

УДК 595.384.8:591.342

Сравнение раннего онтогенеза синего *Paralithodes platypus* и камчатского *Paralithodes camtschaticus* крабов (Decapoda, Lithodidae)

Р.Р. Борисов, Д.С. Печёнкин, Н.П. Ковачева, И.Н. Никонова

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва
e-mail: borisovrr@vniro.ru

В искусственных условиях получена молодь синего и камчатского крабов. Исследованы особенности морфологии, роста и поведения ранних стадий. Показано, что ранние стадии синего и камчатского крабов сходны по морфологии, поведению и имеют близкие показатели скорости роста при оптимальных значениях температур. При этом разница в окраске личинок этих двух видов свидетельствует, что в естественной среде личинки синего краба преимущественно занимают менее освещённые слои водной массы, чем личинки камчатского краба. Подробно рассмотрен вопрос формирования распределения личинок за счёт фото- и геотаксиса. Предполагается, что распределение личинок по глубине обеспечивается следующим образом: в отсутствии освещения (ночью или на большой глубине) личинки, руководствуясь отрицательным геотаксисом, движутся от дна к поверхности, при появлении градиента освещённости движение ускоряется, при высоких значениях освещённости интенсивность движения снижается. При этом движение в направлении более освещённых участков при наличии существенного перепада освещённости формирует локальные перемещения личинок, направленные на избегание хищников. Схожесть биологии ранних стадий синего и камчатского крабов позволяет использовать для получения молоди синего краба биотехнику, разработанную для камчатского краба. При этом имеющуюся технологию необходимо модифицировать в соответствии с особенностями биологии вида. Особое внимание следует обратить на то, что личинки и молодь синего краба имеют более узкий температурный оптимум и чувствительны к повышению температуры. Полученные результаты позволят разработать биотехнику получения молоди синего краба, а также помочь в определении общих подходов к разработке биотехник близкородственных видов.

Ключевые слова: синий краб *Paralithodes platypus*, камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*, онтогенез, аквакультура

ВВЕДЕНИЕ

Камчатский *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) и синий *Paralithodes platypus* (Brandt, 1850) крабы обитают в дальневосточных морях России от залива Петра Великого в Японском море до Берингова пролива [Макаров, 1941; Виноградов, 1946, 1950; Слиз-

кин, 1972; Слизкин, Сафронов, 2000]. Эти виды являются близкородственными и имеют высокую степень сходства в морфологии, онтогенезе и поведении [Виноградов, 1946; Слизкин, Сафронов, 2000]. При этом их ареалы в значительной степени перекрываются. На обширных акваториях оба вида обитают сов-

местно, однако наиболее плотные их скопления оказываются разделены. Различия между видами носят в большей степени экологический характер. Синий краб является более холодолюбивым видом и предпочитает илисто-песчаные грунты в относительно холодных водах в интервале глубин от 10 до 500 м [Кобликов и др., 2010]. В районах совместного обитания синий краб смещён на участки дна, где условия среды менее благоприятны. У Западной Камчатки он доминирует в относительно холодных водах залива Шелихова, а также на магаданском шельфе [Слизкин, Сафронов, 2000]. При этом остаётся вопрос, является ли такое положение следствием исключительно экологических предпочтений или оно также связано с межвидовой конкуренцией, и имеет место вытеснение одного вида другим. Оба вида крабов являются важными объектами промысла в морях Дальнего Востока, что значительно повышает актуальность исследований их биологии как с целью прогнозирования численности естественных популяций, так и для создания технологий поддержания и восстановления их численности. Для камчатского краба разработана биотехника получения молоди в искусственных условиях [Ковачева и др., 2005; Ковачева, 2006; Kovatcheva et al., 2006], а экспериментальные работы по получению молоди выполнены на побережье Баренцева и Японского морей [Ковачева и др. 2010; 2012]. В научно-исследовательском центре на Аляске проводятся экспериментальные работы по получению молоди синего краба [Daly et al., 2011; Daly, Swingle, 2013; Stoner et al., 2013]. В России, несмотря на важность синего краба как промыслового вида, работы по получению молоди и исследования раннего онтогенеза синего краба в искусственных условиях выполнены впервые [Ковачева и др., 2015].

При введении в аквакультуру новых видов часто возникает необходимость осуществления адаптации уже существующей биотехники, разработанной для систематически близкого вида. При сохранении общих подходов возникает необходимость корректировки методов с учётом различий в биологии видов. В этой связи проведение сравнительного анализа особенностей культивирования камчатского и синего крабов может послужить хорошей

моделью, демонстрирующей, как экологические и физиологические различия между видами влияют на биотехнику их культивирования в искусственных условиях. Цель данной работы — сравнить морфологию, рост и поведение ранних стадий онтогенеза синего и камчатского крабов, установить, какое влияние оказывают на биотехнику получения молоди видов в искусственных условиях различия в их биологии.

МЕТОДИКА

Работы выполнены сотрудниками лаборатории марикультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО» весной 2015 года на базе завода по производству дальневосточного трепанга ООО «Бионт-К», расположенного на побережье бухты Северной, залива Славянка, Японского моря (Приморский край).

Личинки синего и камчатского крабов получены от самок, отловленных в заливе Петра Великого. Для проведения экспериментов с личинками использовали ёмкости двух типов: 20 ёмкостей (объём воды 100 мл) для индивидуального содержания (по одной особи на ёмкость) и 2 выростные ёмкости (объём воды 200 л) для получения молоди (плотность посадки 100 особей на литр). Разница в возрасте посаженных в каждую ёмкость личинок составляла не более 12 часов. В ёмкостях с индивидуально содержавшимися особями ежедневно производили полную смену воды, а в выростных ёмкостях подмену воды осуществляли два раза в сутки из расчёта 2–4 объёма ёмкости. Вода поступала из моря (солёность 31–34‰) после прохождения системы фильтрации и подогрева до необходимой температуры. Верхняя граница температурных значений зависела от температуры входящей воды и температуры помещения, специальных устройств для охлаждения воды не использовали. Личинок и молодь кормили живыми науплиями *Artemia* sp. Два раза в сутки проводили измерение температуры в ёмкостях. Один раз в сутки определяли наличие перелинявших и погибших особей. Для исследования морфологии, поведения и измерения размерно-весовых показателей особей отбирали из ёмкостей объёмом 200 л. При необходимости личинок фиксировали 4% раствором формальдегида. Длину особей измеряли от

основания рострума до заднего края карапакса без учёта шипов. Для определения динамики весовых показателей в течение межлиночного цикла особей отбирали после линьки, в середине стадии и перед линькой. Если промежутки между линьками составляли более 7 суток, отбирали дополнительные пробы. Определяли сухой вес особей. Группу из 15 особей высушивали в сушильном шкафу СШ-3 на листе алюминиевой фольги при температуре 60 °С до постоянной массы. Взвешивание проводили на электронных весах Acculab ALC-210d4 с точностью до 0,001 мг.

