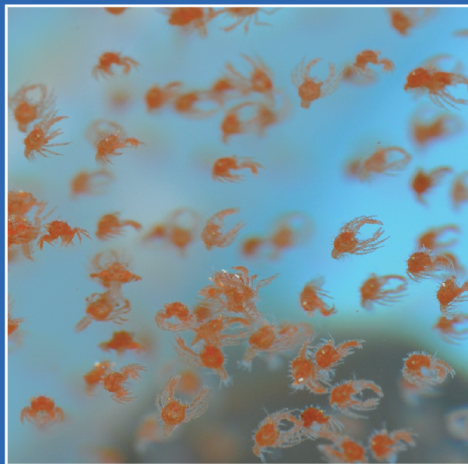
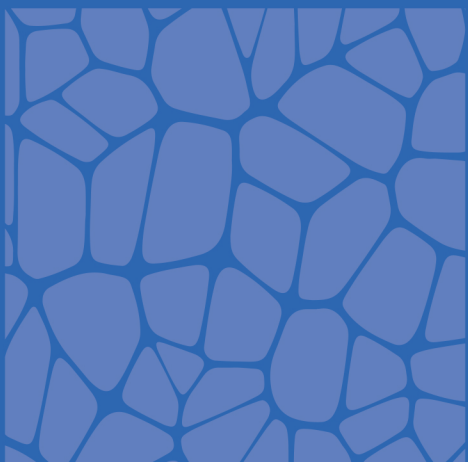
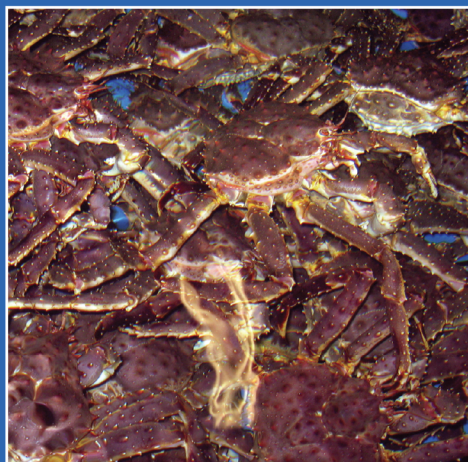
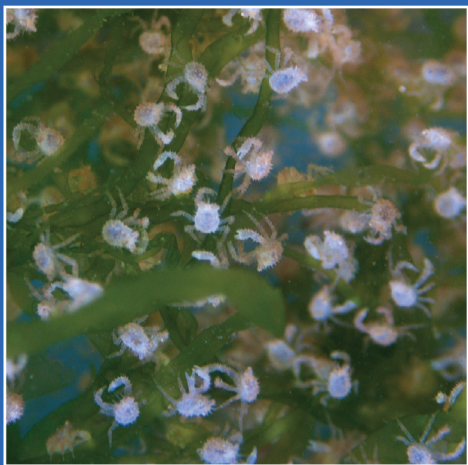


*Н.П. Ковачева, Р.Р. Борисов, А.В. Жигин, Д.С. Загорская,
И.А. Загорский, Н.В. Кряхова, Р.О. Лебедев, И.Н. Никонова
А.В. Паршин-Чудин, Д.С. Печёнкин, Д.В. Тырин, Е.С. Чертопруд*



АКВАКУЛЬТУРА КАМЧАТСКОГО КРАБА



Федеральное агентство по рыболовству

Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии



**Н.П. Ковачева, Р.Р. Борисов, А.В. Жигин,
Д.С. Загорская, И.А. Загорский, Н.В. Кряхова,
Р.О. Лебедев, И.Н. Никонова, А.В. Паршин-Чудин,
Д.С. Печёнкин, Д.В. Тырин, Е.С. Чертопруд**

АКВАКУЛЬТУРА КАМЧАТСКОГО КРАБА

Москва
2022

УДК 639.518
К56

Рецензенты:

Алексеев Дмитрий Олегович, д.б.н., ведущий научный сотрудник
отдела промысловых беспозвоночных и водорослей ФГБНУ «ВНИРО»;
Бубунец Эдуард Владимирович, д.с.-х.н., начальник отдела
рыбохозяйственной экспертизы сооружений и технологий,
оказывающих воздействие на ВБР и среду их обитания, ФГБУ «ЦУРЭН»

**Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., Жигин А.В., Загорская Д.С., Загорский И.А.,
Кряхова Н.В., Лебедев Р.О., Никонова И.Н., Паршин-Чудин А.В., Печён-
кин Д.С., Тырин Д.В., Чертопруд Е.С.**

К56 Аквакультура камчатского краба. М.: Изд-во ВНИРО, 2022. 224 с.

В книге обобщен мировой и отечественный опыт научной и практической деятельности по изучению камчатского краба. В основу легли многочисленные экспериментальные работы, проведенные с 2002 по 2020 гг. сотрудниками отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО».

Рассмотрены особенности морфологии и поведения, рост и развитие, вопросы кормления, влияния абиотических факторов, проблема борьбы с каннибализмом на разных стадиях жизненного цикла в искусственных условиях содержания.

Подробно изложена биотехника искусственного воспроизводства молоди заводским способом, дорастивания пререкрутов, содержания и транспортировки промысловых особей на дальние расстояния.

Приведены результаты исследований физиологического состояния и методов оценки жизнеспособности взрослых особей камчатского краба путем биохимических исследований, регистрации кардиоактивности, визуальной балльной оценки с учетом стадий линчного цикла.

Представлены применявшиеся технологические схемы прямоточных и замкнутых систем водоснабжения бассейнов, описаны особенности их эксплуатации.

Книга предназначена для специалистов аквакультуры, рыбохозяйственных научных и учебных учреждений, аспирантов, студентов высших учебных заведений, слушателей факультетов повышения квалификации работников агропромышленного и рыбохозяйственного комплексов (табл. 32, рис. 96, библиограф. 410).

© Н.П. Ковачева, Р.Р. Борисов,
А.В. Жигин, Д.С. Загорская,
И.А. Загорский, Н.В. Кряхова,
Р.О. Лебедев, И.Н. Никонова,
А.В. Паршин-Чудин, Д.С. Печёнкин,
Д.В. Тырин, Е.С. Чертопруд
© ФГБНУ «ВНИРО», 2022

ISBN 978-5-85382-506-2

ОГЛАВЛЕНИЕ

ОТ АВТОРОВ	5
ВВЕДЕНИЕ	7
ГЛАВА 1. История изучения, систематика и распространение камчатского краба	10
1.1. История изучения	10
1.2. Систематика и распространение	12
ГЛАВА 2. Биология камчатского краба на ранних стадиях онтогенеза.....	16
2.1. Воспроизводство	16
2.2. Эмбриональный период.....	18
2.3. Личиночный период	19
2.4. Молодь.....	33
2.5. Роль личиных процессов в онтогенезе.....	42
2.6. Динамика потребления пищи и ее связь с личиными процессами	52
2.7. Линька как фактор, определяющий динамику онтогенеза.....	56
ГЛАВА 3. Краткая история аквакультуры камчатского краба	59
3.1. Культивирование в море (в садках и на коллекторах).....	61
3.2. Искусственное воспроизводство и культивирование заводским способом	62
3.3. Содержание и дорашивание промысловых особей	66
ГЛАВА 4. Биотехника получения молоди в заводских условиях	69
4.1. Отлов и доставка икранных самок в бассейновый комплекс	74
4.2. Содержание икранных самок до начала выхода личинок из икры	79
4.3. Содержание икранных самок в период выхода личинок из икры	82

4.4. Выращивание личинок на стадиях зоза I–IV	86
4.5. Выращивание глаукотоз	100
4.6. Подращивание молоди до возраста 10–15 суток	108
4.7. Выпуск молоди в естественную среду	113
ГЛАВА 5. Физиологические аспекты содержания и транспортировки промысловых особей	121
5.1. Биохимические и гематологические методы оценки физиологического состояния	121
5.2. Оценка физиологического состояния по кардиоактивности	131
5.3. Влияние биотехнических факторов на динамику кардиоактивности	135
5.4. Потребление кислорода и выделение аммония	144
ГЛАВА 6. Биотехника содержания и транспортировки промысловых особей	147
6.1. Системы водоиспользования	147
6.2. Экспресс-метод визуальной оценки жизнеспособности по двигательным реакциям	160
6.3. Индивидуальная идентификация	163
6.4. Плотность посадки и температура содержания	166
6.5. Корма и кормление	170
6.6. Линька в искусственных условиях	179
6.7. Транспортировка	186
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	192
ЛИТЕРАТУРА	197

ОТ АВТОРОВ

Культивирование ракообразных является одним из перспективных и вместе с тем мало изученных направлений аквакультуры в России. Успех реализации его потенциала напрямую зависит от наличия качественного научного обеспечения, поддержки на государственном уровне и адекватных инвестиций на всех этапах.

Для разработки новых технологий в области аквакультуры ракообразных, а также для адаптации и усовершенствования существующих, в 2002 году во ВНИРО была создана Лаборатория воспроизводства ракообразных. На сегодняшний день круг проблем, разрабатываемых подразделением, расширился, и оно носит название отдел аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО».

На протяжении многих лет коллективом успешно реализовывались проекты по разработке перспективных направлений в области воспроизводства и выращивания морских и пресноводных ракообразных как в естественных, так и в искусственных условиях; оказание научно-методической помощи в вопросах создания и эксплуатации объектов аквакультуры по культивированию гидробионтов; организация внедрения в практику аквакультуры собственных научно-исследовательских и опытно-конструкторских разработок; и многие другие.

