

## ДИНАМИКА ПОТРЕБЛЕНИЯ ПИЩИ И ЕЕ СВЯЗЬ С ЛИНОЧНЫМИ ПРОЦЕССАМИ У ЛИЧИНОК И МОЛОДИ КАМЧАТСКОГО КРАБА *PARALITHODES CAMTSCHATICUS* (TILESIUS, 1815) (DECAPODA: LITHODIDAE)

© 2014 г. Р. Р. Борисов, Н. В. Кряхова

*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии  
(ВНИРО), Москва 107140  
e-mail: borisovrr@mail.ru*

Статья принята к печати 6.06.2013 г.

Исследована динамика потребления пищи у личинок (зоэа III, IV) и молоди (стадии 1–3) камчатского краба *Paralithodes camtschaticus*. Определена продолжительность периодов линочного цикла зоэа III и IV, наиболее длительным (около 60%) оказался предлиночный период. Установлено, что процессы аполизиса и формирования новых морфологических структур в начале предлиночного периода не оказывали существенного влияния на способность личинок захватывать и потреблять пищу. Однако в конце предлиночного периода при подготовке к линьке у зоэа IV и молоди отмечено постепенное снижение суточного рациона особей. Сделан вывод, что динамика потребления пищи у камчатского краба связана с линькой и включает в себя как поступательные этапы (плавное изменение рациона в период между линьками), так и ступенчатые (прекращение питания во время линьки и восстановление пищевой активности после линьки).

**Ключевые слова:** камчатский краб, *Paralithodes camtschaticus*, питание, линька, динамика рациона.

**Feeding dynamics and its connection with molting of larvae and juveniles of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (Decapoda: Lithodidae).** R. R. Borisov, N. V. Kryakhova (Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow 107140)

This paper examines the feeding dynamics of larvae (zoeae III, IV) and juveniles (stages 1–3) of the red king crab *Paralithodes camtschaticus*. The duration of periods of the molting cycle of the zoeal III and IV stages was determined, the premolting period was found to be the longest (about 60%). The processes of apolysis and formation of new morphological structures at the beginning of the premolting period had no significant impact on the feeding behavior of the larvae. However, at the end of the premolting period during the preparation for molting a gradual reduction in daily ration occurred in zoeae IV and juveniles. The feeding dynamics of the red king crab was related to molting and included both incremental phases (smooth change in daily food ration between molts) and step-like phases (cessation of feeding during molting followed by recovery of feeding activity after molting). (Biologiya Morya, 2014, vol. 40, no. 2, pp. 124–130).

**Keywords:** red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, feeding, molting, ration change.

Рост и развитие ракообразных – дискретные (ступенчатые) процессы, связанные с последовательными линьками (Hartnoll, 2001). Дискретность изменений морфологии и поведения – это отличительная особенность онтогенеза членистоногих, имеющих твердые внешние покровы, тогда как у животных с мягкими покровами процессы в онтогенезе в целом могут быть охарактеризованы как плавные и поступательные.

В раннем онтогенезе десятиногих ракообразных обычно выделяют несколько стадий. Линька является переходным моментом от одной стадии к другой. Линьку можно считать практически мгновенным изменением таких характеристик, как размер, морфология и поведение особи, однако этому моменту предшествует поступательный процесс подготовки. Драч (Drach, 1939) на основании изменений в эпидермальных и кутикулярных структурах, а также плотности кутикулы пред-

ложил разделить цикл линьки Decapoda на пять основных периодов (А–Е) и многочисленные подпериоды. Позже эта система была уточнена (Skinner, 1962; Drach, Tchernigovtzeff, 1967) и в настоящее время широко используется в многочисленных исследованиях на взрослых особях других ракообразных (Charmantier-Daures, Vernet, 2004).

Изучение процесса линьки и периодов линочного цикла очень важно для понимания различных аспектов биологии ракообразных, в том числе поведения (Mikami, 2005; Thompson, McLay, 2005) и пищевых потребностей (Mantelatto, Christofolletti, 2001; Giménez et al., 2002; Schmidt et al., 2004). Линочный цикл и связанные с ним изменения в пищевом поведении достаточно хорошо изучены у молоди и взрослых десятиногих ракообразных (Карпевич, Богорад, 1940; Uno, 1971; Lipcius, Herrnkind, 1982; Harpaz et al., 1987; Хмелева и др., 1997),

но практически не исследованы у личинок, вероятно, из-за их небольших размеров и коротких циклов линьки (Minagawa, Murano, 1993; Hayd et al., 2008).

Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* – один из самых крупных представителей десятиногих ракообразных. Этот вид является важным объектом промышленного рыболовства в морях Дальнего Востока и в Баренцевом море. Камчатский краб может служить примером значительных изменений в раннем онтогенезе (Epelbaum et al., 2006). Развитие камчатского краба включает следующие стадии: предзона, зона I–IV, глаукотоз (мегалопы) и молодь (см. таблицу). В течение нескольких первых месяцев жизни особи двигательная функция трижды переходит от одного придатка тела к другому (тельсон–максиллипеды–плеоподы–переоподы). На протяжении двух стадий (предзона, глаукотоз) особь не питается, а на стадии глаукотоз переходит от планктонного образа жизни к бентосному. Молодь камчатского краба по своему строению напоминает взрослых особей и полностью утрачивает способность плавать.