Исследование реакции личинок первой и третьей стадии на свет проводили в ёмкости (объёмом воды 10 л) белого цвета, которую с интервалом в 10 мин перемещали в условия с разной освещённостью: низкая освещённость (30–50 люкс; источник освещения — лампы дневного света); прямой солнечный свет (80–85 тыс. люкс); полуденное солнце в тени (1,5–2,0 тыс. люкс); низкая освещённость (30–50 люкс), темнота (осуществляли только на третьей стадии). Кроме того, выполнили эксперимент, разместив у дна ёмкости точечный источник света. Положение личинок в ёмкости фиксировалось с помощью фотокамеры. Оценивали долю особей, плавающих вверху (в верхней половине), внизу (в нижней половине) и лежащих на дне ёмкости.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфология. В раннем развитии синего и камчатского крабов присутствуют следующие стадии: презоэа, четыре стадии зоэа, глаукотоэ (мегалоп). По внешней морфологии ранние стадии обоих видов очень близки. Имеющиеся отличия в основном касаются пропорций тела особей. Личинки синего краба несколько крупнее личинок камчатского, но имеют более короткий рострум (рис. 1). На тельсоне у синего краба расположено 16–17 щетинок, а у камчатского 14. Глаукотоэ видов ещё более сходны по своей внешней морфологии. Глаукотоэ синего краба отличаются удлинёнными сенсилами на шипах карапакса и конечностей и наличием дополнительного шипа в заднелатеральной части карапакса. Для молоди синего краба характерны укороченные рострум и шипы на карапаксе, а число шипов у молоди первой стадии синего краба больше, чем у камчатского. При общей морфологической схожести на ранних стадиях особей синего и камчатского крабов, в их окраске имеются существенные различия (табл. 1). Окраска личинок синего краба, в основном, формируется за счёт ярко-красного цвета внутренних органов головогруди и передней части кишечника (рис. 1А, Б), тогда как у камчатского краба основной вклад в формирование окраски вносят хроматофоры

Таблица 1. Окраска ранних стадий развития синего *P. platypus* и камчатского *P. camtschaticus* крабов

Стадия развития	Окраска	Синий краб	Камчатский краб
Зоэа I–IV	Карапакса	Красные хроматофоры	Красные и жёлтые хроматофоры
	Максиллипед	Красные хроматофоры	Красные и жёлтые хроматофоры
	Внутренних органов головогруди	Интенсивно красная	Отсутствует
	Кишечника	Передняя часть ярко-красная	Отсутствует
Глаукотоэ	Глазных стебельков	Красные продольные полосы	Ярко-красные продольные полосы
	Карапакса	Отсутствует	Красные и жёлтые хроматофоры
	Переопод	Красные поперечные полосы	Отдельные красные хроматофоры
Молодь	Глазных стебельков	Красные продольные полосы	Красные продольные полосы
	Карапакса	Отсутствует	Отсутствует
	Переопод	Красные поперечные полосы	Отдельные красные хроматофоры

звездчатой формы, расположенные под карапаксом и на конечностях (рис. 1В, Г). Следует также отдельно отметить, что у синего краба (рис. 1А, Б) отсутствуют характерные для камчатского краба хроматофоры с жёлтым светоотражающим пигментом. Красные хроматофоры звездчатой формы у личинок синего краба присутствуют на карапаксе и конечностях (рис. 1Б). У обоих видов хроматофоры звездчатой формы, расположенные на карапаксе, реагируют на изменение освещённости (рис. 1). При низкой освещённости пигмент в них концентрируется в центральной части, а при высокой распределяется по сети выростов хроматофора. Интенсивность окраски

внутренних органов у синего краба не зависит от интенсивности освещённости.

Рост. Продолжительность межличиночных промежутков (в градусо-днях) по мере развития особей обоих видов постепенно возрастала (табл. 2). Суммарное количество градусо-дней, необходимое для завершения развития, на стадии глаукотоз было в 2–3 раза больше, чем на стадии зоэа.

Зоэа первой стадии синего краба крупнее личинок камчатского. Преимущество в размере особей синего краба сохранялось на протяжении всего раннего онтогенеза (табл. 2). Прирост по длине карапакса особей синего краба на стадии зоэа составил 60%, а камчат-

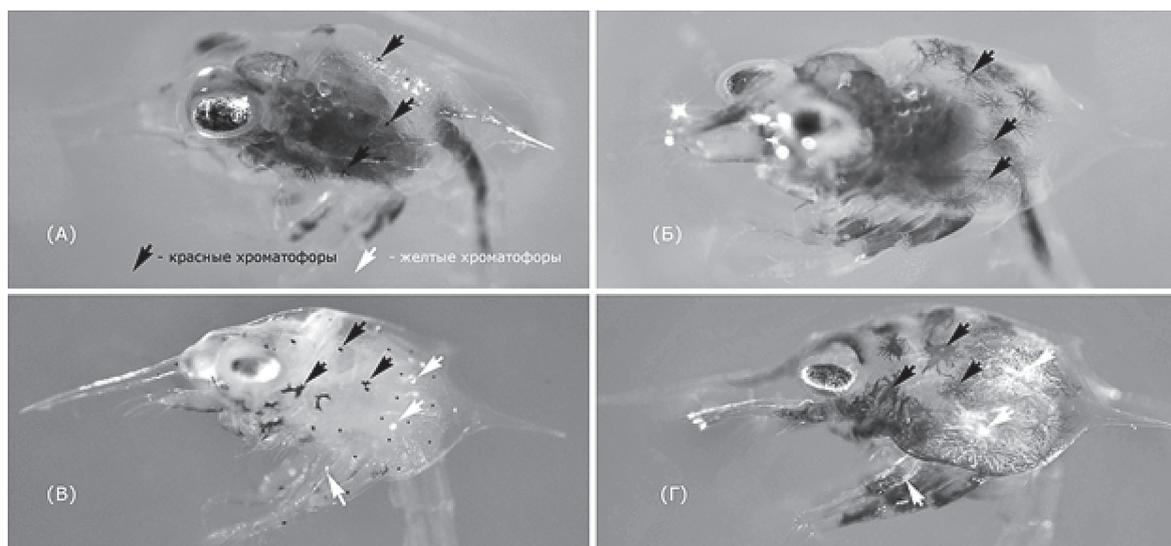


Рис. 1. Хроматофоры на карапаксе зоэа 3 стадии синего *P. platypus* (А и Б) и камчатского *P. camtschaticus* (В и Г) крабов в темноте (А и В) и при ярком освещении (Б и Г)

Таблица 2. Показатели скорости роста ранних стадий онтогенеза синего *P. platypus* / камчатского *P. camtschaticus* крабов

Стадия	Продолжительность стадий, сутки	Градусо-дни	Средняя температура, °С	Длина* карапакса (\pm SD), мм
Зоэа I	6–7 / 7–8	54 / 55	7,7 / 6,8	1,43 \pm 0,06 / 1,38 \pm 0,04
Зоэа II	6–7 / 6–7	59 / 57	8,4 / 8,2	1,6 \pm 0,06 / 1,5 \pm 0,05
Зоэа III	6–7 / 7–8	64 / 69	9,1 / 8,6	1,95 \pm 0,1 / 1,76 \pm 0,1
Зоэа IV	8–9 / 7–8	88 / 80	9,8 / 10,0	2,27 \pm 0,08 / 2,0 \pm 0,12
Глаукотоз	16–18 / 16–17	182 / 168	10,7 / 9,9	1,92 \pm 0,1 / 1,78 \pm 0,13
Молодь	– / –	– / –	– / –	2,06 \pm 0,11 / 1,60 \pm 0,10

Примечание: * — длина карапакса измерена от основания рostrума до заднего края карапакса (без учёта длины рostrума и шипов на заднем крае).