Одним из первых проектов в рамках осуществления отраслевой программы Федерального агентства по рыболовству стала разработка технологии искусственного воспроизводства камчатского краба с целью восстановления численности природных популяций. Данное направление продолжило активно развиваться и в совокупности со многими дополняющими и смежными исследованиями, дало основу для создания прочной научной базы развития технологий культивирования камчатского краба и других ракообразных, представленной в нашей монографии. В ее основу легли многочисленные экспериментальные работы, проведенные с 2002 по 2020 годы сотрудниками

отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО». Полученные результаты послужили основой многих публикаций в рецензируемых российских и международных научных изданиях, а так же защиты двух докторских диссертаций и четырех – на соискание ученой степени кандидата наук.

Считаем своим приятным долгом выразить искреннюю благодарность к.г.н. Б.Н. Котеневу, д.б.н. М.К. Глубоковскому за многолетнюю поддержку в процессе реализации научных программ по искусственному воспроизводству камчатского краба, за предоставленные возможности создания аквариальной ВНИРО для проведения экспериментов по разработке биотехнологий на высоком мировом уровне.

Коллектив отдела аквакультуры беспозвоночных благодарен директору ФГБНУ «ВНИРО», к.э.н. К.В. Колончину за возможность продолжения работ по аквакультуре беспозвоночных и издание этого научного труда.

Авторы искренне признательны всем сотрудникам лаборатории воспроизводства ракообразных ВНИРО: к.б.н. А.Б. Эпельбаум, к.т.н. А.В. Калинину, А.Г. Тертицкой, Р.М. Васильеву, М.Ю. Назарцевой, Л.А. Нестеровой, Е.И. Матвеевой за участие в экспериментальных работах по оптимизации биотехнологии культивирования ракообразных. Особую благодарность выражаем Свейну Руду («Norway King Crab Production AS»), Миди Дузу (ООО «Ла Маре»), В.В. Лунцевичу (ООО «Дальние Зеленцы»), С.Е. Лузгину (ООО «Бионт-К»), А.Н. Мерзлову (РК «Восход»), С.И. Масленникову (ННЦМБ ДВО РАН), С.В. Холодкевичу (ФГБУН «СПб ФИЦ РАН»), за оказанное содействие при проведении исследований по воспроизводству, содержанию и транспортировке камчатского краба. Особую благодарность хочется выразить сотрудникам ВНИРО к.б.н. Б.Г. Иванову, к.х.н. Н.В. Лапиной за совместную работу и консультации, как по биологии камчатского краба, так и по определению гидрохимических параметров среды культивирования, д.б.н. Б. Стивенсу (США, Аляска), д.б.н. С. Сийкавопиу, (Norway, IMR «NOFIMA») и проф. д.б.н. Х. Китаке (Япония) за предоставленную научную информацию.

Коллектив авторов также выражает благодарность д.б.н. Д.О. Алексееву и д.с.-х.н. Э.В. Бубунцу за ценные критические замечания и рекомендации по тексту книги.

ВВЕДЕНИЕ

В XX веке человечество столкнулось с целым рядом глобальных проблем, одной из которых является обеспечение растущего населения Земли продуктами питания на фоне ухудшения экологической обстановки и достижения предельных величин вылова разведанных водных биологических ресурсов. Это стимулировало интенсивное развитие аквакультуры. По данным ФАО мировой объем выращивания гидробионтов в 2018 году составил 82,1 млн т.

В последние два десятилетия одним из активно растущих секторов является аквакультура десятиногих ракообразных. Их доля в общем производстве мировой аквакультуры составляет около 23% [FAO Fishstat Plus, 2017]. В 2012 году производство десятиногих ракообразных методами аквакультуры превысило вылов из естественных водоемов (рис. 1.1). Разрыв продолжает увеличиваться, и в 2019 году методами аквакультуры получено 10,5 млн т десятиногих ракообразных, что на 4,7 млн т больше вылова из природных популяций [FAO Fishstat Plus, 2021].

Одним из наиболее ценных представителей десятиногих ракообразных является камчатский краб. В настоящее время промысловая эксплуатация его природных популяций ведется на устойчивой научной основе. Тем не менее, состояние запасов и климатические тренды не предполагают возможности резкого увеличения вылова в ближайшие годы. Часть популяций камчатского краба находится в депрессии.

Разработка и совершенствование методов аквакультуры камчатского краба позволят нивелировать падение численности в неблагоприятные по климато-океанологическим условиям годы, снизить промысловый пресс на естественные популяции и одновременно устойчиво обеспечить потребности рынка в ценной продукции в любое время года.

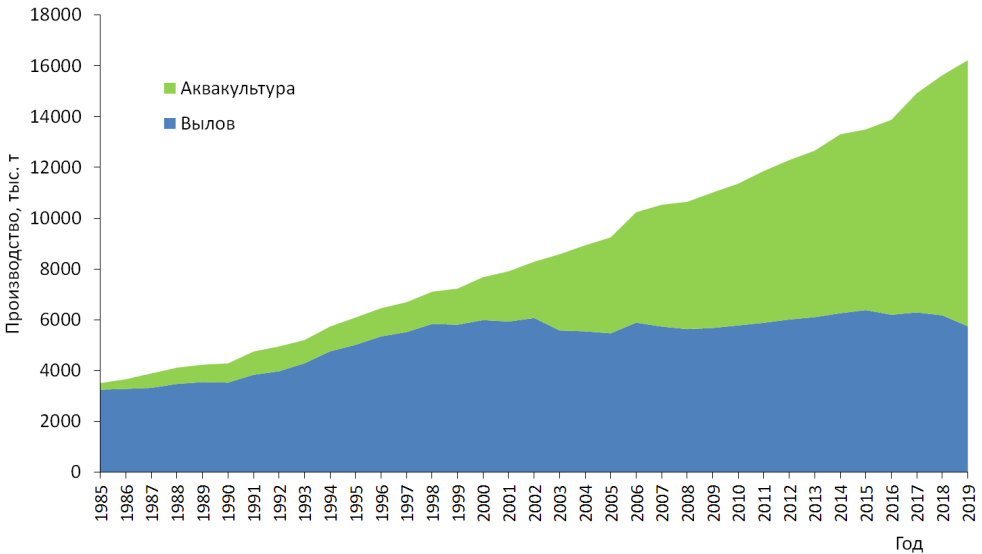


Рис. 1.1. Динамика мировых объемов вылова и аквакультуры десятиногих ракообразных [FAO Fishstat Plus, 2021]

Основной принцип разработки биотехники культивирования ракообразных заключается в максимальном приближении условий культивирования к физиологическому (но не биологическому, так как в природных условиях обитания могут никогда не реализовываться физиологически наилучшие условия, например, по питанию, температуре и др.) оптимуму при минимальных или умеренных экономических затратах с помощью эффективных технологических решений. Очевидно, что предел, до которого может быть увеличена продуктивность, зависит от биопродукционного потенциала объекта культивирования, а возможность повышения степени его реализации методами аквакультуры теоретически тем выше, чем меньше выживаемость и скорость развития особей определенного вида в природных условиях.

Биопродукционные характеристики объектов и технологичность методов выращивания доказывают, что потенциал развития аквакультуры камчатского краба, обладающего высокой плодовитостью (130–500 тыс. шт.) и отсутствием охраны потомства, начиная с личиночного периода развития, определяющим низкую выживаемость (до жизнестойкой второй стадии молоди в природе доживает менее 1 особи из 1000), достаточно высок. При этом камчатский краб обитает в наиболее холодной воде (2–13 °С), что существенно замедляет метаболиче-

ские процессы и определяет низкую скорость роста и развития. Половое созревание камчатского краба наступает лишь на 7–8 году жизни. Следовательно, в природе этот вид достаточно уязвим: на фоне низкой выживаемости, тугорослости и длинноцикловости дополнительная антропогенная нагрузка на популяции (промысел, загрязнение и др.) вызывает катастрофическое падение численности, естественное восстановление которой по тем же причинам протекает крайне медленно. Именно это определило основные направления аквакультуры камчатского краба:

- восстановление численности природных популяций за счет выращивания и выпуска в природную среду молодежи;

- повышение эффективности промыслового использования природных запасов путем:

- дорощивания некондиционных промысловых самцов,
- разработки методов транспортировки живого краба, обеспечивающих высокую выживаемость.

Огромный нереализованный в природе потенциал продуктивности камчатского краба позволяет достичь высокой эффективности вышеуказанных направлений культивирования.

Целью предпринятого исследования является создание научной основы для широкого развития искусственного воспроизводства для восстановления депрессивных запасов крабов, дорощивания некондиционных промысловых самцов, транспортировки и предпродажной передержки живого краба для обеспечения круглогодичных оптовых и розничных поставок высокоценной деликатесной продукции в живом виде в торговые сети России.

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ, СИСТЕМАТИКА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ КАМЧАТСКОГО КРАБА

1.1. История изучения

Первые сведения о камчатском крабе получил Вильгельм Готлиб Тилезиус, участник первой русской кругосветной экспедиции 1803–1806 гг. на корабле «Надежда» под руководством И.Ф. Крузенштерна. Он зарисовал и кратко описал камчатского краба в статье «О крабах Камчатки, мокрицах и низших раках», опубликованной в Записках Императорской Академии наук, изданных в Петербурге в 1815 году [цит. по Закс, 1998]. В дальнейшем, вплоть до начала XX века, литература по камчатскому крабу носит в основном описательный характер, охватывая, главным образом, систематику и зоогеографию рода *Paralithodes*, и лишь изредка содержит единичные указания на биологические особенности этого рода [Гребницкий, 1880; Bouvier, 1896; Накадзава, 1912 и др.]. В XX веке развитие промысла камчатского краба стимулировало исследование его биологии [Павлов, 2003].

