поместили в 6 емкостей объемом 0.8 л (плотность посадки 50, 75 и 100 экз/л). Один раз в сутки в емкости вносили корм, удаляли избытки корма и погибших личинок, определяли причины их гибели; один раз в трое суток полностью меняли воду.

*Глаукотоз.* В период линьки зоза IV на стадию глаукотоз в выростной емкости установили субстраты для оседания из спутанных пластиковых нитей. Температуру воды на стадии глаукотоз повысили до 10°C, а кормление прекратили, поскольку глаукотоз не питается. Для ответа на вопрос, могут ли ювенильные особи первой стадии поедать глаукотоз, в 20 ячеек (площадь дна 14 см<sup>2</sup>) поместили по глаукотоз и ювенильной особи. Кормили их один раз в сутки в течение 7 сут.

*Молодь.* Из выростной емкости 294 особи 1–2-й ювенильной стадии (ширина карапакса 1.8–2 мм) пересадили в 18 контейнеров (12 × 12 × 5 см), установленных в три аквариума с температурой воды 7, 10 и 13°C. Исследовали влияние на каннибализм наличия субстрата, структурирующего объем (спутанные пластиковые нити), и двух видов корма:

комбикорма для ракообразных Wafer Mix (Tetra GmbH) и естественного корма животного происхождения (личинки *Chironomus* sp., мясо кальмара и мидии). Для каждой температуры (7, 10 и 13°C) выполнены следующие комбинации условий: субстрат и комбикорм, субстрат и естественный корм, без субстрата и естественный корм. Всего выполнено 9 вариантов эксперимента по две повторности в каждом. Один раз в сутки молодь кормили, подсчитывали экзувии и погибших особей. Общая продолжительность эксперимента составила 130 сут.

Особей второго и третьего года жизни, отловленные в Баренцевом море, принадлежали к двум размерным группам. Первую группу (12 экз.) составляли крабы с шириной карапакса 7–9 мм и средней массой тела 0.5 г, вторую (6 экз.) – особи размером 15–18 мм со средней массой тела 2.9 г. Крабов содержали поодиночке или по две особи, которые принадлежали к одной или к разным размерным группам. Использовали естественный корм животного происхождения; температура воды составляла 10°C.

**Половозрелые самцы.** С апреля по май 2005 г. и с января по апрель 2006 г. крабов содержали в пластиковых бассейнах (2 × 2 × 0.7 м) с проточной водой при температуре 2–6°C. Кормили животных мороженой рыбой из расчета 0.5–1% от общей массы особей в сутки. Выполнено 9 экспериментов продолжительностью 30 или 60 сут, отличавшихся линочной стадией, плотностью посадки и размерным составом крабов (табл. 1). Все случаи их линьки, наблюдавшиеся до начала экспериментов, в присутствии активно питающихся особей заканчивались каннибализмом со стороны последних (отмечено 8 случаев каннибализма во время линьки, а также 3 случая, когда жертвами каннибализма стали животные, готовящиеся к линьке). Учитывая этот факт, готовящихся к линьке крабов с вздувшимися абдоменами и мягкими покровами отсаживали в отдельные бассейны.

Статистическую обработку данных проводили в программе Statistica 6.0 (StatSoft Inc.). Для определения значимости различий использовали непараметрический U-критерий Манна–Уитни.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Зона (I–IV).** Общая продолжительность личиночного периода составила 39 сут; выживаемость личинок в выростной емкости до стадии глаукотоз – около 35%. Наибольшая смертность наблюдалась среди зоа I через

1 сут после пересадки в выростную емкость и в период линьки на стадии зоа II и зоа III. Среди погибших особей доля жертв каннибализма незначительно менялась в ходе всего личиночного периода (табл. 2). Случаи каннибализма наблюдались преимущественно при образовании скоплений личинок на дне емкостей. Выживаемость личинок в опытах при плотности посадки 50, 75 и 100 экз/л составила соответственно 23, 31 и 14%. Доля личинок, погибших в результате каннибализма, увеличивалась прямо пропорционально плотности посадки и составила соответственно 39, 45 и 54%.