ского 45%. Разница в размерах сохранилась и на стадиях глаукотоза и молоди. По длине карапакса молодь синего краба на 20% превышала молодь камчатского краба.

Продолжительность соответствующих стадий зоеа и глаукотоза, рассчитанные в градусоднях, у синего и камчатского крабов были практически одинаковыми (различия составили не более 10%) (табл. 2).

Масса особей синего краба за личиночный период в среднем увеличилась в 4,5 раза. Масса личинок первой стадии (в первые сутки после выхода из икры) составля-

ла 0,19 мг, а в конце четвертой стадии — 0,85 мг (рис. 2А). Максимальное увеличение массы личинок зафиксировано на стадии зоеа III. При переходе на следующую стадию отмечалось снижение массы тела, вызванное сменой покровов. Динамика сухого веса камчатского краба (рис. 2Б) на всем протяжении личиночного периода, в целом, соответствовала динамике роста личинок синего краба, но была менее интенсивной. Масса личинок в конце четвертой стадии зоеа камчатского краба была в среднем на 25% ниже, чем у синего краба.

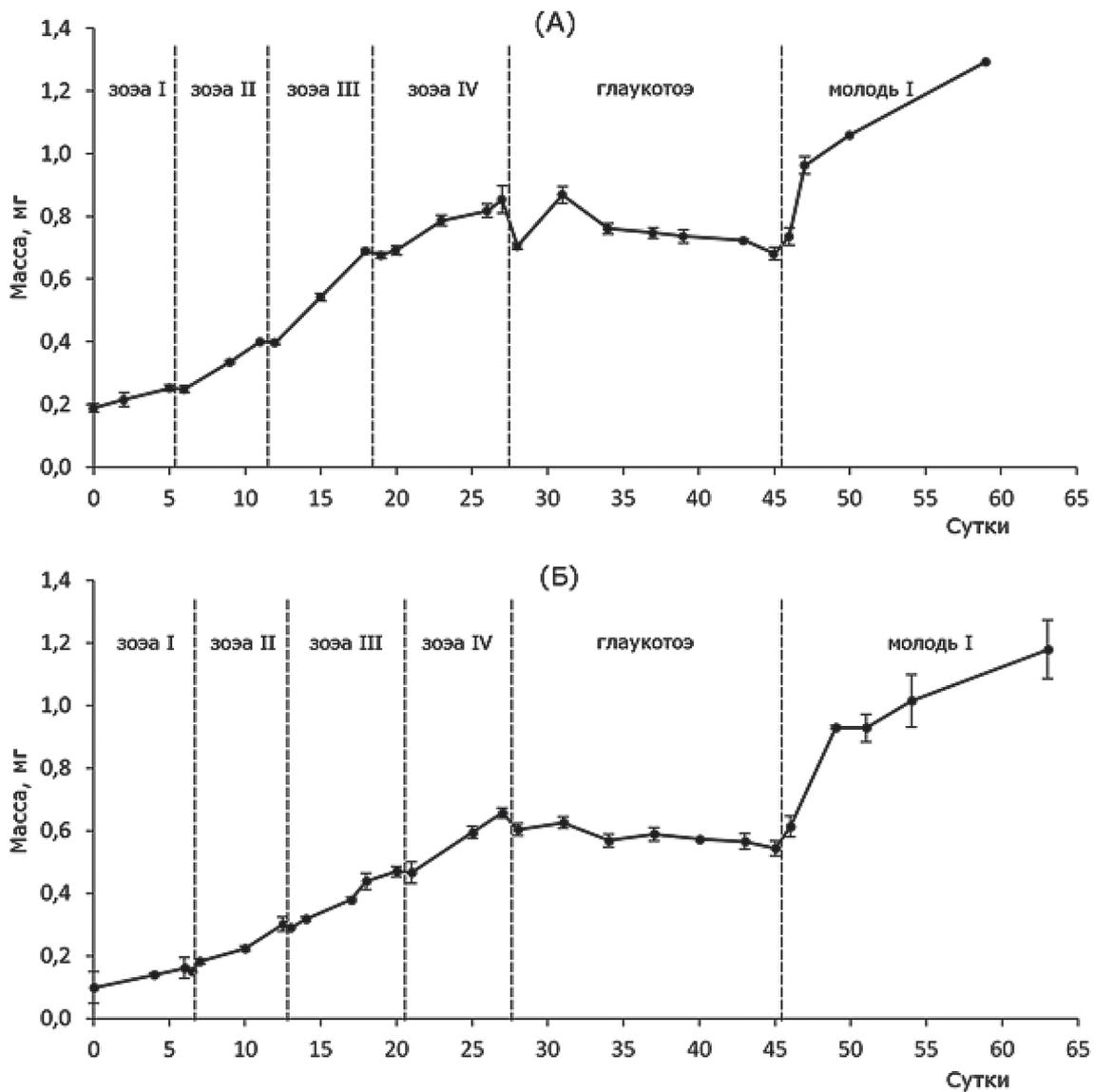


Рис. 2. Изменение сухого веса ранних стадий синего *P. platypus* (А) и камчатского *P. camtschaticus* крабов. Вертикальные пунктирные линии отмечают период массовой линьки

На стадии глаукотоэ масса особей обоих видов сначала увеличилась, а затем постепенно снижалась. Глаукотоэ синего и камчатского краба не питаются, а развитие происходит за счёт накопленных на стадии зоэа энергетических ресурсов. Это объясняет наблюдаемое снижение массы особей. Увеличение же массы в течение первых суток после линьки может быть следствием формирования покровов.

На стадии молоди резкое увеличение массы в первые двое суток после линьки (рис. 2) является результатом кальцификации покровов. В этот период у молоди можно наблюдать, как

покровы из полупрозрачных становятся белыми и непрозрачными.

Выживаемость и температура. На рисунке 3 представлен график выживаемости особей в эксперименте от стадии зоэа I до стадии молоди. Температура в индивидуальных ёмкостях была, как правило, на 1–1,5 °С выше, чем в выростных ёмкостях (рис. 3). Это позволило, сопоставляя выживаемость особей в индивидуальных и выростных ёмкостях, определить верхнюю границу температурного оптимума для синего краба. Случаи массовой гибели личинок синего краба наблюдались в ин-