На первом этапе основной упор был сделан на получение сведений, позволяющих интенсифицировать его промысел. Были найдены и освоены новые районы, изучены особенности распределения и запасы, сезонные и нерестовые миграции, личинный цикл, размерный и половой состав особей в промысловых скоплениях, а также другие особенности биологии камчатского краба [Навозов-Лавров, 1927; Ван, 1937; Виноградов, 1941 и др.].

На втором этапе основным направлением исследований стала разработка научных основ сохранения запасов. Полученные результаты позволили рекомендовать комплекс мероприятий по регулированию промысла.



Рис. 1.2. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815)

На сегодняшний день камчатский краб (рис. 1.2) является наиболее изученным из всех промысловых крабидов, его биология подробно изложена в работах Л.Г. Виноградова [1941, 1946, 1947, 1968, 1969, 1970], Л.Е. Румянцева [1945], Ю.И. Галкина [1959, 1963, 1982], М.М. Лаврентьева [1969], Р.Р. Макарова [1964, 1966], Л.Г. Виноградова, А.А. Нейман [1969], В.Е. Родина [1969, 1985], S. Matsuura с соавторами [1972], М.И. Тарвердиевой [1976], В.Я. Федосеева, В.Е. Родина [1986], А.Г. Слизкина, С.Г. Сафронова [2000], Б.Г. Иванова [2001], Камчатский краб... [2001, 2003], С.А. Кузьмина, Е.Н. Гудимовой [2002], Б.Г. Иванова, В.И. Со-

колова [2003], В.Я. Павлова [2003], В.И. Соколова, Н.П. Ковачевой [2004, 2005], Ковачевой с соавторами [2005 б и др.], В.Н. Лысенко, В.Э. Гайдаева [2005], В.Н. Лысенко [2005], М.В. Переладова [2003, 2005], Д.О. Алексеева, А.И. Буяновского, В.А. Бизикова [2017], С.И. Моисеева, С.А. Моисеевой [2019] и в публикациях других авторов.

И, наконец, третий этап представляет собой исследования в целях создания технологии искусственного воспроизводства камчатского краба [Mortensen, Damsgard, 1996; Желтоножка и др., 2000; Ковачева, 2000, 2005, 2008; П.Ю. Иванова, Н.В. Щербаковой, 2005 и др.] и последующего культивирования. Разработка технологии потребовала глубокого изучения целого комплекса проблем. При этом наибольшие сложности представляли вопросы плотности посадки и борьбы с канибализмом, определение оптимальных температурного и кислородного режимов, особенностей работы сооружений подготовки морской воды с пониженной температурой, создания специальных рецептур комбикормов, проведения лечебно-профилактических и других мероприятий, входящих в комплексное понятие «технология».

1.2. Систематика и распространение

Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) относится к отряду Decapoda, подотряду Anomura, семейству Lithodidae – крабоидов. Семейство «крабоиды» выделено Л.Г. Виноградовым для того, чтобы подчеркнуть их отличие от настоящих крабов. Настоящие крабы используют для передвижения все пять пар грудных конечностей, тогда как крабоиды передвигаются при помощи четырех пар ног, а ноги пятой пары малы, скрыты под панцирем и служат для очистки жабр [Виноградов, 1941]. Существуют и другие существенные отличия, например, асимметрия абдомена у самок.

По зоогеографической принадлежности камчатский краб является бореальным видом с широким ареалом в северной части Тихого океана.

В Северной Пацифике камчатский краб распространен вдоль азиатского побережья от восточной части Олюторского залива (Берингово море) [Иванов, 2001] и южной части Пенжинского залива (Охотское море) до восточного побережья Кореи и острова Хонсю и вдоль американского побережья от залива Нортон-Саунд до островов Королевы Шарлотты [Виноградов, 1946]. Л. Орензанц с соавторами [Orensanz et al., 1998] приводят ссылки на нахождение этого вида в Чукотском море.

В Охотском море обитают две крупные популяции краба: западно-камчатская и аяно-шантарская, в Беринговом море – бристольт-

ская, а в заливе Аляска – аляскинская популяции. Кроме них известны сравнительно малочисленные популяции: северо- и южно-приморская, западно-сахалинская, зал. Анива и зал. Терпения, южно-курильская, хоккайдская и восточно-камчатская [Родин, 1985; Левин, 2001]. Факторами, ограничивающими пространственное и батиметрическое распределение этого вида в пределах шельфа, являются рельеф дна, характер донных осадков, температура воды, качественный состав и биомасса макробентоса [Галкин, 1982; Родин, 1985; Клитин, 2003]. Продуктивность популяции зависит от многих факторов, прежде всего, от климатических, гидрологических условий и промысла. Выживаемость на ранних стадиях онтогенеза во многом определяется условиями и путями разноса личинок, которые к настоящему времени недостаточно изучены.

Х. Марукава выдвинул гипотезу, поддержанную Л.Г. Виноградовым, согласно которой центром воспроизводства западно-камчатской популяции краба является северная часть его ареала, откуда планктонные личинки сносятся течениями вдоль западного побережья Камчатки к северу, а осевшая молодь постепенно возвращается на западно-камчатский шельф [Левин, Желтоножко, 2000]. В Беринговом море массовый выход личинок из икры наблюдается в восточной части Бристольского залива, а дрейф личинок происходит с запада на восток вдоль побережья Аляски [Родин, 1985].

Основные места обитания камчатского краба располагаются в пределах шельфовой зоны и свала глубин: скалы и россыпи камней, богатые эпифауной, песчаные и песчано-илистые грунты.

Оптимальная соленость воды для обитания камчатского краба составляет 32–35 ‰, а температура – от 2 до 7 °С, однако во время сезонных и онтогенетических миграций встречается в диапазоне температур от -2 до 18 °С [Павлов, 2003].

Б.Г. Иванов, А.Н. Голиков и О.А. Скарлато предложили определять оптимальную температуру обитания вида как диапазон от зимней температуры у южной границы ареала до летней у северной, а лимитирующие значения температуры как летние на юге ареала и зимние на севере [Golikov, Skarlato, 1973; Иванов, 2001]. Так, зимой в Охотском море у западного побережья Камчатки в основном районе промысла камчатский краб встречается при температуре от -1 до +2 °С, но наибольшие уловы отмечали при температуре более 1 °С на глубине 120–200 м. Летом он держится в широком диапазоне температур – от отрицательных значений до 10 °С (наиболее часто при 3–7 °С) на глубине менее 100 м [Виноградов, 1946; Иванов, 2001]. Камчатский краб обитает также в северо-западной части Охотского моря с более низкими

температурами, но отличается тугорослостью: ширина карапакса самцов не превышает 21 см [Родин, Мясоедов, 1982]. В восточной части Берингова моря, в заливах Нортон-Саунд и Бристольском камчатский краб обитает зимой (декабрь – апрель) при температуре в среднем от -1,7 до +2,5 °С, а летом (июль – сентябрь) – при 4,0–8,5 °С [Somerton, 1985; цит. по Иванов, 2001]. У западного побережья Северной Америки (от юго-восточной части залива Аляска до Бристольского залива) наиболее многочислен камчатский краб на глубинах от 50 до 200 м [Wolotira et al., 1993].

По мнению Б.Г. Иванова [2001], судя по термопатии и распространению, камчатский краб, вероятно, может найти благоприятные условия для обитания в Северо-Восточной Атлантике от Баренцева моря до Бискайского залива, а вдоль атлантического побережья Северной Америки в водах от м. Хаттерас до Лабрадора. На возможность обитания камчатского краба в других районах Мирового океана далеко за пределами Северной Пацифики и Северной Атлантики указывал Ю.И. Орлов [1994].

В конце 20-х гг. XX века впервые возник вопрос об акклиматизации камчатского краба в Баренцевом море, а в начале 30-х гг. была начата разработка методов ее практического осуществления [Орлов, 1962]. В период с 1961 по 1969 гг. сотрудниками Центральной производственно-акклиматизационной станции Главрыбвода из Дальневосточного бассейна в Баренцево море перевезено и выпущено около 10000 экземпляров молоди и 5000 взрослых особей камчатского краба, в том числе самки с икрой [Орлов, 1994]. Начиная с 1974 года, в уловах при промысле рыбы в Баренцевом море стали попадаться единичные особи камчатского краба, а в 1994 г. начат экспериментальный лов этого вида в российских территориальных водах Северо-Восточной Атлантики [Орлов, 1995].

К настоящему времени в Баренцевом и Норвежском морях сформировалась самовоспроизводящаяся популяция камчатского краба. Ареал популяции занимает акваторию прибрежных районов от Лофотенских островов на западе до Гусиной банки на востоке Баренцева моря [Kuzmin, Olsen, 1994; Беренбойм, 2001; Кузьмин, Гудимова, 2002]. В Северном бассейне камчатский краб отмечен на глубинах до 320 м [Кузьмин, 2000].