Известны работы по расчету суточного рациона личинок камчатского краба (Kurata, 1960; Epelbaum, Kovatcheva, 2005). Однако исследования были выполнены на группах особей, которые линяли несинхронно, поэтому полученные данные не позволяют достоверно оценить влияние линьки на рацион личинок. Сведения о динамике потребления пищи в период между линьками у первых стадий молоди камчатского краба отсутствуют.

Природные популяции *P. camtschaticus* находятся под сильным промысловым прессом, и для их восполнения разрабатываются методы получения жизнестойкой молоди в искусственных условиях (Ковачева и др., 2005;

Kovatcheva et al., 2006). Нами изучена динамика суточного потребления пищи личинками и молодью камчатского краба, а также ее связь с процессами линьки. Полученные данные позволят усовершенствовать методы выращивания камчатского краба на ранних стадиях онтогенеза и могут быть использованы в аквакультуре других видов десятиногих ракообразных.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование выполнено в экспериментальных бассейновых комплексах по искусственному воспроизводству камчатского краба, расположенных на Морской биологической станции "Запад" Института биологии моря (ИБМ) им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (зал. Восток, Японское море) и в пос. Дальние Зеленцы (губа Дальнезеленецкая, Баренцево море). Комплексы спроектированы сотрудниками лаборатории онтогенеза и методов восстановления численности ракообразных ФГУП "ВНИРО" для выполнения работ по искусственному воспроизводству камчатского краба (Ковачева и др., 2010, 2012).

Периоды личиночного цикла у личинок камчатского краба изучали с середины стадии зона III до момента линьки животных на стадию глаукотоз. После появления в выростной емкости особей на стадии зона III личинок ежедневно отбирали и фиксировали 4% раствором формальдегида. С помощью микроскопа Nikon E-200 (ув. ×200–400), оснащенного модулем для фотографии на основе камеры Nikon D90, у личинок изучали тельсон и конечности, участвующие в захвате и обработке пищи (мандибулы, максиллулы, максиллы). Изменения в эпидермальных структурах были сфотографированы.

Динамику суточного потребления пищи и ее связь с личинным циклом исследовали в экспериментах с личинками и молодью камчатского краба. Для первого эксперимента с личинками отбирали зона на стадии III и продолжали наблю-

Краткая характеристика стадий раннего онтогенеза камчатского краба *Paralithodes camtschaticus*

Стадия	Продолжительность	Образ жизни	Органы движения	Питание	Покровы	Значительные изменения в морфологии
<u>Личинки</u>						
Предзона	Около 1 ч	Планктонный	Тельсон	Нет	Очень тонкие, прозрачные	–
Зона I	9–10 сут при 7–8°C	Планктонный	Экзоподиты максиллипедов I–II	Есть	Тонкие, прозрачные	Имеются
Зона II	8–9 сут при 7–8°C	Планктонный	Экзоподиты максиллипедов I–III	Есть	Тонкие, прозрачные	Отсутствуют
Зона III	8–9 сут при 7–8°C	Планктонный	Экзоподиты максиллипедов I–III	Есть	Тонкие, прозрачные	Отсутствуют
Зона IV	10–13 сут при 7–8°C	Планктонный	Экзоподиты максиллипедов I–III	Есть	Тонкие, прозрачные	Отсутствуют
Глаукотоз	18–21 сут при 8–9°C	Планктонно-бентосный	Плеоподы	Нет	Тонкие, прозрачные	Имеются
<u>Молодь</u>						
Стадия 1	25–30 сут при 8–9°C	Бентосный	Переоподы II–IV	Есть	Кальцифицированные, непрозрачные	Имеются
Стадия 2	13–21 сут при 9–10°C	Бентосный	Переоподы II–IV	Есть	Кальцифицированные, непрозрачные	Отсутствуют
Стадия 3	18–25 сут при 9–10°C	Бентосный	Переоподы II–IV	Есть	Кальцифицированные, непрозрачные	Отсутствуют

дения до момента перехода всех особей на стадию глаукотоз. Продолжительность эксперимента составила 20 сут. Для второго эксперимента отбирали молодь, находящуюся в конце стадии I. Продолжительность данного эксперимента – 29 сут; за это время особи перелиняли 2 раза.