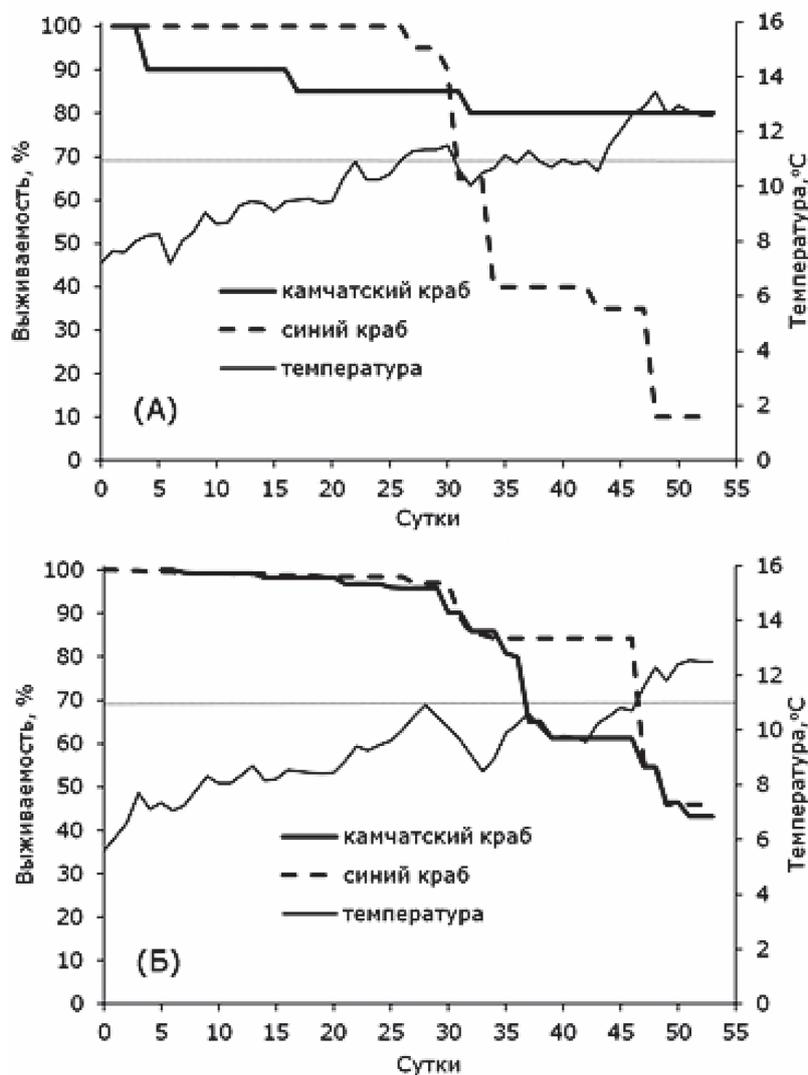


Рис. 3. Изменение температуры воды и выживаемость ранних стадий синего *P. platypus* и камчатского *P. camtschaticus* крабов в индивидуальных ёмкостях (А) и выростных ёмкостях объёмом 200 л (Б). Тонкая пунктирная линия обозначает критическую температуру (11 °С) для личинок синего краба

дивидуальных ёмкостях при температуре выше 11 °С (рис. 3А). В этот период выживаемость у личинок камчатского краба оставалась на высоком уровне (рис. 3Б). Наиболее массовые случаи гибели особей наблюдались во время линьки на стадии глаукотэ и молоди, поскольку в этот период десятиногие ракообразные наиболее уязвимы и восприимчивы к негативным воздействиям факторов внешней среды.

Фототаксис. В начале первой стадии личинки обоих видов при освещённости 30–50 люкс находились в толще воды, но при освещении 80–85 тыс. люкс (яркий дневной свет) значительная доля личинок оказывалась на дне ёмкости и не поднимались в толщу воды (рис. 4 А, Б). Однако, при перемещении экспериментальной ёмкости в условия с более низкой освещённостью доля личинок на дне

ёмкости сокращалась и была минимальной при освещённости 20–30 люкс (рис. 4 А, Б).

На стадии зоэа III максимальная доля личинок на дне отмечена при освещённости 80–85 тыс. люкс (рис. 4 В, Г), но при этом доля плавающих в толще воды личинок была значительно выше, чем на стадии зоэа I и, в целом, была сравнима с распределением личинок при других значениях освещённости. При перемещении ёмкости с яркого света в тень число личинок в толще воды и верхней части ёмкости существенно увеличивалось (рис. 4 В, Г). На третьей стадии личинки синего и камчатского краба демонстрировали сходное поведение при различных интенсивностях освещённости, но при этом у камчатского краба доля личинок в верхней части ёмкости всегда была выше (рис. 4 В, Г).

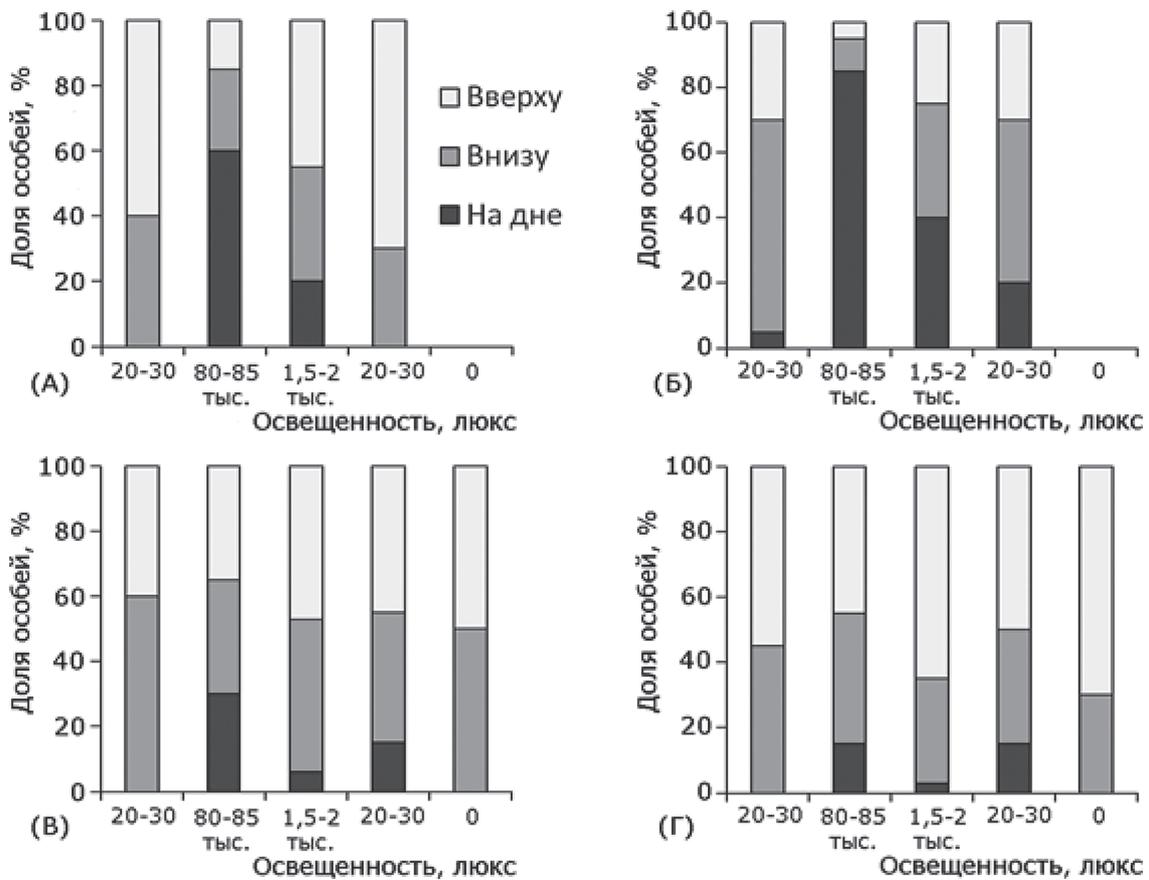


Рис. 4. Размещение личинок зоэа I (А и Б) и зоэа III (В и Г) синего *P. platypus* (А и В) и камчатского *P. camtschaticus* (Б и Г) крабов в экспериментальной ёмкости при различной интенсивности освещения

При перемещении ёмкости в темноту распределение зоэа III изменялось. Личинки на дне отсутствовали. Они активно плавали и преимущественно занимали верхнюю часть ёмкости. При большинстве вариантов освещённости личинки преимущественно концентрировались вдоль стенок ёмкости, тогда как в темноте их распределение приближалось к равномерному.