Биогеография камчатского краба в Баренцевом море связана с зонами проникновения теплых атлантических вод. К настоящему времени воспроизводство краба происходит практически вдоль всего побережья Кольского полуострова, а самый важный район воспроизводства находится в «треугольнике» с вершинами у м. Святой Нос,

м. Канин и Горлом Белого моря. Из Варангер-фьорда и Мотовского залива личинки до Канинской банки не мигрируют, там имеется свой район воспроизводства. Там же, к северу и востоку от м. Канин нос в настоящее время краб наиболее многочислен. В связи с этим здесь располагается основной район промысла. Численность краба у Восточного побережья Кольско полуострова сейчас значительно уступает Канинскому району. Это стало следствием постепенного расширения ареала на восток. На восток краб проник, по крайней мере, до о. Колгуев.

ГЛАВА 2. БИОЛОГИЯ КАМЧАТСКОГО КРАБА НА РАННИХ СТАДИЯХ ОНТОГЕНЕЗА

2.1. Воспроизводство

Максимальная продолжительность жизни камчатского краба составляет 20–30 лет. Ширина карапакса у самок при этом может достигать 195, а у самцов 250 мм. Однако обычный размер вылавливаемых на промысле крабов по ширине карапакса составляет в среднем 160 мм, а масса – 2 кг [Орлов, Карпевич, 1999].

Половая зрелость у многих самок наступает на 7, а у самцов – на 10 году жизни [Павлов, 2003]. По оценкам разных авторов, в пределах нативного ареала камчатского краба минимальная длина карапакса половозрелой самки изменяется от 55 мм (северо-запад Охотского моря) до 112 мм (Южные Курилы). В Баренцевом море 50% самок камчатского краба созревают при достижении ширины карапакса 130,6 мм или его длины 121 мм. Среди самок с карапаксом шире 140 мм доля особей с икринками достигает 96,5–99,0%. Средние размеры самцов превышают размеры самок. Половая зрелость самцов отмечена при достижении ширины карапакса 80 мм, массовое созревание происходит при его ширине свыше 130 мм [Wallace et al., 1949; Powell, Nickerson, 1965 a; Weber, 1967; Matsuura et al., 1972; Powell et al., 1972; Macintosh et al., 1979; Somerton, 1985; Родин, Мясоедов, 1982; Кочнев, Галимзянов, 1986; Otto, 1986; Stevens, Macintosh, 1986; Hsu, 1987; Otto et al., 1990; Kruse, 1993]. В Баренцевом море созревание наступает у особей более крупных размеров по сравнению с другими районами обитания [Кузьмин и др., 2004].

Самки камчатского краба нерестятся один раз в год. По данным М. Уэллеса [Wallace et al., 1949] абсолютная плодовитость самок камчатского краба варьирует от 150 до 400 тыс. шт., по данным Г. Кру-

са [Kruse, 1993] – от 45 до 500 тыс. шт., по информации В.Е. Родина [1985] – 72–445 тыс. икринок, при средней плодовитости 206 тыс. Плодовитость самых мелких (с шириной карапакса менее 90 мм) особей составляет в среднем 32 тыс. шт. [Родин, Мясоедов, 1982]. Крупные самки с шириной карапакса более 160 мм в зависимости от района обитания имеют плодовитость от 445 до 564 тыс. икринок [Родин, 1985; Клитин, 1996а, 2002, 2003].

Особенности преднерестового и нерестового поведения камчатского краба в нативных районах обитания описаны в целом ряде работ [Закс, 1936; Виноградов, 1941; Виноградов, 1945; Иванов, 1955; Paul, Paul, 1990 и др.]. Спаривание у камчатских крабов происходит в апреле-мае после миграции на мелководные участки шельфа. В этот период группы самцов и самок подходят очень близко к берегу в более прогретые прибрежные воды (2–4 °С).

Оплодотворение у камчатского краба наружное. Перед спариванием самец удерживает самку за клешни в течение 3–7 дней (положение «рукопожатия», рис. 2.1) до тех пор, пока самка не перелиняет.



Рис. 2.1. Спаривание камчатского краба – положение «рукопожатия» (аквариальная ВНИРО)

Затем самец опутывает сперматофорной нитью плеоподы и коксоподиты ее ходильных ног. Через несколько часов самка выпускает из половых отверстий икру и фермент, при соприкосновении с которым сперматофоры распадаются, освобождая сперматозоиды. Оплодотворенная икра прикрепляется к волоскам плеоподов самки [Федосеев, Родин, 1986; Nakanishi, 1987; Федосеев, Баранова, 1996; Павлов, 2003].

Зависимости между размерами крабов в парах не обнаружено [Powell, Nickerson, 1965a; Кузьмин, Гудимова, 2002]. Один самец камчатского краба может спариваться с несколькими самками, однако эффективность каждого последующего спаривания будет меньше предыдущего. Экспериментально установлена тенденция к уменьшению доли оплодотворенных ооцитов при каждом последующем спаривании самца [Paul, Paul, 1990].

2.2. Эмбриональный период

Икринки камчатского краба прикрепляются под абдоменом самки к волоскам плеопод (рис. 2.2) за счет оболочки, которая вытягивается, образуя полые стебельки. При этом икринки не имеют физиологической связи с организмом самки – эмбрионы развиваются исключительно за счет желтка. Самки вынашивают икру до появления личинок. Крупная самка с шириной карапакса более 160 мм обычно производит от 200 до 500 тыс. икринок, средняя масса икринки – 0,7 мг.

Продолжительность эмбрионального периода у камчатского краба составляет около десяти–одиннадцати месяцев и, в первую очередь, зависит от температуры воды [Виноградов, 1941, 1968; Макаров, 1966; Shirley, Shirley, 1989; Баканев, Кузьмин, 1999; Федосеев, Григорьева, 2001; Камчатский краб в Баренцевом море..., 2001; Кузьмин, Гудимова, 2002; Матюшкин, Ушакова, 2002; Кузьмин и др., 2004]. У камчатского побережья самки вынашивают икру с середины июня до конца мая следующего года, в заливе Петра Великого – с конца апреля до конца марта – начала апреля, в Баренцевом море – с конца марта до начала апреля. Основным фактором, влияющим на выживаемость личинок, является температура воды. Подробное исследование влияния температуры на эмбриональное развитие камчатского краба проведено Т. Наканиши [Nakanishi, 1987]. А.М. Сенников и А.В. Шацкий [2002] также отмечают значимость гидрологического режима прибрежных вод для сроков и продолжительности нереста камчатского краба. По их данным в холодные годы (1998–1999 гг.) в Ура-Губе вымет презоза начинался в марте-апреле и заканчивался в июне. В условиях повышенного теплосодержания водных масс в 2000 г. он проходил в феврале – начале мая.

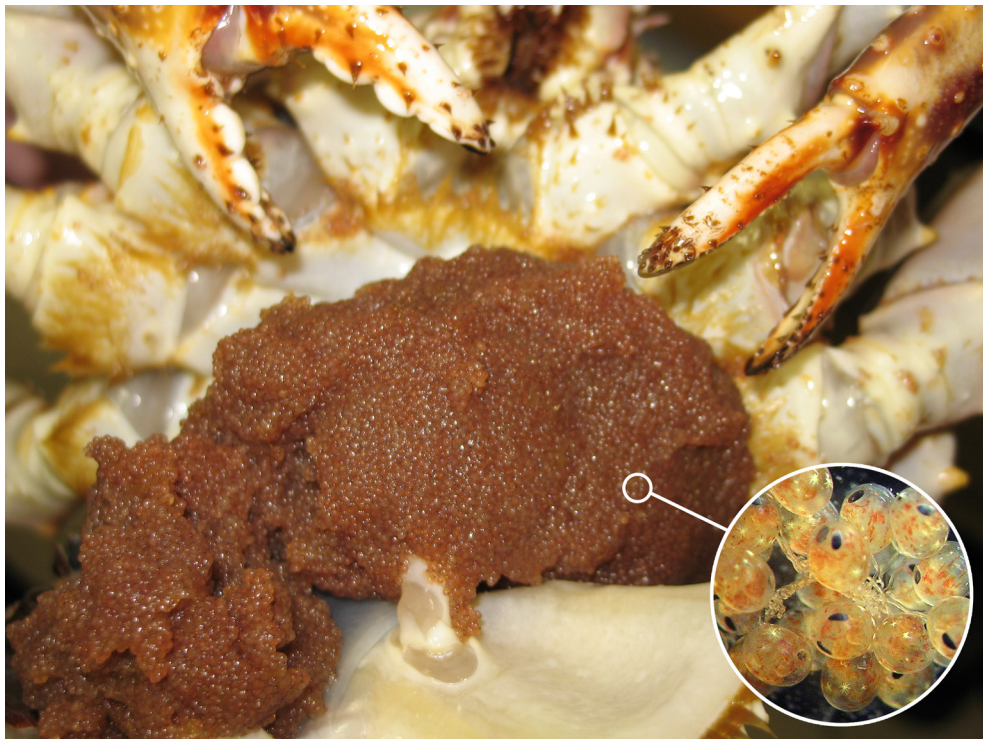


Рис. 2.2. Икринки на плеоподах самки камчатского краба

Эмбриональное развитие камчатского краба описано в работах Н. Марукава [Marukawa, 1933] и Т. Наканиши [Nakanishi, 1987]: через 4 суток после оплодотворения начинается дробление яйца на бластомеры, через 20–25 суток – стадия гастрюляции, через 35–38 суток образуется головная лопасть и закладываются торакально-абдоминальные зачатки, через 50–52 дня образуется первичный науплиус, через 100–110 дней – метанауплиус; примерно через 200 суток после оплодотворения становится хорошо виден пигмент глаза эмбриона и заканчивается развитие его внутренних органов (стадия зоза). К зиме в основном завершается формирование эмбриона и до весны он остается в латентном состоянии [Виноградов, 1941].