**Глаукотоз.** Продолжительность периода глаукотоз составила 18 сут. Глаукотоз – непитающаяся стадия. Однако в начале стадии в выростной емкости отмечены многочисленные случаи нападения зоа IV на только что перелинявших глаукотоз. Размещение в емкостях субстрата из пластиковых нитей снижало каннибализм, но являлось причиной гибели личинок, которые запутывались в них. В эксперименте по совместному содержанию глаукотоз и особей первой ювенильной стадии жертвами каннибализма стали 30% глаукотоз.

**Молодь.** Основная причина гибели ювенильных особей – каннибализм или неудачная линька с последующим каннибализмом, когда крабам не удавалось полностью сбросить экзувии, и они, будучи еще живыми, поедались своими собратьями. При температуре 7 и 10°C отмечено чередование периодов с высоким и низким уровнем каннибализма (рис. 1). Повышение смертности совпадало с массовой линькой молоди. При более низкой температуре случаи каннибализма регистрировались реже, однако статистически эти различия были недостоверными ( $p > 0.05$ ; U-критерий Манна–Уитни). За время эксперимента особи в среднем перелиняли по 3–4 раза при температуре 7°C, по 4–5 раз – при 10°C и по 5–6 раз – при 13°C.

Каннибализм при использовании естественных кормов (рис. 2) был достоверно ниже, чем при использовании комбикорма ( $p = 0.004$ ; U-критерий Манна–Уитни). Применение в качестве субстрата спутанных пластиковых нитей значительно снижало каннибализм ( $p = 0.004$ ; U-критерий Манна–Уитни) и увеличивало выживаемость особей в среднем в 3 раза.

**Таблица 1.** Схема и результаты экспериментов со взрослыми самцами камчатского краба

| Параметр                                   | Линочная стадия |    |     |    |                          |    |    |               |    |
|--------------------------------------------|-----------------|----|-----|----|--------------------------|----|----|---------------|----|
|                                            | межлиночная*    |    |     |    | межлиночная–предлинька** |    |    | послелинька** |    |
| Количество особей с шириной карапакса, мм: |                 |    |     |    |                          |    |    |               |    |
| 90–130                                     | 46              | 92 | 118 | 18 | 0                        | 0  | 0  | 0             | 0  |
| 130–160                                    | 0               | 0  | 0   | 6  | 36                       | 34 | 35 | 26            | 26 |
| Плотность посадки, кг/м <sup>2</sup>       | 10              | 20 | 30  | 7  | 16                       | 14 | 15 | 14            | 14 |
| Продолжительность эксперимента, сут        | 30              | 30 | 30  | 30 | 60                       | 60 | 60 | 60            | 60 |
| Количество случаев линьки                  | 0               | 0  | 0   | 0  | 9                        | 16 | 13 | 0             | 0  |
| Отсажено линяющих особей, экз.             | 0               | 0  | 0   | 0  | 7                        | 16 | 13 | 0             | 0  |
| Смертность из-за:                          |                 |    |     |    |                          |    |    |               |    |
| каннибализма, экз.                         | 0               | 0  | 0   | 0  | 2                        | 0  | 0  | 0             | 0  |
| травм, нанесенных другими особями, экз.    | 1               | 1  | 0   | 0  | 0                        | 0  | 0  | 0             | 0  |

\*Эксперименты с апреля по май 2005 г.

\*\*Эксперименты с января по апрель 2006 г.

**Таблица 2.** Смертность (%) личинок на разных этапах развития

| Этап                                | Причины смертности |                  |               |
|-------------------------------------|--------------------|------------------|---------------|
|                                     | канныализм         | неудачная линька | не определены |
| Зоа I (через 1 сут после пересадки) | 31                 | 0                | 69            |
| Зоа I → Зоа II (линька)             | 32                 | 41               | 27            |
| Зоа II                              | 41                 | 4                | 55            |
| Зоа II → Зоа III (линька)           | 38                 | 37               | 25            |
| Зоа III                             | 44                 | 10               | 46            |
| Зоа III → Зоа IV (линька)           | 27                 | 37               | 36            |

В экспериментах с молодью второго и третьего года жизни при совместном содержании крабов из разных размерных групп наблюдались случаи каннибализма, причем крупные особи поедали более мелких даже в межлиночный период, когда мелкие особи имели жесткие покровы. В то же время 2 особи второй размерной группы при совместном содержании в аквариуме (0,4 м<sup>2</sup>) за 9 мес. перелиняли 4 раза и не нанесли повреждений друг другу. Линьки в это время происходили практически синхронно, однако после рассинхронизации линек более крупный краб съел линяющего более мелкого.