На всех стадиях при включении точечного источника света личинки активно двигались в его направлении, и за короткий промежуток времени более 90% личинок концентрировалось на дне в луче света.

Несмотря на общее сходство поведения и реакции на свет личинок синего и камчатского краба, личинки синего краба в выростных ёмкостях менее охотно занимали толщу воды, чем личинки камчатского, и чаще концентрировались на дне ёмкости.

На стадии глаукотёв в выростные ёмкости установили субстраты для оседания из пластиковой сетки с диаметром ячеек 1 мм. Сетку разместили в толще воды с помощью груза и поплавка. Глаукотёв синего и камчатского краба демонстрировали сходное поведение и активно оседали на субстраты данного типа, преимущественно занимая верхнюю половину субстратов.

После линьки глаукотёв полученную молодёжь синего и камчатского крабов выпустили в естественную среду [Ковачева и др., 2015].

ОБСУЖДЕНИЕ

Синий и камчатский крабы — два наиболее близких вида из рода *Paralithodes*. Их ареалы в природе существенно перекрываются. Синий краб является более холодолюбивым видом и предпочитает илисто-песчаные грунты в относительно холодных водах в интервале глубин от 10 до 500 м [Кобликов и др., 2010]. В районах совместного обитания взрослых особей синего и камчатского краба основные скопления синего краба, как правило, смещены на большие глубины [Слизкин, Сафронов, 2000]. Имеются отличия и в репродуктивной биологии видов. У синего краба в большинстве популяций самки участвуют в размножении один раз в два года [Лысенко, 2001], тогда как у камчатского краба нерест происходит ежегодно.

В искусственных условиях основные показатели скорости роста и значения суммы температур, необходимых для прохождения личиночного развития, для синего и камчатского крабов оказались практически одинаковыми. Успешное применение для кормления личинок синего краба науплиев *Artemia* sp. — корма, который ранее хорошо зарекомендовал себя при культивировании личинок камчатского краба [Ковачева и др., 2005; Kovatcheva et al., 2006], показало, что эти два вида имеют сходные пищевые предпочтения.

По результатам проведённых экспериментов оптимальным для развития личинок синего краба является диапазон температур 6–8 °С. При этом, следует обратить внимание, что личинки синего краба более чувствительны к повышению температуры. Аналогичная ситуация отмечена и для молоди синего и камчатского крабов [Stoner et al., 2013]. Верхней границей температурного оптимума для личинок синего краба можно считать 10–12 °С, а для глаукотёв и молоди синего краба — 13–15 °С. Полученные результаты по температурным предпочтениям ранних стадий синего и камчатского крабов хорошо согласуются с данными о том, что синий краб является более северным и холодолюбивым видом, чем камчатский краб.

Исследования внешней морфологии ранних стадий подтвердили высокую степень родства этих видов, но при этом окраска личинок существенно отличается. Окраска планктонных ракообразных может выполнять различные функции: маскировка, защита от негативного воздействия ультрафиолета и др. Таким образом, окраска имеет важное значение для экологии вида, и наличие различий в окраске и ее регуляции может косвенно свидетельствовать о том, что условия, в которых проходит развитие личинок этих видов, отличаются.

Личинки синего краба, помимо красных звездчатых хроматофоров, интенсивность раскрытия которых коррелирует с интенсивностью освещённости, имеют постоянно окрашенные в насыщенный красный цвет внутренние органы. Эта яркая окраска отличает их от личинок камчатского краба, окраска которых формируется за счёт красных и жёлтых звездчатых хроматофоров. Интенсивность раскрытия обоих типов хроматофоров у личи-

нок камчатского краба коррелирует с интенсивностью освещения. Особенно активно на изменение освещённости реагируют жёлтые хроматофоры [Борисов, Чертопруд, 2007].

В морской воде красно-коричневую окраску имеют преимущественно глубоководные виды гидробионтов [Johnsen, 2005], а также виды, осуществляющие суточные миграции и обитающие в условиях различной освещённости, например копеподы *Pareuchaeta norvegica* [Hege, Kaartvedt, 2006]. Это связано с тем, что лучи красного спектра в морской воде очень быстро поглощаются [Показеев и др. 2010; Wozniak, Dera 2007]. В результате, ярко-красная окраска, выглядящая очень яркой и интенсивной на поверхности, на глубине выглядит чёрной и превращается в покровительственную [Herring, 1996]. Виды же, обитающие ближе к поверхности, или прозрачны, или имеют окраску, направленную на защиту их от воздействия УФ. Анализируя окраску личинок синего и камчатского крабов, можно предположить, что окрашенные в ярко-красный цвет личинки синего краба занимают более глубокие слои водной толщи, или значительная часть цикла развития личинок этого вида проходит подо льдом, в условиях низкой освещённости, и их окраска выполняет камуфлирующую функцию. Личинки камчатского краба, по-видимому, поднимаются ближе к поверхности, где жёлтые блестящие хроматофоры, отражая свет, подобно чешуе рыб выполняют маскирующую функцию [Herring, 1996]. Расширяющиеся при ярком свете жёлтые и красные хроматофоры могут также защитить личинок от воздействия УФ излучения.

Данные о распределении зоэа камчатского краба в природе достаточно противоречивы. Ширли и Ширли [Shirley, Shirley, 1989] в заливе Оук на Аляске наблюдали личинок в верхних 10–15 м днём и в более глубоких слоях воды ночью. Планктонные исследования, выполненные в прибрежной зоне Бристольского залива, напротив, показали, что максимальная численность зоэа камчатского краба в дневное время — на глубине 50–70 м, а на глубине менее 10 м личинки отсутствуют [McMurray et al., 1986]. Сходные данные получены для зоэа синего краба. Личинки отсутствовали в верхних слоях, преимущественно

концентрируясь на глубинах около 25 м, и только в промежутки с максимальным освещением опускались на глубину 50 м [Armstrong et al., 1985]. В исследованиях, выполненных в Беринговом и Баренцевом морях, зоэа камчатского краба поднимались к поверхности ночью и опускались на глубину днём [Takeuchi, 1962; Баканев, 2003]. Такое поведение аналогично вертикальным миграциям зоопланктона в Баренцевом море [Богоров, 1974].