2.3. Личиночный период

Исследованиям личиночного периода развития камчатского краба в естественных условиях посвящен ряд работ [Marukawa, 1933; Виноградов, 1945, 1946; Takeuchi, 1962; Макаров, 1964, 1966; Клитин,

2002, 2003; Кузьмин, 2000; Матюшкин, Ушакова, 2002 и др.]. Детально изучить развитие краба на всех этапах раннего онтогенеза стало возможным только при выращивании в аквариальных условиях.

Презоза. Из икринки выходит личинка презоза, обладающая длинным абдоменом, продолговатым, округлым, гладким карапаксом, сложными фасеточными глазами и зачатками ротовых и грудных конечностей (рис. 2.3). Несмотря на то, что презоза часто не рассматривается в виде отдельной стадии личиночного развития [Williamson, 1982; Konishi, Quintana, 1987], она характерна для Anomura [Wear, 1965a, b; Pellegrini, Gamba, 1985; Saelzer et al., 1986; Борисов, Ковачева, 2003; Корниенко, 2005], так и Brachyura [Корниенко, 2004; Корниенко, 2010; Roesijadi, 1976; Campbell, Fielder, 1987; Guerao, Abello, 1996].

Нами впервые подробно описаны морфология и поведение презоза камчатского краба [Борисов, Ковачева, 2003; Борисов и др., 2016]. Презоза как чехлом покрыта тонкой оболочкой (рис. 2.3), которая неплотно прилегает на концах конечностей к телу (рис. 2.4 А-Г). Характер выростов на оболочке сильно отличается от внешнего вида конечностей и их щетиночного вооружения зоза I (рис. 2.4). На стадии презоза отсутствуют рострум и постеролатеральные шипы на 4 сомите абдомена, на карапаксе имеются дорзо-латеральные шипы (рис. 2.3). На антеннах I-II и тельсоне имеются полые перистые кутикулярные

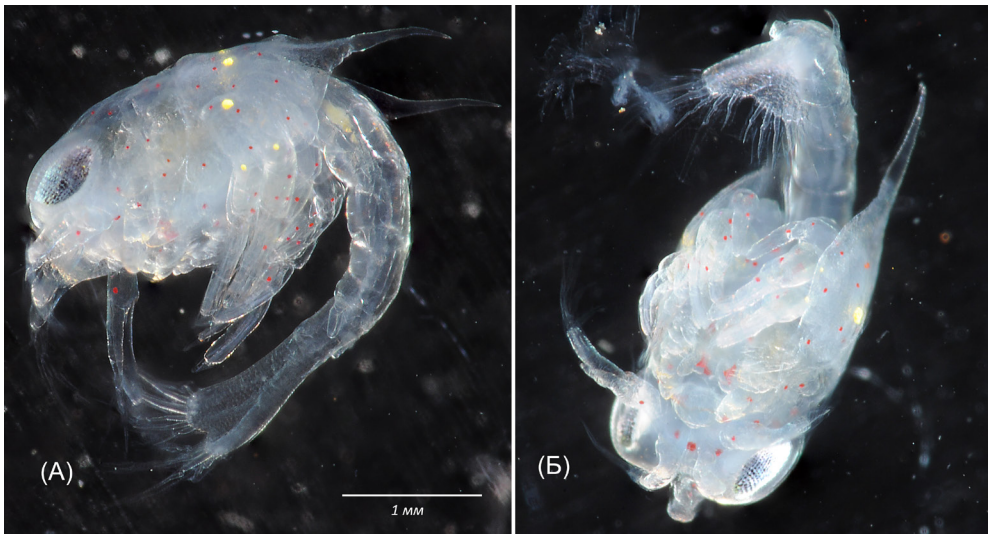


Рис. 2.3. Личинка камчатского краба на стадии презоза: латеральный (А) и вентральный (Б) виды

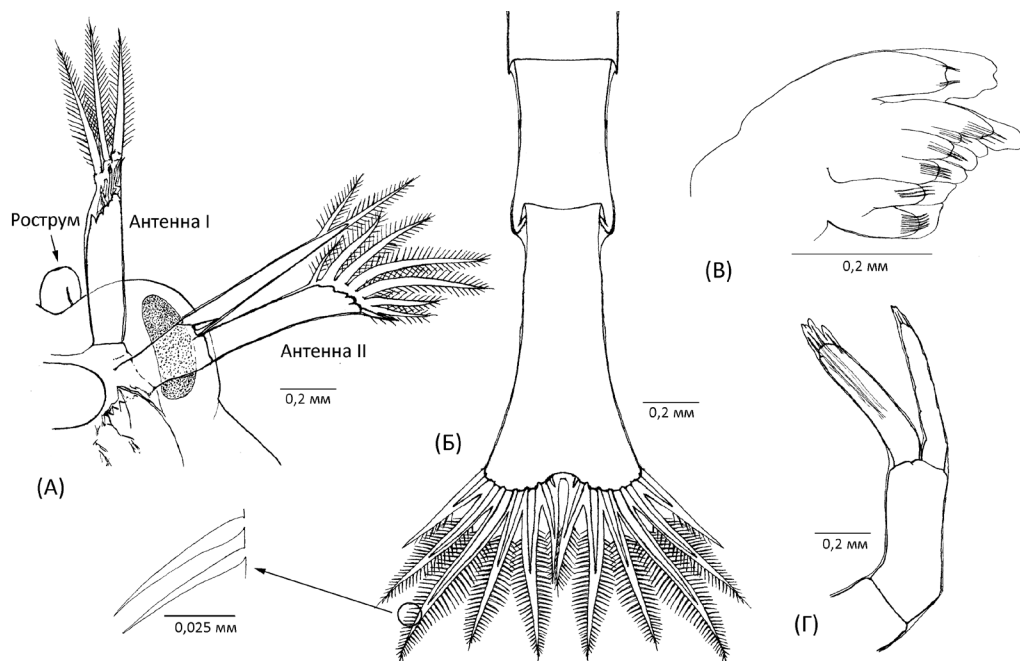


Рис. 2.4. Морфология презоэа камчатского краба: А – антенны I–II; Б – тельсон; В – максилла II; Г – максиллипед I

выросты (рис. 2.4 А, Б). Под оболочкой хорошо видны кончики сформированных, но пока еще ввернутых внутрь тела личинки щетинок (рис. 2.4 В, Г). Стенки кутикулярных выростов тонкие, как и другие части оболочки, а вторичные выросты на них полые (рис. 2.4 Б). В выросты, расположенные на тельсоне, заходят щетинки зоэа I (рис. 2.4 Б), которые составляют около половины их длины и придают им некоторую жесткость.

По нашим наблюдениям, презоэа использует тельсон и расположенные на нем кутикулярные выросты в качестве гребной лопасти. Она плавает, совершая периодические хлопающие движения брюшком. При этом кутикулярные выросты на антеннах I–II образуют подобие веера и, как парашют, замедляют погружение личинки. В аквариальных условиях презоэа поднимаются в толщу воды и движутся в направлении источников света. Можно предположить, что в естественных условиях это приводит к рассредоточению личинок от места выхода из яиц и помогает избежать хищников. Так же как и на остальных конечностях, щетинки на ротовых конечностях презоэа не расправлены (рис. 2.4 В) и презоэа не питается. Продолжительность

существования презоза очень короткая. Как правило, особь линяет на стадию зоэа I в течение нескольких минут или десятков минут после вылупления.

Зоэа. После линьки презоза превращается в личинку зоэа. Переход от презоза к зоэа сопровождается изменениями формы карапакса, разворачиванием рострума и других выростов тела, существенными изменениями морфологии конечностей, изменением способа и направления движения личинки. Зоэа имеют короткую широкую головогрудь, прикрытую карапаксом, и длинный тонкий абдомен (рис. 2.5). На переднем крае карапакса имеется рострум, на заднем крае расположены два длинных направленных назад шипа. У камчатского краба выделяют 4 стадии зоэа [Sato, Tanaka, 1949].

Зоэа I камчатского краба имеют неполный набор конечностей по сравнению со взрослыми крабами. Конечности и придатки тела на стадии зоэа представлены двумя парами антенн, верхней губой, мандибулами, парагнатами, двумя парами максилл и тремя парами максиллипед. Перейоподы на всех стадиях зоэа имеют вид нефункционирующих зачатков. На стадии зоэа III появляются уроподы, а на стадии зоэа IV – зачатки плеопод (рис. 2.6) [Sato, Tanaka, 1949]. В.С. Левин [2001] на основании данных С. Сато [Sato, 1958] и Р.Р. Макарова [1966] выделил отличительные признаки I–IV стадий зоэа камчатского краба. В данной работе мы приводим дополненную нами схему



Рис. 2.5. Плавающие зоэа II камчатского краба в выростной емкости

[Kovatcheva, Erelbaum, 2003; Ковачева и др., 2005б] для определения стадий зоэа камчатского краба (табл. 2.1), включающую щетиночное вооружение экзоподитов максиллипед третьей пары – критерий, позволяющий легко отличить зоэа I от зоэа II (рис. 2.7).