В экспериментах начальное количество особей составило 20 экз. Животных содержали в индивидуальных емкостях с объемом воды 50 мл (первый эксперимент) и 100 мл (второй эксперимент). Температуру в емкостях с личинками поддерживали в диапазоне 7–8°C, а в емкостях с молодь – 9–10°C. В качестве корма использовались науплии *Artemia* sp. – оптимальный корм для личинок камчатского краба (Erelbaum, Kovatcheva, 2005; Ковачева и др., 2005; Кряхова и др., 2011). Корм вносили один раз в сутки из расчета 100 науплиев на одного краба. Перед внесением корма воду в емкости меняли. Спустя сутки определяли количество съеденного корма. Использование науплиев *Artemia* sp. позволило обеспечить высокую точность при внесении корма и учете непотребленных остатков. Анализировали данные по рационам особей, успешно прошедших все линьки: личинки – 18 особей, молодь – 16.

Статистическую обработку материала проводили в программе Statistica 6.0 (StatSoft Inc.). Для определения достоверности различий между количеством пищи, потребляемой особями в разные периоды линочного цикла, использовали t-критерий Стьюдента для двух связанных групп. Различия между выборками считали достоверными при значениях  $p < 0.05$ .

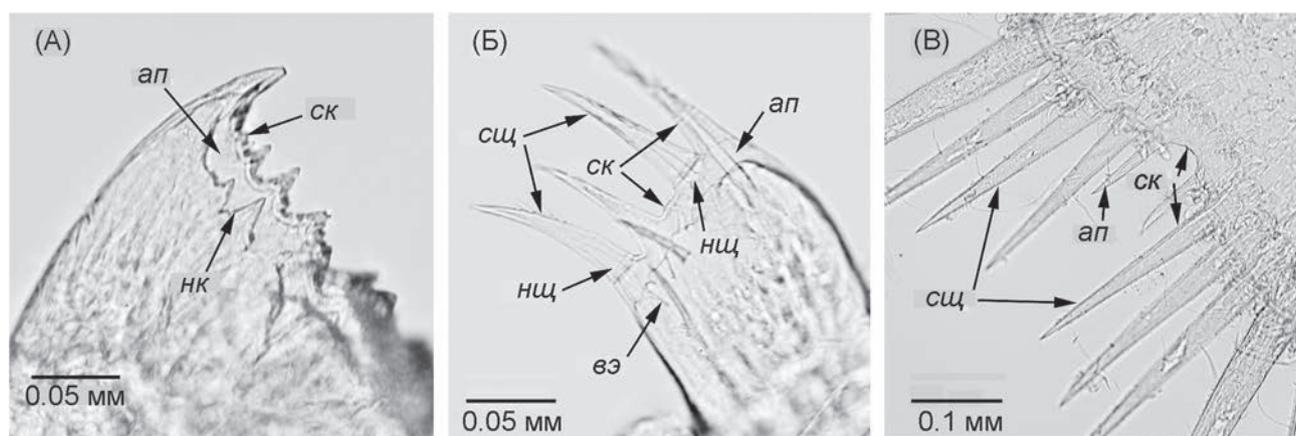
## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Морфологические изменения и продолжительность периодов линочного цикла

Тонкие покровы личинок позволяют наблюдать изменения, происходящие в эпидермисе и кутикуле. Однако из-за малой структурированности покровов невозможно идентифицировать морфологические изменения с точностью, необходимой для использования классической схемы цикла линьки (Drach, 1939), которая была разработана для взрослых крабов, обладающих плотными покровами с многослойной структурой. Поэтому мы объединили некоторые периоды линочного цикла, как это было предложено в работе, выполненной на личинках

креветки *Macrobrachium amazonicum* (Hayd et al., 2008). Ранний послелиночный период (А) – сразу после линьки, кутикула тонкая и морщинистая, тело личинки мягкое. Поздний послелиночный период (В) – кутикула более плотная, ткани эпидермиса начинают концентрироваться вдоль поверхности кутикулы. Межлиночный период (С) – кутикула плотная, происходит постепенное сокращение лакунарных пространств, заметен рост тканей. Предлиночный период (D), в свою очередь, разделили на подпериоды: D<sub>0</sub> – ранний предлиночный, характеризующийся началом аполизиса (отделение эпидермальной матрицы от кутикулы); D<sub>1</sub> – промежуточный предлиночный, когда появляются складки и инвагинации эпидермиса, необходимые для удлинения уже существующих и формирования новых щетинок и частей придатков тела; D<sub>2</sub>–D<sub>4</sub> – поздний предлиночный, когда на поверхности эпидермиса щетинок и придатков тела появляется новая тонкая кутикула, а пространство между старой и новой кутикулой увеличивается. Линька (Е) – сбрасывание старых покровов. В связи с тем, что периоды А и Е линочного цикла зоэа занимают короткие промежутки времени, мы изучали лишь периоды В, С и D.