*Половозрелые самцы.* Большую часть времени крабы в бассейнах были малоактивны. Двигательная активность особей повышалась в ночное время, но агрессивность практически отсутствовала, несмотря на высокую плотность содержания. Внесение корма вызывало резкое повышение активности, выражавшееся в поисковом поведении и конкуренции за корм (попытки вырвать кусок корма, захват других особей за конечности). Число возникающих при этом травм было незначительно, а случаев каннибализма с летальным исходом в экспериментах, где не было зафиксировано линек, не наблюдалось (табл. 1). При совместном содержании крабов, различающихся по массе тела в 3–4 раза, не от-

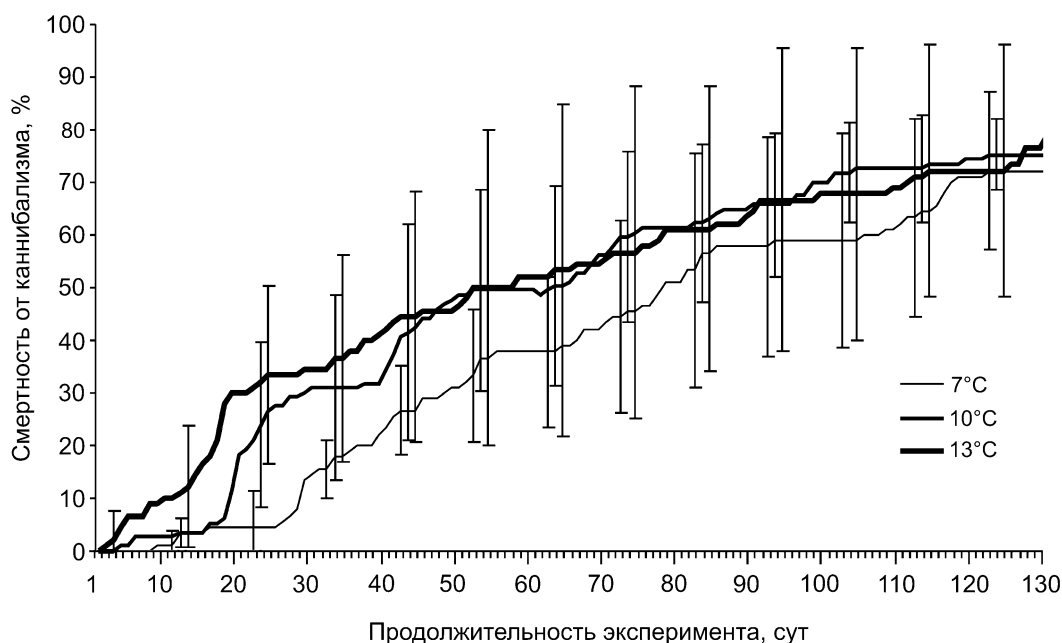
мечено как случаев каннибализма (табл. 1), так и увеличения их агрессивности.

Линьки, начавшиеся в январе 2006 г., вызвали повышение активности и агрессивности нелиняющих особей по отношению к линяющим и привели к каннибализму. Линьки происходили несинхронно, и большинство крабов на протяжении всего эксперимента активно питались. В группах, состоявших из перелинявших особей, крабы были слабо агрессивны, активно питались, но случаев каннибализма и нанесения повреждений не зарегистрировано (табл. 1).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования свидетельствуют о том, что каннибализм наблюдается на всех стадиях личиночного развития камчатского краба. Каннибализм был отмечен как во время линьки личинок, так и в межлиночный период. Это связано с тем, что личинки имеют тонкие покровы, которые не являются серьезным препятствием для нападения особей друг на друга.