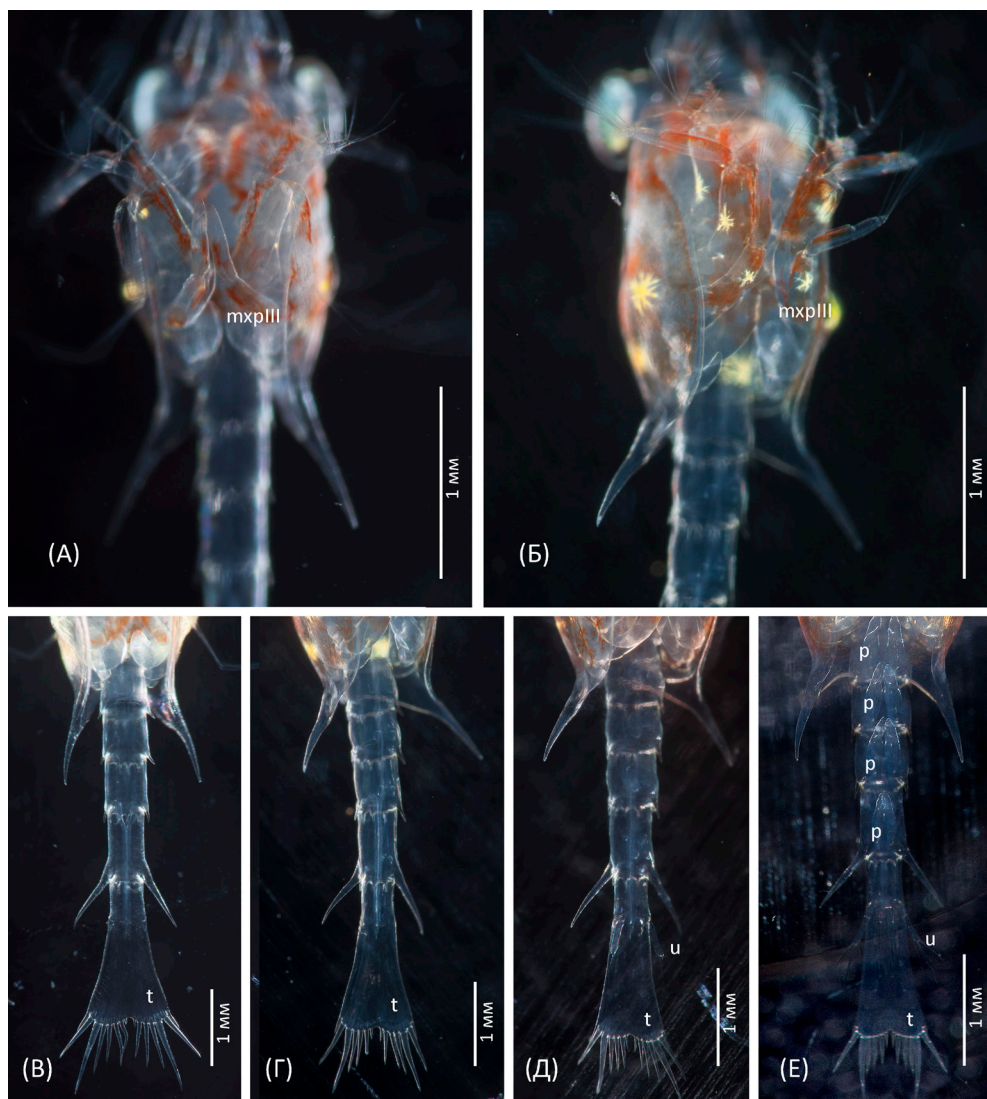


Рис. 2.6. Строение максиллипед третьей пары у зоэа I (А) и II (Б) стадий и строение abdomena у зоэа I-IV стадий (Б-Е).

Сокращения: mxpIII – максиллипед третьей; t – тельсон;

u – уropод; p – плеопод

Таблица 2.1

Отличительные признаки зоэа на I–IV стадиях развития

Стадия	Максиллипеды	Кол-во щетинок на экзоподитах максиллипед III	Плеоподы	Уроподы	Тельсон
Зоэа I	I и II развиты и функционируют, III без щетинок и не функционируют	0	нет	нет	не отделен от абдомена
Зоэа II	I–III развиты и функционируют	6	нет	нет	не отделен от абдомена
Зоэа III	I–III развиты и функционируют	8	нет	есть	отделен от абдомена
Зоэа IV	I–III развиты и функционируют	8	есть, но без щетинок и не функционируют	есть	отделен от абдомена

Несмотря на наличие четких морфологических отличий, позволяющих точно идентифицировать стадии зоэа, общая морфология частей тела и придатков, по существу, остается неизменной в течение всего личиночного периода (рис. 2.6). Происходящие в ходе личиночного развития изменения в основном касаются увеличения размера, числа конечностей и их количества щетинок. С каждой линькой личиночные придатки становятся пропорционально больше, и некоторые из них приобретают дополнительные щетинки и/или сегменты и части.

В качестве локомоторного аппарата зоэа использует экзоподиты максиллипед, перистые щетинки, на концах которых образуются гребные лопасти, вогнутые с оральной стороны. Гребной удар, создаваемый экзоподитами максиллипед, направлен вперед к роструму личинки. Работая экзоподитами (рис. 2.7), личинка плывет тельсоном вперед. Поднимаясь вверх к поверхности воды, она занимает вертикальное положение рострумом вниз. Тельсон выполняет роль руля. Направление движения личинки меняется при изменении угла наклона положения абдомена и тельсона относительно тела зоэа. Личинки могут перемещаться не только в вертикальной, но и в горизонтальной плоскости. При неподвижных экзоподитах личинка опускается вниз доральной частью карапакса.



Рис. 2.7. Работа экзоподитов максиллипод при активном движении зоэа I камчатского краба

Морфология и расположение придатков, которые могут быть вовлечены в процесс захвата и обработки пищи, показаны на рис. 2.8. Главную роль при захвате кормовых объектов играют эндоподиты максиллипод. Надо отметить, что личинки способны активно захватывать сравнимые с собой по размеру кормовые объекты. На это указывают многочисленные случаи каннибализма. Максиллы I–II участвуют в удержании, манипуляциях, продвижении пищевого объекта. Основную работу по механической обработке пищи выполняют мандибулы.

Выявленные нами функциональные особенности морфологии личинок камчатского краба были использованы при подборе величины кормовых частиц, способов кормления и конструктивных особенностей установок для культивирования [Эпельбаум, 2004; Ковачева, 2005; Ковачева и др., 2005б; Epelbaum, Kovatcheva, 2005; Kovatcheva et al., 2006; Epelbaum et al., 2006; Борисов, 2020].

Продолжительность развития зоэа камчатского краба в естественных условиях составляет от 60 до 80 суток [Takeuchi, 1962; Shirley, Shirley, 1989; Баканев, Кузьмин, 1999; Клитин, 2002, 2003 и др.]. Например, по данным А.К. Клитина [2002, 2003] в 1994 г. у западного побережья Сахалина средняя продолжительность развития личинок составила 79 ± 2 суток, для чего потребовалось 357 ± 16 градусо-дней.

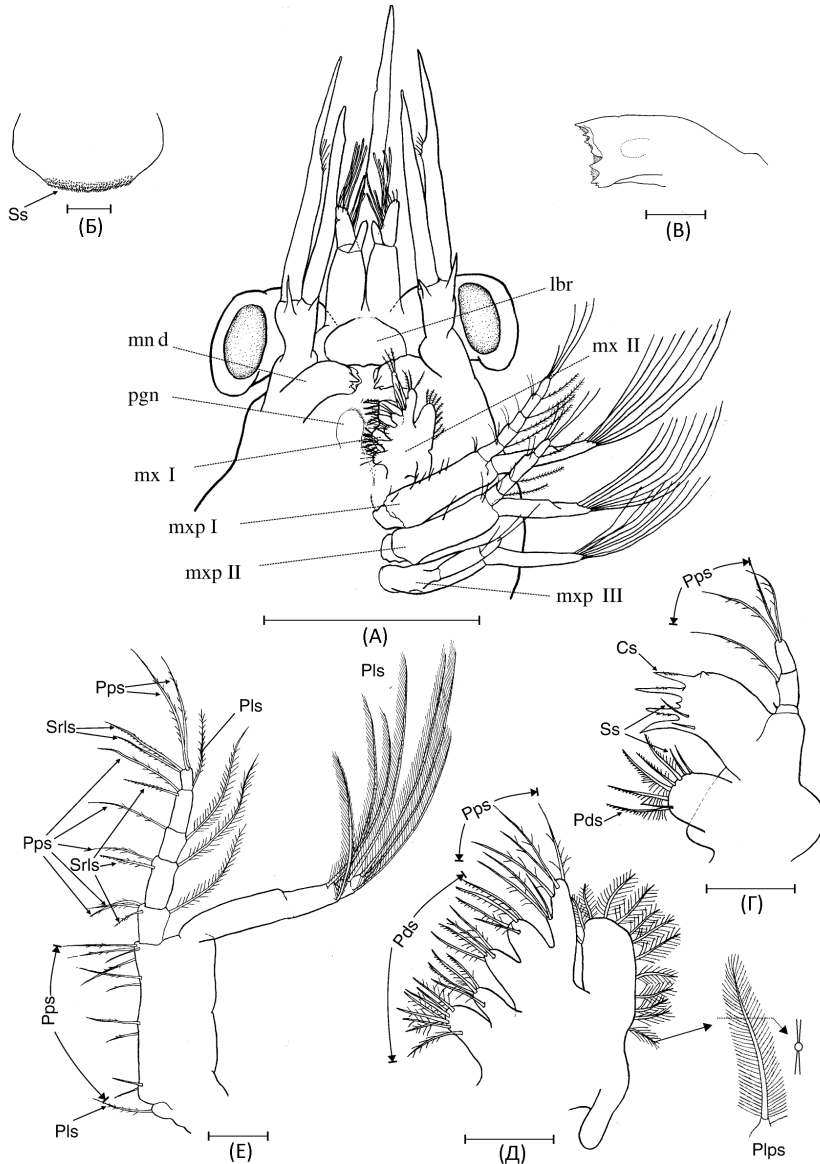


Рис. 2.8. Четвертая стадия зоэа камчатского краба: А – общий вид с вентральной стороны, показывающий расположение конечностей; Б – верхняя губа; В – мандибулы; Г – максилла 1; Д – максилла 2; Е – максиллипод I.