Проведенное исследование показало, что на разных участках тела личинки новые покровы начинают формироваться неодновременно. Аполизис, образование новых структур и кутикулы сначала становятся заметными на мандибулах и максиллулах, а затем на других придатках тела личинки. Так, например, когда процессы формирования новых покровов тельсона соответствуют подпериоду D<sub>0</sub>, на мандибулах и максиллулах они могут быть отнесены к концу D<sub>1</sub> или началу D<sub>2</sub>–D<sub>4</sub> подпериодов линочного цикла (рис. 1). Для идентификации периодов линочного цикла зоэа чаще всего используют тельсон (Hayd et al., 2008; Guerao et al., 2010). Однако при питании более важным является функционирование ротовых придатков – максиллул и мандибул, выполняющих механическую обработку пищи. Поэтому для анализа динамики прохождения особями периодов линочного цикла



**Рис. 1.** Зоэа III камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* за 5 сут до линьки. А – мандибула, Б – максиллула, В – тельсон. Условные обозначения здесь и на рис. 2: ап – аполизис, ск – старая кутикула, сщ – старые щетинки, вэ – впячивание эпидермиса, нщ – формирование новой щетинки, нк – новая кутикула.

мы выбрали максиллулы (рис. 2). Следует отметить, что на стадии зоза IV (рис. 2Г–З) происходит формирование морфологических структур, характерных для глаукотоз. Глаукотоз не питается, морфология ротовых придатков личинки упрощена, в частности, максиллулы лишены мощных щетинок, которые присутствуют у зоза III и IV (рис. 2Е–З).

Результаты изучения максиллул показали, что самый длительный период личиночного цикла зоза – предличиночный (D). Как на стадии зоза III, так и на стадии зоза IV его доля составила 50–60% (5–6 сут) от общей продолжительности стадии (рис. 2). Для этого периода характерны аполизис старой кутикулы, а также формирование новых покровов и морфологических структур (рис. 2А–В, Е–З). Вторым по продолжительности (2 сут) был межличиночный период (С) (рис. 2). Периоды А, В и Е в личиночном цикле – это короткие временные промежутки от нескольких минут (линька) до нескольких часов (поздний послелиночный период).

#### Динамика суточного потребления пищи личинками

На стадии зоза III потребление пищи личинками вплоть до линьки оставалось достаточно постоянным (рис. 3). В период линьки на стадию зоза IV потребление пищи было ниже (в среднем на 20–30%), чем в последние сутки стадии зоза III ( $p < 0.022$ ) и в первые сутки стадии зоза IV ( $p < 0.0004$ ).

Средняя продолжительность стадии зоза IV у камчатского краба в эксперименте составила 11 сут (минимум – 10 сут, максимум – 13 сут). За первые сутки зоза IV

потребляли корма больше, чем зоза III за последние сутки перед линькой ( $p < 0.0004$ ). Максимальные значения суточного рациона у зоза IV отмечены в первой половине и в середине стадии. Потребление пищи в течение всего этого периода оставалось стабильно высоким и постепенно снижалось перед линькой на стадию глаукотоз. В день линьки на стадию глаукотоз потребление пищи было минимальным (рис. 3). В целом потребление пищи у зоза IV было выше, чем у зоза III. На стадии зоза IV (без учета дней линьки) каждая особь съедала  $303 \pm 26$  науплиев или 30 науплиев в сутки, на стадии зоза III среднее потребление корма одной личинкой составило 27 науплиев в сутки.

#### Динамика суточного потребления пищи молодью

Средняя продолжительность стадии 2 у молоди в эксперименте составила 17.5 сут (минимум – 13 сут, максимум – 21 сут). За это время особь съедала в среднем  $998 \pm 228$  науплиев при среднесуточном потреблении 57 науплиев. В начале стадии 3 молодой краб потреблял в среднем 77 науплиев в сутки (без учета дня линьки). На стадии 2 потребление пищи в первые сутки было выше, чем в последние ( $p < 0.000001$ ). Наиболее активно питалась молодь на стадии 2 в середине периода между линьками (рис. 4). Перед линькой на стадии 3 происходило плавное снижение суточного потребления пищи (рис. 4). В день линьки отдельные особи прекращали питаться; среднее значение суточного потребления пищи в период линьки было минимальным (рис. 4). При этом в течение суток, когда была отмечена линька, и за