Основным преимуществом видов с долгоживущей пелагической личинкой является высокая способность к расселению за пределы репродуктивной зоны, при этом от вертикального распределения личинок может зависеть скорость и направление их переноса течениями [Милейковский, 1970, 1976]. Ориентация в пространстве, вертикальные и горизонтальные миграции в толще воды и, как следствие, пространственное распределение личинок во многом определяются фото- и геотаксисом [Thorson, 1964; Orsi, 1986]. Их исследование может быть ключом к пониманию поведенческих механизмов, управляющих распределением организмов, и может быть использовано при разработке методов управления распределением организмов в искусственных условиях [Борисов, 2012; Борисов и др., 2014]. Выполненные ранее исследования на зоэа камчатского краба показали наличие у них положительного, в широком диапазоне освещённости, фототаксиса [Epelbaum et al., 2007; Borisov et al., 2011; Борисов, 2012] и отрицательного геотаксиса [Shirley, Shirley, 1988; Borisov et al., 2011; Борисов, 2012]. Исключение составили данные Ширли и Ширли [Shirley, Shirley, 1988], которые в вертикальных ёмкостях при высоких значениях освещённости наблюдали отрицательный фототаксис у зоэа I. Исследования фото- и геотаксиса у личинок синего краба ранее не выполнялись.

Наши исследования показали, что зоэа I обоих видов не поднимаются в толщу воды при высоких значениях освещённости (дневной свет), этот результат согласуется с данными, полученными Ширли и Ширли [Shirley, Shirley, 1988]. При этом следует отметить, что мы никогда не наблюдали активного движения личинок в направлении, противоположном источнику света. Реакция личинок на

высокие значения освещённости выражается в прекращении активного движения. Поскольку личинки имеют отрицательную плавучесть, то они постепенно опускаются на дно ёмкости. По-видимому, аналогичным образом происходит регуляция положения личинок в толще воды в естественной среде. Личинки обычно активно движутся за счёт токов, создаваемых экзоподитами максиллипод, поддерживая своё положение в толще воды или активно перемещаясь вверх, а также по горизонтали. Для того, чтобы опуститься глубже личинки прекращают работать экзоподитами максиллипод и под действием силы тяжести постепенно опускаются вниз. Даже на стадии зоеа III наблюдается тенденция снижения доли активно двигающихся личинок при размещении ёмкости на ярком солнце. При этом личинки перемещаются из затенённых участков ёмкости даже при расположении её на ярком солнце. Возможно, это является защитной реакцией, которая позволяет в естественных условиях избежать хищника, ориентируясь на его тень.

Результаты эксперимента по размещению личинок в темноте показали, что личинки активно плывут в направлении, противоположном дну ёмкости, и, возможно находятся в поиске источников света. Такое поведение свидетельствует о наличии у личинок отрицательного геотаксиса. При этом концентрация личинок в освещённой зоне дна при использовании точечного источника света демонстрирует превалирование фототаксиса над геотаксисом. Положительный фототаксис и отрицательный геотаксис на стадии зоеа характерны и для многих других видов декапод [Forward, Costlow, 1974; Sulkin, 1975; Bigford, 1979; Zeldis, Jillett, 1982; Adams, Paul 1999].

Анализируя полученные данные, можно заключить, что распределение личинок по глубине обеспечивается следующим образом: в отсутствие освещения (ночью или на большой глубине) личинки, руководствуясь отрицательным геотаксисом, движутся от дна к поверхности, при появлении градиента освещённости движение ускоряется, при высоких значениях освещённости интенсивность движения снижается. Эти закономерности поведения обеспечивают механизм суточных миграций в естественной среде. В результате личинки занимают

освещённую зону, но избегают верхних, наиболее освещённых в дневное время слоёв воды. При этом движение в направлении более освещённых участков при наличии существенного перепада освещённости инициирует локальные перемещения личинок, направленные на избегание хищников.

Отличия в поведении и окраске личинок синего и камчатского краба позволяют предполагать, что зоеа синего краба в естественной среде держатся в менее освещённых слоях воды, чем зоеа камчатского краба. Интересно, что взрослые особи синего краба чаще, чем камчатского занимают более глубокие участки прибрежной зоны. Таким образом, различия в биотехнике получения молоди камчатского и синего краба (температурные предпочтения, распределение личинок в ёмкостях) хорошо согласуются с экологическими особенностями видов.

Сходство биологии ранних стадий синего и камчатского крабов позволяет при разработке методов получения молоди синего краба взять в качестве основы технологию получения молоди камчатского краба, созданную и отработанную в лаборатории марикультуры беспозвоночных ВНИРО [Ковачева и др., 2005; Ковачева, 2006; Kovatcheva et al., 2006]. При этом следует обратить внимание на имеющиеся отличия в поведении и физиологии ранних стадий двух видов. В частности, следует учитывать, что несмотря на близость температурного оптимума для роста личинок обоих видов, верхняя граница благоприятных температурных показателей для синего краба значительно ниже, чем для камчатского.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Ранние стадии синего и камчатского крабов сходны по морфологии, поведению, скорости роста и динамике размерно-весовых показателей.

2. Существенные различия в окраске личинок этих двух видов свидетельствует, что в естественной среде личинки синего краба преимущественно занимают менее освещённые слои водной массы, чем личинки камчатского краба.

3. Для получения молоди синего краба можно использовать методы, разработанные

на камчатском крабе. При этом имеющаяся технология должна быть модифицирована в соответствии с особенностями биологии вида. Особое внимание следует обратить на то, что личинки и молодь синего краба имеют более узкий температурный оптимум и чувствительны к повышению температуры.

Полученные результаты позволят разработать биотехнику получения молоди синего краба, а также помочь в определении общих подходов к разработке биотехник близкородственных видов.