Шкала: А – 1 мм, Б-Е – 0,2 мм. [Erelbaum, Vorisov, 2006]

Сокращения: lbr – лабрум; mnd – мандибула; mx I – максилла I; mx II – максилла II; mxp I-III – максиллипод I-III; pgn – парагнаты; Pls – перистые (pappose) щетинки;

Pps – хохлатые (pappose) щетинки; Pds – перисто-зубчатые (plumodenticulate) щетинки; Srls – зубчатые (serrate) щетинки; Cs – остроконечные (cuspidate) щетинки; Ss – простые (simple) щетинки; Plps – хохлато-перистые (plumed-pappose) щетинки

В ходе наблюдений, выполненных в условиях аквариальной, установлено, что длительность развития личинок камчатского краба, в первую очередь, определяется температурой воды и количеством пищи [Marukawa, 1933; Shimizu, 1939; Sato, 1958; Kurata, 1960a, b; Ефимкин, Микулич, 1987; Ковачева и др., 2005б]. При низкой температуре продолжительность личиночного развития возрастает в несколько раз по сравнению с развитием при оптимальной температуре (Kurata, 1960b; Зубкова, 1964; Казаев, 1995). По нашим данным оптимальный температурный диапазон личиночного развития составляет 7–8 °С [Ковачева, 2008; Ковачева и др., 2018]. Поддержание оптимальных температур при культивировании позволило сократить время прохождения стадии зоза до 30–35 суток (табл. 2.2) [Ковачева, 2008].

Таблица 2.2

Биотехнические показатели выращивания камчатского краба
на личиночных стадиях и стадии глаукотоз

Стадия	Продолжительность стадий, сутки	Градусо-дни	Температура, °С средняя/ максимальная	Длина*/ширина** карапакса (±SD), мм
Зоза I	7–8	55	6,8/7,8	1,38±0,04
Зоза II	6–7	57	8,2/8,8	1,5±0,05
Зоза III	7–8	69	8,6/9,4	1,76±0,1
Зоза IV	7–8	80	10,0/10,8	2,0±0,12
Глаукотоз	17	168	9,9/11,1	1,78±0,13

*Длина карапакса измерена без учета длины рострума и шипов (от глазной выемки до заднего края карапакса).

**Ширина карапакса молоди.

Преимуществом видов с долгоживущей пелагической личинкой является их способность переноситься течениями далеко за пределы репродуктивной зоны, при этом от вертикального распределения личинок может зависеть скорость и направление их перемещений в водоемах [Милейковский, 1970, 1976]. Фототаксис и геотаксис являются важными элементами поведения, которые обуславливают положение и ориентацию особей в пространстве, что, в свою очередь, определяет распределение особей, направление и время миграций, выбор места обитания [Thorson, 1964; Orsi, 1986].

Имеющиеся литературные данные о распределении личинок камчатского краба указывают на то, что они преимущественно обитают в диапазоне глубин от 5 до 50 м, совершают вертикальные миграции в течение суток, однако сведения о характере миграций носят противоречивый характер [Stevens, 2014]. С. Ширли и Т. Ширли [Shirley, Shirley, 1989] в заливе Оук на Аляске отмечали личинок на глубине 10–15 м днем и в более глубоких слоях воды в ночное время. Исследования планктона в прибрежной зоне Бристольского залива [McMurray et al., 1986] показали, что максимум численности зоокамачатского краба в дневное время приходится на глубины 50–70 м, в то время как на глубинах менее 10 м личинки отсутствуют. По данным планктонных съемок, выполненных в Беринговом и Баренцевом морях, зоокамачатского краба поднимались к поверхности ночью, а днем опускались в более глубокие слои [Takeuchi, 1962; Баканев, 2003].

Выполненные нами эксперименты показали у зоокамачатского краба наличие положительного фототаксиса и отрицательного геотаксиса [Epelbaum et al., 2007a; Эпельбаум, Борисов, 2006; Борисов и др., 2014; Борисов и др., 2016]. В отсутствие освещения (ночью или находясь на глубине) личинки, руководствуясь отрицательным геотаксисом, движутся вверх (от дна к поверхности). При появлении градиента освещенности их движение ускоряется, и личинки перемещаются в более освещенные слои воды. При достижении слоев с высокой освещенностью интенсивность движения личинок снижается. Подобные циркадные ритмы позволяют зоокамачатскому крабу избежать встречи с хищниками и обеспечивают питание [Stevens, Kittaka, 1998]. Одновременно с этим зоокамачатского краба могут переноситься течениями на довольно большие расстояния, обеспечивая расселение камчатского краба [Левин, 2001].

В качестве главных лимитирующих факторов среды, определяющих численность и распространение личинок камчатского краба, Л.Г. Виноградов [1969, 1970] и В.Е. Родин [1985] указывают площадь шельфовой зоны, температуру придонного слоя воды, состояние кормовой базы. В холодные годы выход краба в прибрежную зону задерживается, поэтому выход личинок из икры происходит в мористой части шельфа на глубинах 80–120 м. В результате этого личинки появляются в районах, где отсутствуют или недостаточно развиты для них кормовые ресурсы и невозможно последующее оседание на грунт из-за больших глубин. В такие годы происходит массовая гибель личинок камчатского краба даже при условии интенсивного размножения. В умеренные или теплые годы вылупление личинок происходит в прибрежных водах на глубинах 30–50 м. В эти годы выживаемость

личинок, как правило, хорошая [Милейковский, 1970, 1976; Родин, Лаврентьев, 1974; Галкин, 1982].

При неблагоприятных условиях среды смертность зоза I может достигать 93,5% [Maquawa, 1933]. При прохождении каждой последующей стадии развития численность личинок снижается на порядок [Maquawa, 1933; Левин, 2001; Камчатский краб..., 2003; Клитин, 2003]. Одна из основных причин уменьшения численности поколения в личиночный период развития десятиногих ракообразных заключается в прессе планктонофагов [Макаров, 1966; Левин, 2001]. По данным М.В. Ушаковой [2001] главным потребителем личинок камчатского краба на западной акватории Кольского полуострова являются мелкая треска *Gadus morhua morhua* и сайда *Pollachius virens*. Для районов Дальнего Востока Р.Р. Макаров [1966] отмечает наиболее частое нахождение личинок камчатского краба в желудках минтая *Theragra chalcogramma* и морских лисичек (сем. Agonidae). В. Веспестад с соавторами [Wespestad et al., 1994] считает, что массовое выедание личинок камчатского краба неркой *Oncorhynchus nerka* было одной из причин резкого снижения численности популяции краба восточной части Берингова моря в начале 80-х гг. прошлого столетия. Это определяет личиночный период, как наиболее уязвимый в развитии камчатского краба [Макаров, 1966; Nakanishi, 1987; Ковачева, 2002б]. Использование методов аквакультуры позволяет за счет отсутствия прессы хищников существенно повысить выживаемость на личиночных стадиях.

Декаподит или глаукотоз. Для обозначения последней личиночной стадии, предшествующей метаморфозу на первую стадию молоди, А. Кестнер [Kaestner 1980] предложил использовать термин «декаподит», чтобы заменить неудачный, непоследовательно используемый термин «постличинка». Эта концепция была поддержана и использовалась в ряде обзоров по личиночному развитию десятиногих ракообразных [Felder et al., 1985; Anger, 2001], хотя и не является до сих пор общепринятой. Декаподитная фаза характеризуется наличием конечностей абдомена – плеопод, задействованных для плавания. В этот период все головные и передние грудные придатки (максиллипеды) модифицируются для выполнения новых функций. В качестве альтернативы термину «декаподит» Д. Уильямсон [Williamson, 1969; 1982] предложил термин «мегалоп». Обычно термин «мегалоп» применяется для крабов инфраотряда Brachyura. Сходная история наблюдается для термина «глаукотоз», который, как правило, используется применительно к представителям инфраотряда Anomura.

У камчатского краба переход на стадию глаукотоз сопровождается существенными изменениями морфологии, затрагивающими

в той или иной степени большинство конечностей особи. Глаукотоз (рис. 2.9 А) внешне напоминает молодь краба, имеет развитые переоподы, в том числе, первая пара имеет развитые клешни (рис. 2.9 К), а пятая модифицирована для чистки жабр (рис. 2.9 М). Плавательный аппарат представлен хорошо развитыми плеоподами (рис. 2.9 О), поэтому, в отличие от зоэа, глаукотоз плавает рострумом вперед. Экзоподиты максиллипед сохраняются, но утрачивают локомоторную функцию. Карапакс глаукотоз покрыт шипами и отличается от карапакса взрослого краба тем, что имеет более выпуклую форму; абдомен остается длинным, как у личинки, не подогнут под карапакс.