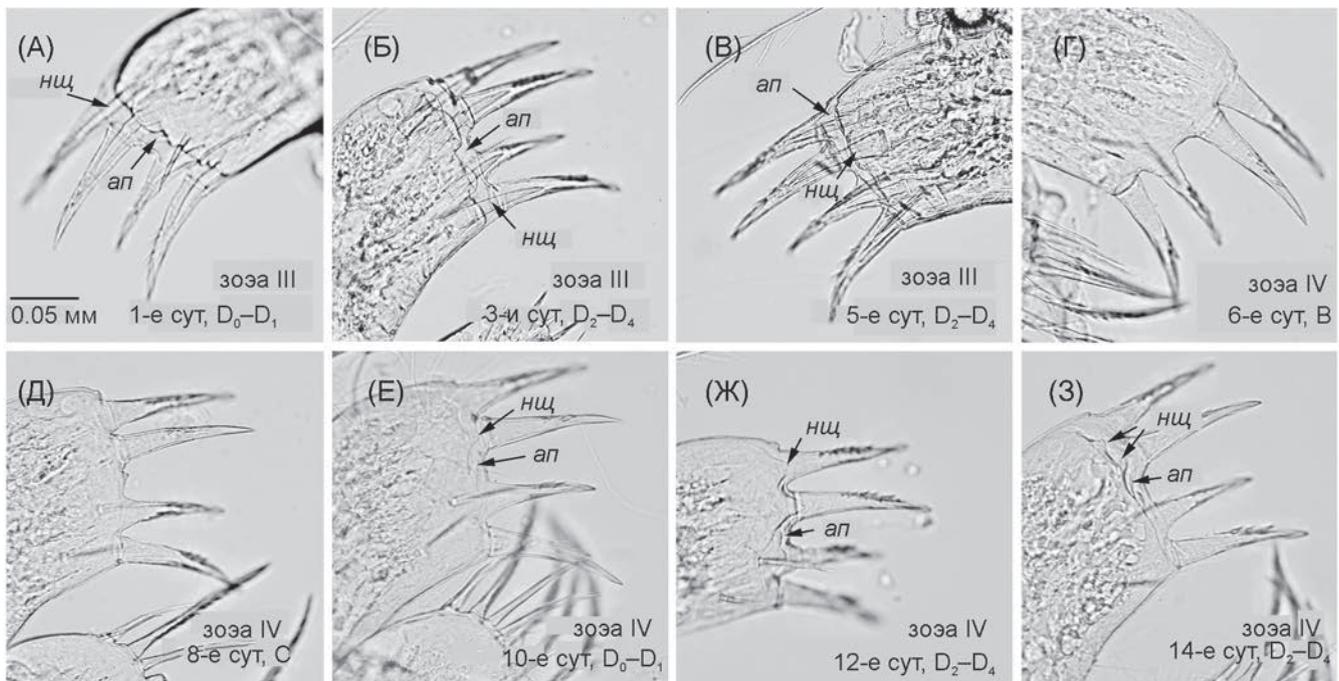


Рис. 2. Максиллулы зоза III и IV камчатского краба *Paralithodes camtschaticus*. Указаны сутки с момента начала наблюдений и периоды личиночного цикла. На (З) – момент начала массовой линьки личинок на стадию глаукотоз. Условные обозначения, как на рис. 1.

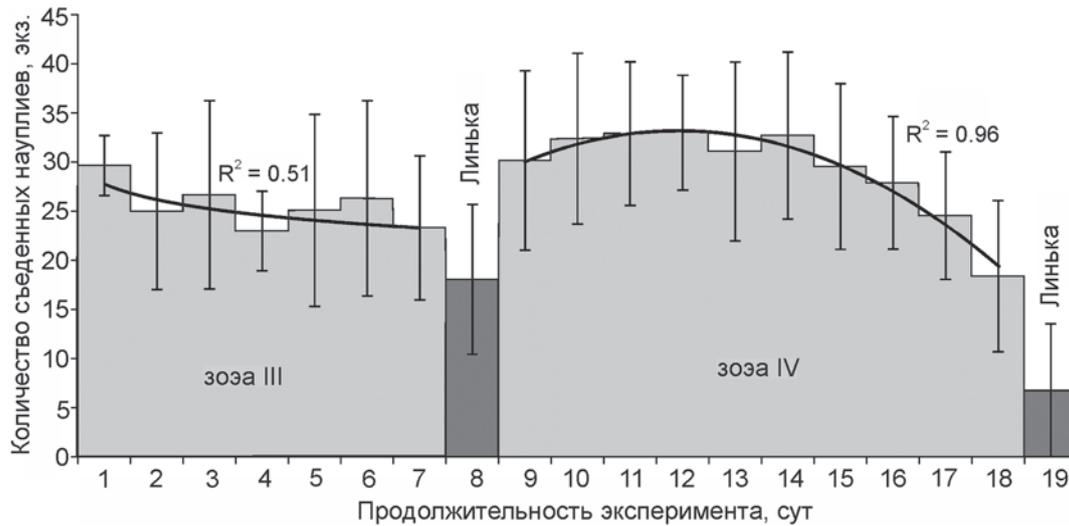


Рис. 3. Динамика суточного потребления пищи зоа III и зоа IV камчатского краба *Paralithodes camtschaticus*. Вертикальные линии – стандартное отклонение.