ЛИТЕРАТУРА

- Баканев С.В. 2003. Личинки камчатского краба в прибрежных районах и крупных заливах Мурмана // Камчатский краб в Баренцевом море. Мурманск: Изд-во ПИИРО. С. 78–87.
- Богоров В.Г. 1974. Планктон Мирового океана. М.: Наука. 320 с.
- Борисов Р.Р., Печёнкин Д.С., Кряхова Н.В., Ковачева Н.П. Личинные процессы и динамика размерно-весовых показателей у личинок камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Decapoda, Lithodidae) // Вопросы рыболовства. 2015. Т. 16, № 1. С. 71–78.
- Борисов Р.Р. 2012. Использование фото- и геотаксиса для управления пространственным распределением особей камчатского краба на ранних стадиях онтогенеза // Сбор. тез. V Всерос. конф. по поведению животных. М.: Тов. науч. изд. КМК. С. 20.
- Борисов Р.Р., Ковачева Н.П., Паршин-Чудин А.В. 2014. Управление пространственным распределением десятиногих ракообразных (отр. Decapoda) при культивировании в искусственных условиях // Рыбное хозяйство. № 3. С. 84–89.
- Борисов Р.Р., Чертопруд Е.С. 2007. Реакция хроматофоров ранних стадий развития камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на освещённость и температуру // Труды ВНИРО. Т. 147. С. 39–45.
- Виноградов Л.Г. 1946. О географическом распространении камчатского краба // Изв. ТИНРО. Т. 22. С. 195–232.
- Виноградов Л.Г. 1950. Определитель креветок, раков и крабов Дальнего Востока // Изв. ТИНРО. Т. 33. С. 179–358.
- Кобликов В.Н., Борилко О.Ю., Пономарев С.С. 2010. О росте численности синего краба (*Paralithodes platypus*) в заливе Петра Великого (Японское море) // Изв. ТИНРО. Т. 161. С. 68–78.
- Ковачева Н.П. 2006. Искусственное воспроизводство и культивирование морских и пресноводных ракообразных отряда Decapoda: Автореф. дисс. ... док. биол. наук. М. 53 с.
- Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., Печёнкин Д.С., Никонова И.Н., Чертопруд Е.С., Лузгин С.Е. 2015. Ранний онтогенез синего и камчатского крабов в искусственных и естественных условиях // Рыбное хозяйство. № 5. С. 68–75.
- Ковачева Н.П., Калинин А.В., Эпельбаум А.Б., Борисов Р.Р., Лебедев Р.О. 2005. Культивирование камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815). Часть 1. Особенности раннего онтогенеза. Бионормативы и рекомендации по искусственному воспроизводству. М.: Изд-во ВНИРО. 76 с.
- Лысенко В.Н. 2001. Особенности биологии самок синего краба *Paralithodes platypus* в северо-восточной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 128. Ч. 2. С. 523–532.
- Макаров В.В. 1941. Фауна Decapoda Берингова и Чукотского морей // Исследования дальневосточных морей СССР. М.-Л.: АН СССР. Т. 1. С. 111–163.
- Милейковский С.А. 1970. Распределение пелагических личинок донных беспозвоночных в Курило-Камчатском районе // Тр. ИО АН СССР. Т. 86. С. 117–133.
- Милейковский С.А. 1976. Типы личиночного развития морских донных беспозвоночных, их распространённость и экологическая обусловленность: критическая переоценка существующих схем // Тр. ИО АН СССР. Т. 105. С. 214–248.
- Показеев К.В., Чаплина Т.О., Чашечкин Ю.Д. 2010. Оптика океана: Учебное пособие. М.: МАКС Пресс, 216 с.
- Слизкин А.Г., Сафронов С.В. 2000. Промысловые крабы прикамчатских вод: монография. Петропавловск-Камчатский: Эко. 180 с.
- Слизкин А.Г. 1972. Экологическая характеристика берингоморской популяции синего краба (*Paralithodes platypus* Brandt, 1850) // Изв. ТИНРО. Т. 81. С. 201–208.
- Adams C.F., Paul A.J. 1999. Phototaxis and geotaxis of light-adapted zoeae of the golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae) in the laboratory // J. Crustacean Biol. V. 19. P. 106–110.
- Bigford T.E. 1979. Ontogeny of light and gravity responses in rock crab larvae (*Cancer irroratus*) // Mar. Biol. V. 52. P. 69–76.
- Borisov R.R., Kovatcheva N.P., Chertoprud E.S., Tertitskaya A.G. 2011. Phototaxis and geotaxis in the early ontogenesis of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* // Abst. of the 9th Inter. conf. and workshop on lobster biology and management, Bergen, Norway. P. 84–85.

- Daly B., Swingle J.S., Lean C. 2011. Morphometrics, fecundity, and hatch timing of blue king crabs (*Paralithodes platypus*) from the Bering Strait, Alaska, USA. // J. of Crust. Biol. V. 31, № 2. P. 304–312.
- Daly B., Swingle J.S. 2013. High-density nursery culture of recently-settled blue king crabs (*Paralithodes platypus*): Comparisons to red king crabs (*Paralithodes camtschaticus*) // Aquaculture. V. 416–417. P. 196–200.
- Epelbaum, A.B., Borisov, R.R., Kovatcheva, N.P. 2007. Ontogeny of light response in the early life history of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Anomura: Lithodidae) // Mar. and Freshw. Beh. and Phys. V. 40, № 1. P. 33–42.
- Forward Jr R.B., Costlow J.D. 1974. The ontogeny of phototaxis by larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi*. // Mar. Biol. V. 26. P. 27–33.
- Hege V., Kaartvedt S. 2006. Plasticity in coloration as an antipredator strategy among zooplankton // Limnol. Oceanogr. V. 51, № 4. P. 1931–1934
- Herring, P.J. 1996. 2002. Light, colour and vision in the ocean. in: Summerhayes, C.P. et al. Oceanography: an illustrated guide. P. 212–227.
- Johnsen S. 2005 The red and the black: bioluminescence and the color of animals in the deep sea // Integrative and Comparative Biology. V. 45. P. 234–246.
- Kovatcheva N.P., Epelbaum A.B., Kalinin A.V., Borisov R.R., Lebedev R.O. 2006. Early life history stages of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815): biology and culture. Moscow. M. VNIRO Publishing. 116 p.
- Long W.Ch., Scott B.V.S., Haaga J.A., 2015. Habitat, predation, and coexistence: Coud interactions between juvenile red and blue king crabs limit blue king crab productivity? // J. of Exper. Mar. Biol. and Ecol. V. 464. P. 58–67.
- Orsi J.J. 1986. Interaction between diel vertical migration of a mysidacean shrimp and a two-layered estuarine flow // Hydrobiologia. V. 137. P. 79–87.
- Shirley S.M., Shirley T.C. 1988. Behavior of red king crab larvae: Phototaxis, geotaxis and rheotaxis // Mar. Behav. Phys. V. 13. P. 369–388.
- Stevens B.G., Persselin S., Matweyou J. 2008. Survival of blue king crab *Paralithodes platypus* Brandt, 1850, larvae in cultivation: effects of diet, temperature and rearing density // Aquac. Res. V. 39. P. 390–397.
- Stoner A.W., Copeman L.A., Ottmar M.L. 2013. Molting, growth, and energetics of newly-settled blue king crab: Effects of temperature and comparisons with red king crab // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 442. P. 10–21.
- Sulkin S.D. 1975. The influence of light in the depth regulation of crab larvae // Biol. Bull. V. 148. P. 333–343.
- Takeuchi I. 1962. On the distribution of zoeal larvae of king crab, *Paralithodes camtschatica*, in the southeastern Bering Sea in 1960 // Bull. Hokkaido Region. Fish. Res. Lab. V. 24. P. 163–170.
- Thorson G. Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of marine bottom invertebrates // Ophelia. 1964. V. 1. P. 167–208.
- Wozniak B., Dera P.J. 2007. Light Absorption in Sea Water. N.Y.: Springer Science Business Media, LLC. 454 p.
- Zeldis J.R., Jillett J.B. 1982. Aggregation of pelagic *Munida gregaria* (Fabricius) (Decapoda, Anomura) by coastal fronts and internal waves // J. Plankton Res. V. 4. P. 839–858.