Как показали эксперименты, каннибализм зависит от плотности содержания личинок. Другим фактором, косвенно связанным с плотностью и влияющим на интенсивность каннибализма в период личиночного раз-



**Рис. 1.** Смертность ювенильных особей камчатского краба в результате каннибализма при разной температуре воды. Здесь и на рис. 2: вертикальные линии – стандартное отклонение.

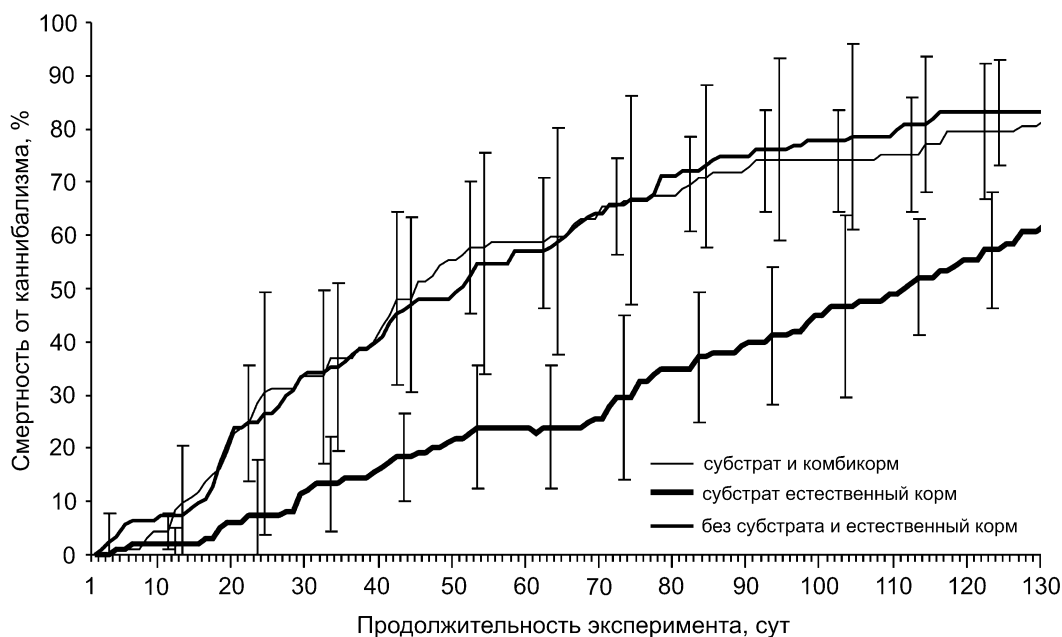


Рис. 2. Смертность ювенильных особей камчатского краба в результате каннибализма в зависимости от использования разного корма и наличия дополнительного субстрата.

вития, является образование личинками скоплений. Формирование скоплений в емкости может быть связано с неравномерным освещением и наличием застойных зон, где скапливаются корм, а также ослабленные и линяющие личинки. При выращивании личинок совместное содержание особей разного возраста может способствовать увеличению каннибализма как на личиночных стадиях, так и при переходе на стадию глаукотоз.

В море личинки краба не образуют скоплений высокой плотности. Например, для Татарского пролива максимальная плотность зоза I составила 452 экз/м<sup>2</sup> (Клитин, 2003). Даже в период выклева вероятность возникновения плотных скоплений невелика, так как выклев у отдельной самки длится 3–4 нед., а в популяции растягивается на 3–4 мес. Таким образом, в естественных условиях каннибализм в ходе личиночного развития едва ли имеет место.

В отличие от личинок, у крабов первых ювенильных стадий большинство случаев каннибализма приходится на время линьки. Это связано с тем, что покровы тела у особей в межлиночный период более твердые, чем у личинок. Начиная с этого возраста, каннибализму в первую очередь подвергаются линяющие, а также травмированные или значительно уступающие по размеру животные.

Каннибализм при использовании естественных кормов был достоверно ниже, чем при использовании комбикорма. Сходные тенденции зависимости каннибализма от типа и состава корма отмечены как для камчатского краба (Brodersen et al., 1989), так и для других видов десятиногих ракообразных (Ling, Merican, 1961; Цукерзис и др., 1977; Barki et al., 1997).