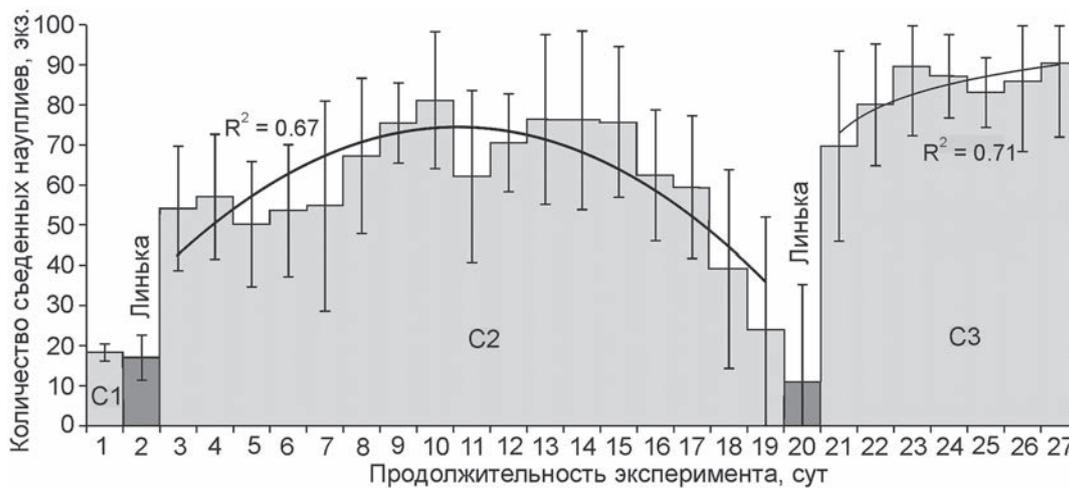


Рис. 4. Динамика суточного потребления пищи молодью камчатского краба *Paralithodes camtschaticus*. C1 – стадия 1, C2 – стадия 2, C3 – стадия 3. Вертикальные линии – стандартное отклонение.

сутки, предшествующие линьке, количество съеденных науплиев отличалось недостоверно ( $p = 0.098$ ). Уже на следующие после линьки сутки наблюдалось резкое (в несколько раз) увеличение потребления пищи, а количество науплиев, съеденных за вторые и третьи сутки после линьки, соответствовало средним значениям для этой стадии (рис. 4).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение ротовых придатков у личинок камчатского краба показало, что предличинный период (D) наступает задолго до линьки и он самый продолжительный, как и у личинок других видов декапод, например *Macrobrachium amazonicum* (Hayd et al., 2008) и *Maja brachydactyla* (Guerao et al., 2010).

Проведенные нами исследования позволили сопоставить данные по периодам личинного цикла и динамике потребления пищи личинками. В начале пред-

личинного периода у личинок зоа III и IV суточное потребление пищи было максимальным (рис. 3). Даже при расслоении старых и новых покровов, а также при сформированных новых щетинках (рис. 2Б, В, Ж, З) потребление пищи личинками оставалось высоким (рис. 3). Можно предположить, что процессы формирования новых покровов и щетинок у личинок камчатского краба не оказывают существенного влияния на их способность захватывать и потреблять пищу.

Потребление пищи у зоа IV камчатского краба было максимальным в первой половине и в середине личинного цикла (рис. 3), а у молоди на стадии 2 – в середине личинного цикла (рис. 4). В дальнейшем суточный рацион у зоа IV и молоди постепенно снижался, минимальные значения потребления пищи отмечены непосредственно перед линькой. В эксперименте потребление пищи особями было минимальным в день линьки на следующую стадию. Аналогичная динамика потребления пищи на про-

тяжении линочного цикла ранее была отмечена у зоа IV (Kurata, 1960) и взрослых особей (Matsuura, Takeshita, 1990) камчатского краба, а также у личинок (Anger, Dietrich, 1984; Minagawa, Murano, 1993), молоди и взрослых особей других видов декапод (Карпевич, Богорад, 1940; Uno, 1971; Lipcius, Herrnkind, 1982; Хмелева и др., 1997). Существенным отличием динамики потребления пищи у личинок по сравнению с молодью было относительно небольшое снижение суточного рациона в день линьки с зоа III на зоа IV (рис. 3). Кроме того, мы не отметили заметного плавного снижения потребления пищи в конце стадии зоа III (рис. 3). Интересно, что в эксперименте Курата (Kurata, 1960), выполненном на смешанной группе личинок зоа I и II, наблюдалось небольшое постепенное увеличение количества съеденной пищи к концу стадии, а динамика ее потребления, отмеченная у группы особей, состоявшей из зоа III и IV, в целом соответствовала нашим результатам.

Наблюдаемое значительное снижение рациона в конце стадии зоа IV по сравнению со стадией зоа III может определяться двумя причинами. Во-первых, масштабными морфологическими изменениями при переходе на стадию глаукотоз (Abrunhosa, Kittaka, 1997a, b; Erelbaum et al., 2006) и, во-вторых, тем, что на стадии глаукотоз особь не питается, а важные изменения происходят не только в ее внешнем строении, но и во внутренних системах организма, которые напрямую не связаны с линькой.