REFERENCES

- Bakanev S.V. 2003. Lichinki kamchatskogo kraba v pribrezhnyh rajonah i krupnyh zalivah Murmana [The larvae of the red king crab in the coastal areas and large bays Murman] // Kamchatskij krab v Barencevom more. Murmansk: Izd-vo PINRO. S. 78–87.
- Bogorov V.G. 1974. Plankton Mirovogo okeana. [The plankton of the oceans.] M.: Nauka. 320 s.
- Borisov R.R., Pechjonkin D.S., Krjahova N.V., Kovacheva N.P. Linochnye processy i dinamika razmerno-vesovyh pokazatelej u lichinok kamchatskogo kraba *Paralithodes camtschaticus* (Decapoda, Lithodidae) [Molting processes and dynamics of size and weight in the larvae of king crab *Paralithodes camtschaticus* (Decapoda, Lithodidae)] // Voprosy rybolovstva. 2015. T 16, № 1. S. 71–78.
- Borisov R.R. 2012. Ispol'zovanie foto- i geotaksisa dlja upravlenija prostranstvennym raspredeleniem osobej kamchatskogo kraba na rannih stadijah ontogeneza [Using photos and geotaxis to control the spatial distribution of species of red king crab in the early stages of ontogeny] // Sbor. tez. V Vseros. konf. po povedeniju zhivotnyh. M.: Tov. nauch. izd. KMK. S. 20.
- Borisov R.R., Kovacheva N.P., Parshin-Chudin A.V. 2014. Upravlenie prostranstvennym raspredeleniem desjatinogih rakoobraznyh (otr. Decapoda) pri kul'tivirovanii v iskusstvennyh uslovijah [Decapoda spacing management of the process of cultivation under artificial conditions] // Rybnoe hozjajstvo. № 3. S. 84–89.
- Borisov R.R., Chertoprud E.S. 2007. Reakcija hromatoforov rannih stadij razvitija kamchatskogo kraba (*Paralithodes camtschaticus*) na osvshennost' i temperature [Chromatophore's response to illumination and temperature in the early life history stages of the red king crab *Paralithodes camtschaticus*] // Trudy VNIRO. T. 147. S. 39–45.

- Vinogradov L.G. 1946. О географическом распространении камчатского краба [On the geographical distribution of red king crab] // Izv. TINRO. Т. 22. С. 195–232.
- Vinogradov L.G. 1950. Определитель креветок, раков и крабов Дальнего Востока [A guide to identification of shrimp, crayfish and crabs of the Far East] // Izv. TINRO. Т. 33. С. 179–358.
- Koblikov V.N., Borilko O.Ju., Ponomarev S.S. 2010. О росте численности синего краба (*Paralithodes platypus*) в заливе Петра Великого (Японское море) [On the blue crab (*Paralithodes platypus*) population development in Peter the Great Bay (Japan Sea)] // Izv. TINRO. Т. 161. 68–78.
- Kovacheva N.P. 2006. Искусственное воспроизводство и культивирование морских и пресноводных ракообразных отряда Decapoda [Artificial reproduction and cultivation of marine and freshwater crustaceans Decapoda order]: Avtoref. diss. ... dok. biol. nauk. М., 53 с.
- Kovacheva N.P., Borisov R.R., Pechenkin D.S., Nikonova I.N., Chertoprud E.S., Luzgin S.E. 2015. Ранний онтогенез синего и камчатского крабов в искусственных и естественных условиях [Early ontogenesis of king and blue crab under artificial and natural conditions] // Rybnoe hozjajstvo. № 5. С. 68–75.
- Kovacheva N.P., Kalinin A.V., Japel'baum A.B., Borisov R.R., Lebedev R.O. 2005. Культивирование камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815). Част' 1. Особенности раннего онтогенеза. Бionормативы и рекомендации по искусственному воспроизводству. [Cultivation of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) Part 1. Early ontogenesis. Biotechniques and recommendations for artificial reproduction.] М.: Izd-vo VNIRO. 76 с.
- Lysenko V.N. 2001. Особенности биологии самок синего краба *Paralithodes platypus* в северо-восточной части Охотского моря [Features of biology of female blue crab *Paralithodes platypus* in the north-eastern part of the Sea of Okhotsk] // Izv. TINRO. Т. 128. Ч. 2. С. 523–532.
- Makarov V.V. 1941. Fauna Decapoda Beringova i Chukotskogo morej [Fauna Decapoda Bering and Chukchi Seas] // Issledovanija dal'nevostochnyh morej SSSR. М.-Л.: AN SSSR. Т. 1. С. 111–163.
- Milejkovskij S.A. 1970. Распределение pelagических личинок donnyh bespozvonocnyh v Kurilo-Kamchatskom rajone [The distribution of pelagic larvae of benthic invertebrates in the Kurile-Kamchatka area] // Tr. IO AN SSSR. Т. 86. С. 117–133.
- Milejkovskij S.A. 1976. Типы личиночного развития морских donnyh bespozvonocnyh, их распространенность и jekologическая обусловленность: критическая переоценка существующих shem [Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological dependence: a critical re-evaluation of the existing schemes] // Tr. IO AN SSSR. Т. 105. С. 214–248.
- Pokazeev K.V., Chaplina T.O., Chashechkin Ju.D. 2010. Оптика океана: Учебное пособие. [Ocean Optics: Textbook.] М.: MAKS Press, 216 с.
- Slizkin A.G., Safronov S.V. Promyslovye kraby prikamchatskih vod: monografija. [Fishing crab Kamchatka waters: monograph.]. Petropavlovsk-Kamchatskij: Ekhho, 2000. 180 с.
- Slizkin A.G. 1972. Jekologическая характеристика берингоморской популяции синего краба (*Paralithodes platypus* Brandt, 1850) [Environmental characteristics of the Bering sea population of blue crab (*Paralithodes platypus* Brandt, 1850)] // Izv. TINRO. Т. 81. С. 201–208.

Поступила в редакцию 21.03.16 г.
Принята после рецензии 31.03.16 г.

Comparison of early ontogenesis in blue king crab *Paralithodes platypus* and red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Decapoda, Lithodidae)

Borisov R.R., Pechenkin D.S., Kovacheva N.P., Niconova I.N.

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI «VNIRO»), Moscow

Juveniles of blue king crab and red king crab were obtained in artificial conditions. Morphology, growth and behavior characteristics of early stages were studied. Study has found that the early stages of blue and red king crab are similar in morphology, behavior and have similar rates of growth in optimal temperature value. The difference in the larvae coloration of these two species shows that in natural environment blue king crab larvae mainly occupy less illuminated layers of water than red king crab larvae. The issue of larvae distribution due to phototaxis and geotaxis is considered in detail. It is assumed that larvae depth distribution is provided in the following way: in the absence of illumination (at night or in deep water) larvae due to negative geotaxis move from the bottom to surface, when there is an illumination gradient the motion of larvae is accelerated, at high illumination the intensity of movement is reduced. Herewith the motion in the direction of more illuminated areas in the presence of a significant illumination changes, gives rise to the local larvae movement directed to avoiding of predators. The similarity in biology of early stages of blue king crab and red king crab permit the use of biotechnology that developed for red king crab for obtaining the juveniles of blue king crab. At the same time the available technology required to be modified in accordance with the characteristics of species biology. Particular attention should be paid to the fact that the larvae and juveniles of blue king crab have more narrow temperature optimum and are sensitive to temperature rise. These results allow to develop biotechnology for obtaining blue king crab juveniles, as well as helps to identify common approaches to the development of biotechnology for closely related species.

Key words: blue king crab *Paralithodes platypus*, red king crab *Paralithodes camtschaticus*, ontogenesis, aquaculture