Снижение температуры способствует уменьшению каннибализма, но обусловлено это удлинением межлиночных периодов. Следовательно, при выращивании камчатского краба необходимо поддерживать оптимальную для роста животных температуру, а уро-

вень каннибализма снижать за счет изменения других условий содержания. Результаты нашего исследования свидетельствуют о том, что каннибализм заметно уменьшается при использовании субстрата, структурирующего объем емкости. Субстрат позволяет особям распределяться не только по дну, но и по всему объему емкости, что значительно снижает вероятность их встречи и, как следствие, уровень каннибализма. Фактически длительное содержание молоди без субстрата возможно только в индивидуальных ячейках.

Первые 3–4 года молодь обитает в убежищах на мелководье, преимущественно среди зарослей гидроидов и водорослей, образуя плотные поселения, причем на одной территории одновременно могут обитать особи разного возраста (Переладов, 2003). Возможность каннибализма в этот период косвенно подтверждают эксперименты с разноразмерными группами крабов (Stevens, Swiney, 2005). Достигнув размера 3–4 см, крабы покидают убежища и начинают мигрировать (Левин, 2001; Павлов, 2003; Переладов, 2003). В это время для них характерно стадное поведение с образованием плотных скоплений (Dew, 1990; Павлов, 2003; Переладов, 2003). Предположительная роль скоплений – защита от хищников (Dew, 1990). В таких группах каннибализм должен каким-то образом сводиться к минимуму, в противном случае биологический смысл этого явления вызывает сомнение. Литературные данные (Nakanishi, 1987; Brodersen et al., 1989; Дамсгорд, 2000; Stevens, Swiney, 2005) и результаты нашего эксперимента позволяют говорить о высоком уровне каннибализма при содержании молоди камчатского краба в искусственных условиях. Исследователи, изучавшие питание камчатского краба в естественной среде, не упоминают об обнаружении частей тела того же вида в желудках молоди или взрослых особей. Однако многочисленные подобные случаи описаны для краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (см.: Lovrich, Sainte-Marie,

1997). Для того, чтобы подтвердить наличие или отсутствие каннибализма у камчатского краба в природе, очевидно, необходимо провести эксперименты в естественных условиях.

Наблюдения за поведением взрослых особей камчатского краба показали, что их агрессивность в межлиночный период невелика и проявляется в основном при конкуренции за пищу. У крабов почти не выражено агрессивное поведение в группе, характерное для многих других видов десятиногих ракообразных, например, для ранее изучавшихся нами *Macrobrachium rosenbergii* и *Procambarus clarkii* (см.: Тертицкая и др., 2006а, б). Смертность у камчатского краба в результате каннибализма в межлиночный период не зарегистрирована (табл. 1). При увеличении плотности посадки у взрослых особей не наблюдалось существенного повышения агрессивности. Если учесть, что взрослые крабы прекращают питаться задолго до смены экзоскелета и возобновляют питание спустя 2 нед. после этого, то можно предположить, что в природе синхронность данного процесса позволяет им избежать каннибализма во время массовой линьки. Однако это предположение требует проведения дополнительных исследований в естественных условиях. Половозрелые крабы не являются территориальными животными, не используют убежища, которые надо охранять, и ведут кочевой образ жизни, часто образуя достаточно плотные скопления или перемещаясь стадами (Виноградов, 1941). Таким образом, отсутствие необходимости охранять индивидуальную территорию и частое нахождение в группе могут служить объяснением низкой агрессивности взрослых особей камчатского краба.

Проблема каннибализма взрослых особей в искусственных условиях может быть решена путем их раздельного содержания в период линьки или посредством отсадки в отдельные емкости крабов, находящихся в предлиночном состоянии.

Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что в искусственных условиях уровень каннибализма у камчатского краба достаточно высок на всех питающихся стадиях жизненного цикла. По мере роста особей и, соответственно, упрочнения экзоскелета доля случаев каннибализма, регистрируемых в период линьки, увеличивается.