Отмеченное нами значительное снижение потребления пищи в день линьки у личинок и молоди камчатского краба, очевидно, обусловлено линькой. Можно предположить, что прекращение питания в это время связано не только с самим процессом линьки, но и с подготовкой организма к ней в конце предлиночного периода ( $D_4$ ), а также с процессами формирования и затвердения новых покровов, происходящими в первые периоды (А и В) линочного цикла. В периоды А и В линочного цикла покровы животного мягкие (Drach, 1939; Hayd et al., 2008) и особь не способна питаться. Однако продолжительность этих периодов у личинок, по-видимому, очень короткая, а не питаются они меньше суток. Подтверждением этого является незначительное (около 25%) снижение рациона особей в день линьки со стадии зоа III на стадию зоа IV. У молоди перерыв в питании в период линьки увеличивается и при переходе со стадии 2 на стадию 3 составляет около суток. В дальнейшем по мере роста краба продолжительность периода отказа от питания увеличивается и взрослые особи, по нашим наблюдениям и опубликованным данным (Левин, 2001; Загорский, Васильев, 2012), могут отказываться от пищи перед линькой и после линьки в течение нескольких недель.

Анализируя полученные нами и другими авторами данные о динамике потребления пищи у личинок, молоди и взрослых особей десятиногих ракообразных, можно выделить несколько общих закономерностей: максимальные значения потребления пищи наблюдаются в первой половине и в середине линочного цикла; в

конце линочного цикла потребление пищи плавно снижается; в период линьки, а также непосредственно до и после нее крабы прекращают питаться; после линьки и затвердения покровов происходит резкое увеличение рациона. Таким образом, динамика потребления пищи у камчатского краба и у других видов десятиногих ракообразных связана с линькой и включает как поступательные этапы – плавное изменение рациона в период между линьками, так и ступенчатые – прекращение питания во время линьки, резкое восстановление пищевой активности после линьки. По мере роста особи увеличивается количество потребляемого корма, продолжительность периодов между линьками возрастает, а последовательность поступательных и ступенчатых этапов в динамике потребления пищи сохраняется. Эти закономерности действуют на тех этапах жизненного цикла особи, когда в ее развитии не происходит значительных изменений в морфологии или поведении. Отсутствие питания на некоторых стадиях онтогенеза связано с кардинальными перестройками в морфологии и поведении особи (см. таблицу) и не имеет циклической повторяемости.

Можно также предположить, что динамика потребления пищи на протяжении линочного цикла у планктонных стадий отличается большей равномерностью. Эти особенности могут быть обусловлены отсутствием кальцификации покровов у личинок и скоротечностью линочных процессов.

Авторы выражают глубокую признательность сотрудникам ООО "Дальние Зеленцы", а также ИБМ ДВО РАН, особенно С.И. Масленникову, за возможность проведения исследований и помощь при выполнении работы. Особую благодарность выражаем заведующей лабораторией онтогенеза и методов восстановления численности ракообразных ФГУП "ВНИРО" Н.П. Ковачевой и всему коллективу лаборатории за всестороннюю помощь и поддержку.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Загорский И.А., Васильев Р.М. Линька камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в искусственных условиях на побережье Баренцева моря // Материалы третьей научно-практ. конф. молодых ученых с международным участием. М.: Изд-во ВНИРО. 2012. С. 26–29.
- Карпевич А.З., Богорад Г.Д. Потребление корма креветкой *Leander abspersus* // Зоол. журн. 1940. Т. 20, вып. 1. С. 134–137.
- Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., Кряхова Н.В. и др. Достижения искусственного воспроизводства камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на дальневосточном и северном рыбохозяйственных бассейнах // Рыб. хоз-во. 2012. № 3. С. 63–66.
- Ковачева Н.П., Калинин А.В., Эпельбаум А.Б. и др. Культивирование камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815). Часть 1. Особенности раннего онтогенеза. Бионормативы и рекомендации по искусственному воспроизводству. М.: Изд-во ВНИРО. 2005. 76 с.
- Ковачева Н.П., Лебедев А.В., Паршин-Чудин И.А. и др. Успешный опыт искусственного воспроизводства кам-