На наш взгляд, существует несколько предпосылок каннибализма, которые условно можно разделить на две группы: обусловленные особенностями биологии вида и вызванные содержанием животного в искусственных условиях. Первая группа предпосылок включает полифагию камчатского краба на всех питающихся стадиях жизненного цикла с преобладанием в рационе пищи животного происхождения, потенциальную способность особей справиться с добычей сравнимого с ними размера и наличие линек, когда особи имеют мягкие покровы. Ко второй группе предпосылок относятся высокая плотность содержания, стресс, вызванный различными причинами, и недостаточная сбалансированность искусственных кормовых рационов. Устранение этих факторов или смягчение их воздействия позволят снизить уровень каннибализма при выращивании краба в искусственных условиях.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградов Л.Г. Камчатский краб. Владивосток: ТИНРО. 1941. 94 с.
- Дамсгорд Б. Поведение и рост искусственно выращенного в Норвегии камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* // Марикультура в прибрежной зоне северных морей. Мурманск: ПИНРО. 2000. С. 19–26.
- Клигин А.К. Камчатский краб (*Paralithodes camtschaticus*) у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала. М.: ФГУП "Нацрыбресурсы". 2003. 253 с.
- Левин В.С. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*: биология, промысел, воспроизводство. СПб.: Ижица. 2001. 198 с.
- Павлов В.Я. Жизнеописание краба камчатского *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815). М.: Принт Студия. 2003. 110 с.
- Переладов М.В. Некоторые особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на прибрежных мелководьях Баренцева моря // Донные экосистемы Баренцева моря. М.: ВНИРО. 2003. С. 103–119. (Тр. ВНИРО; Т. 142).
- Тертицкая А.Г., Борисов Р.Р., Ковачева Н.П. Агрессивное поведение в разноразмерных группах гигантских пресноводных креветок (*Macrobrachium rosenbergii*) при содержании в искусственных условиях // Тез. докл. VII Всерос. конф. по промысловому беспозвоночному. Мурманск, 2006. М.: ВНИРО. 2006а. С. 298–300.
- Тертицкая А.Г., Борисов Р.Р., Ковачева Н.П. Агрессивное поведение в разноразмерных группах красного болотного рака (*Procambarus clarkii*) при содержании в искусственных условиях // Тез. докл. VII Всерос. конф. по промысловому беспозвоночному. Мурманск, 2006. М.: ВНИРО. 2006б. С. 300–302.
- Цукерзис Я.М., Шаптовойс И.А., Тамкявичене Е.А., Мицкенене Л.М. Каннибализм у широкопалого рака // Тр. АН Литовской ССР. Серия В. 1977. Т. 3, вып. 79. С. 97–103.
- Barki A., Levi T., Shrem A., Karplus I. Ration and spatial distribution of feed affect survival, growth, and competition in juvenile red-claw crayfish, *Cherax quadricarinatus*, reared in the laboratory // Aquaculture. 1997. Vol. 148. P. 169–177.
- Brodersen C.C., Rounds P.M., Babcock M.M. Diet influences cannibalism in laboratory-held juvenile red king crabs (*Paralithodes camtschatica*) // Proc. Int. Symp. on King and Tanner Crabs (Anchorage, Alaska, 1989). Univ. of Alaska Sea Grant Progr. Rept. 1989. No. 90-04. P. 377–382.
- Dew C.B. Behavioral ecology of podding red king crab, *Paralithodes camtschatica* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. Vol. 47, no. 10. P. 73–83.
- Ling S.W., Merican A.B.O. Notes on the life and habits of the adult and larval stages of *Macrobrachium rosenbergii* // Proc. Indo-Pacif. Fish. Council. 1961. P. 55–60.
- Lovrich G.A., Sainte-Marie B. Cannibalism in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) (Brachyura: Majidae), and its potential importance to recruitment // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1997. Vol. 211. P. 225–245.
- Nakanishi T. Rearing conditions of eggs, larvae, and postlarvae of king crab *Paralithodes camtschaticus* // Bull. Jpn. Sea Nat. Fish. Res. Inst. 1987. Vol. 37. P. 57–161.
- Stevens B.G., Swiney K.M. Post-settlement effects of habitat type and predator size on cannibalism of glaucothoe and juveniles of red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2005. Vol. 321. P. 1–11.