- чатского краба *Paralithodes camtschaticus* на побережье Баренцева моря // Рыб. хоз-во. 2010. № 6. С. 70–72.
- Кряхова Н.В., Борисов Р.Р., Ковачева Н.П. Аprobация кормов для личинок камчатского краба // Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки: Тез. докл. 4-й междунаро. научно-практ. конф. Южно-Сахалинск, Россия, 19–22 сентября 2011 г. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 2011. С. 178.
- Левин В.С. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*. Биология, промысел, воспроизводство. СПб.: Ижица. 2001. 196 с.
- Хмелева Н.Н., Кулеш В.Ф., Алехнович А.В., Гигиняк Ю.Г. Экология пресноводных креветок. Минск: Беларуская наука. 1997. 254 с.
- Abrunhosa F.A., Kittaka J. Functional morphology of mouthparts and foregut of the last zoea, glaucothoe and first juvenile of the king crabs *Paralithodes camtschaticus*, *P. brevipes* and *P. platypus* // Fish. Sci. 1997a. Vol. 63, no. 6. P. 923–930.
- Abrunhosa F.A., Kittaka J. Morphological changes in the midgut, midgut gland and hindgut during the larval and postlarval development of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* // Fish. Sci. 1997b. Vol. 65, no. 5. P. 746–754.
- Anger K., Dietrich A. Feeding rate and gross growth efficiencies in *Hyas araneus* L. larvae (Decapoda: Majidae) reared in the laboratory // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. Vol. 77. P. 169–181.
- Charmantier-Daures M., Vernet G. Moulting, autotomy, and regeneration // The Crustacea. Traité de zoologie. Leiden: Brill. 2004. Vol. 7. P. 161–255.
- Drach P. Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Decapodes // Ann. Inst. Oceanogr. Monaco. 1939. Vol. 19. P. 103–391.
- Drach P., Tchernigovtzeff C. Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés // Vie Milieu. Ser. A. 1967. Vol. 18. P. 595–609.
- Epelbaum A.B., Borisov R.R., Kovatcheva N.P. Early development of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* from the Barents Sea reared in the laboratory: morphology and behavior // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 2006. Vol. 86, no. 2. P. 317–333.
- Epelbaum A.B., Kovatcheva N.P. Daily food intakes and optimal food concentrations for red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) larvae fed *Artemia* nauplii under laboratory conditions // Aquacult. Nutr. 2005. Vol. 11, no. 6. P. 455–462.
- Giménez A.V.F., Garcia-Carreño F.L., Del Toro M.A.N., Fenucci J.L. Digestive proteinases of *Artemesia longinaris* (Decapoda, Penaeidae) and relationship with molting // Comp. Biochem. Physiol. B. 2002. Vol. 132. P. 593–598.
- Guerao G., Rotllant G., Anger K. Characterization of larval moulting cycles in *Maja brachydactyla* (Brachyura, Majidae) reared in the laboratory // Aquaculture. 2010. Vol. 302, iss. 1–2. P. 106–111.
- Harpaz S., Kahan D., Galun R. Variability in feeding behavior of the Malaysian prawn *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) during the molt cycle (Decapoda, Caridea) // Crustaceana. 1987. Vol. 52, no. 1. P. 53–60.
- Hartnoll R.G. Growth in Crustacea – twenty years on // Hydrobiologia. 2001. Vol. 449. P. 111–122.
- Hayd L.A., Anger K., Valenti W.C. The moulting cycle of larval Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* reared in the laboratory // Nauplius. 2008. Vol. 16, no. 2. P. 55–63.
- Kovatcheva N.P., Epelbaum A.B., Kalinin A.V. et al. Early life history stages of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815): biology and culture. Moscow: VNIRO Publishing. 2006. 116 p.
- Kurata H. Studies on the larva and post-larva of *Paralithodes camtschatica*. II. Feeding habits of the zoea // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. 1960. Vol. 21. P. 1–8.
- Lipcius W.F., Herrnkind W.F. Molt cycle alterations in behavior, feeding and diel rhythms of a decapod crustacean, the spiny lobster *Panulirus argus* // Mar. Biol. 1982. Vol. 68, no. 3. P. 241–252.
- Mantelatto F.L.M., Christofoletti R.A. Natural feeding activity of the crab *Callinectes ornatus* (Portunidae) in Ubatuba Bay (São Paulo, Brazil): influence of season, sex, size and molt stage // Mar. Biol. 2001. Vol. 138. P. 585–594.
- Matsuura S., Takeshita K. Longevity of red king crab, *Paralithodes camtschatica*, revealed by long-term rearing study // Proc. Int. Symp. on King and Tanner Crabs. Anchorage, USA. 1990. P. 181–188.
- Mikami S. Moulting behaviour responses of bay lobster, *Thenus orientalis*, to environmental manipulation // N.Z. J. Mar. Freshwat. Res. 2005. Vol. 39. P. 287–292.
- Minagawa M., Murano M. Larval feeding rhythms and food consumption by the red frog crab *Ranina ranina* (Decapoda, Raninidae) under laboratory conditions // Aquaculture. 1993. Vol. 113, no. 3. P. 251–260.
- Schmidt K., Tarling G.A., Plathner N., Atkinson A. Molt cycle-related changes in feeding rates of larval krill *Meganyctiphanes norvegica* and *Thysanoessa* spp. // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2004. Vol. 281. P. 131–143.
- Skinner D.M. The structure and metabolism of a crustacean integumentary tissue during a molt cycle // Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole. 1962. Vol. 123. P. 635–647.
- Thompson G.A., McLay C.L. Mating behaviour of *Heterozius rotundifrons* (Crustacea: Brachyura: Belliidae): is it a hard or soft shell matter? // Mar. Freshwat. Res. 2005. Vol. 56. P. 1107–1116.
- Uno Y. Studies on the aquaculture of *Macrobrachium nipponense* (de Haan) with special reference to breeding cycle, larval development and feeding ecology // Mer. 1971. Vol. 9, no. 2. P. 123–128.