До начала двухтысячных годов литературные данные относительно питания глаукотоз камчатского краба были сравнительно немногочисленны и противоречивы. Некоторые исследователи описывали глаукотоз как питающуюся стадию развития [Hoffman, 1968; Nakanishi, 1987; Левин, 2001]. Кроме того, в литературе упоминаются якобы случаи каннибализма на стадии глаукотоз [Nakanishi, 1987; Левин, 2001]. Однако существовали литературные данные и в пользу того, что глаукотоз камчатского краба, также как и глаукотоз некоторых других крабидов, не питается. На это указывали редукция конечностей пищеводобывательного аппарата [Sato, Tanaka, 1949; Abrunhosa, Kittaka, 1997a] и наблюдения в аквариальных условиях (Abrunhosa, Kittaka, 1997a, б). Ряд наших исследований однозначно подтвердили, что глаукотоз камчатского краба является непитающейся стадией [Ковачева, 2002б; Эпельбаум, 2002; Epelbaum, Borisov, 2006; Epelbaum et al., 2006]. При содержании без пищи они благополучно проходили через процесс линьки и превращались в молодь (Ковачева, 2002а; Эпельбаум, 2002, 2004; Ковачева и др., 2005б; Epelbaum et al., 2006). Морфологический анализ пищеводобывательного аппарата подтвердил, что мандибулы и максиллипеды не приспособлены для обработки пищи. Так, конечности глаукотоз малы, их щетиночное вооружение недостаточно развито и малопригодно для обработки пищи (рис. 2.9 Г-О) [Эпельбаум, 2002, 2004; Epelbaum et al., 2006]. Анализ строения пищеварительной системы глаукотоз и сравнение ее с пищеварительной системой нормально питающейся зоэа также свидетельствует в пользу того, что она не питается. В желудке глаукотоз не только нет хитиновых пластинок и зубцов желудочной мельницы, но слабо развит фильтрационный пресс, практически отсутствуют щетинки, выросты гепатопанкреаса и дивертикулы средней кишки значительно меньше по размеру, что свидетельствует в пользу эндогенного питания.

В клетках эпителия пищеварительной железы и дивертикулов средней кишки на стадии зоэа IV имеются липидные капли [Abrunhosa,

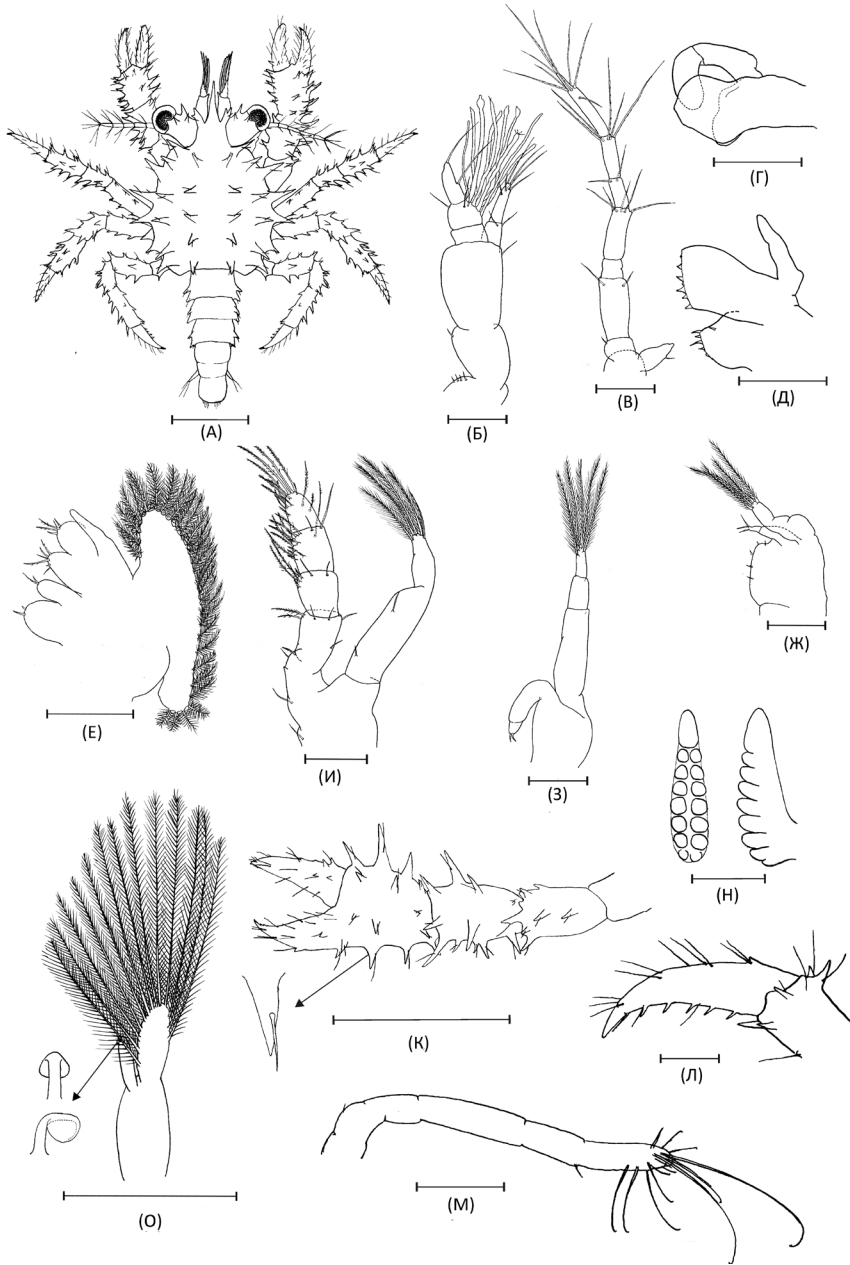


Рис. 2.9. Морфология глаукотоз: А – общий вид; Б – антенна I; В – антенна II; Г – мандибула; Д – максилла I; Е – максилла II; Ж – максиллипед I; З – максиллипед II; И – максиллипед III; К – клешненоносный переопод; Л – дактилус переопода II; М – переопод V; Н – жабры; О – плеопод (масштаб: А, К, О – 1 мм, Б-И, Л-Н – 0,2 мм)

Kittaka, 1997б; Ковачева, 2002б; Эпельбаум, 2002, 2004 и др.]. Предположительно именно они служат источником энергии глаукотоз. Таким образом, развитие глаукотоз происходит за счет энергетических ресурсов, накопленных на стадии зоза [Эпельбаум, 2002; Epelbaum, Borisov, 2006]. При этом отмечено замедление обмена веществ, о чем свидетельствует резкое снижение потребления кислорода, начиная с последней стадии зоза и до первой стадии молоди [Nakanishi, 1987; Эпельбаум, 2002, 2004], а также существенное снижение выделения аммонийного азота [Шакула и др., 2008].

Каково же приспособительное значение отсутствия питания у крабов сем. Lithodidae на стадии глаукотоз? Основная функция глаукотоз – поиск микробиотопа, который сможет обеспечить будущую молодь защитой и питанием [Freese, Babcock, 1989; Stevens, Kittaka, 1998]. Для глаукотоз характерно наличие тонких сенсилл на всех шипах карапакса и переюпод (см. рис. 2.9 А, Ж) и даже на шипиках глаз. Они, связанные с сенсорными окончаниями, имеются у многих артропод и являются единственным местом контакта эпителиальных слоев с внешней средой [Shelton, Laverack, 1970]. По-видимому, эти сенсиллы являются механо- и хеморецепторами и у глаукотоз играют важную роль при выборе субстрата для оседания. Можно предположить, что отсутствие питания на этой стадии является своеобразным приспособлением: отпадает необходимость в поиске пищи, что делает любую особь более пластичной при поиске условий для оседания. Глаукотоз может продолжать вести планктонный образ жизни или немедленно осесть при обнаружении подходящего микробиотопа [Strathman, 1985]. По-видимому, подобная пластичность при микрорасселении особенно важна для камчатского краба, так как он имеет широкий ареал географического распространения, но не на всем его протяжении встречаются подходящие для развития ювенильных особей субстраты и биотопы.

В наших экспериментах общая продолжительность периода глаукотоз при температуре 10–11 °С составляла 18–20 суток (177,7–200,0 градусо-дней). Близкие результаты получены Т. Наканиши с соавторами [Nakanishi et al., 1974]: 22 суток (204,6 градусо-дней) при температуре воды 9,3 °С.

В начале стадии в течение дня глаукотоз плавают в толще воды, а к вечеру опускаются на дно и удерживаются клешненосными переюподами на частичках субстрата [Борисов и др., 2012]. Некоторые глаукотоз практически не меняют своего местоположения в течение всего послеличиночного периода [Ковачева и др., 2005б; Kovatcheva et al., 2006; Epelbaum et al., 2007b].

Переход от планктонного образа жизни к бентосному связан с глубокими физиологическими и морфологическими трансформациями, что сопровождается повышенной смертностью при линьке с глаукотоз на молодь [Stevens, Kittaka, 1998; Ковачева, 2002б].

2.4. Молодь

После линьки глаукотоз превращается в ювенильную особь (молодь), происходит переход к бентосному образу жизни (рис. 2.10).



Рис. 2.10. Молодь первой стадии камчатского краба

Переход на стадию молодки сопровождается рядом изменений в морфологии [Erelbaum et al., 2006]. Плеоподы редуцируются, abdomen подгибается под головогрудь, вторая-третья пара переопод начинают функционировать для хождения по дну, покровы кальцифицируются и становятся непрозрачными. Ротовые конечности, сильно редуцированные на стадии глаукотоз, приобретают хорошо развитое щетиночное вооружение и в целом соответствуют строению конечностей взрослых особей (рис. 2.11). Молодь начинает питаться.

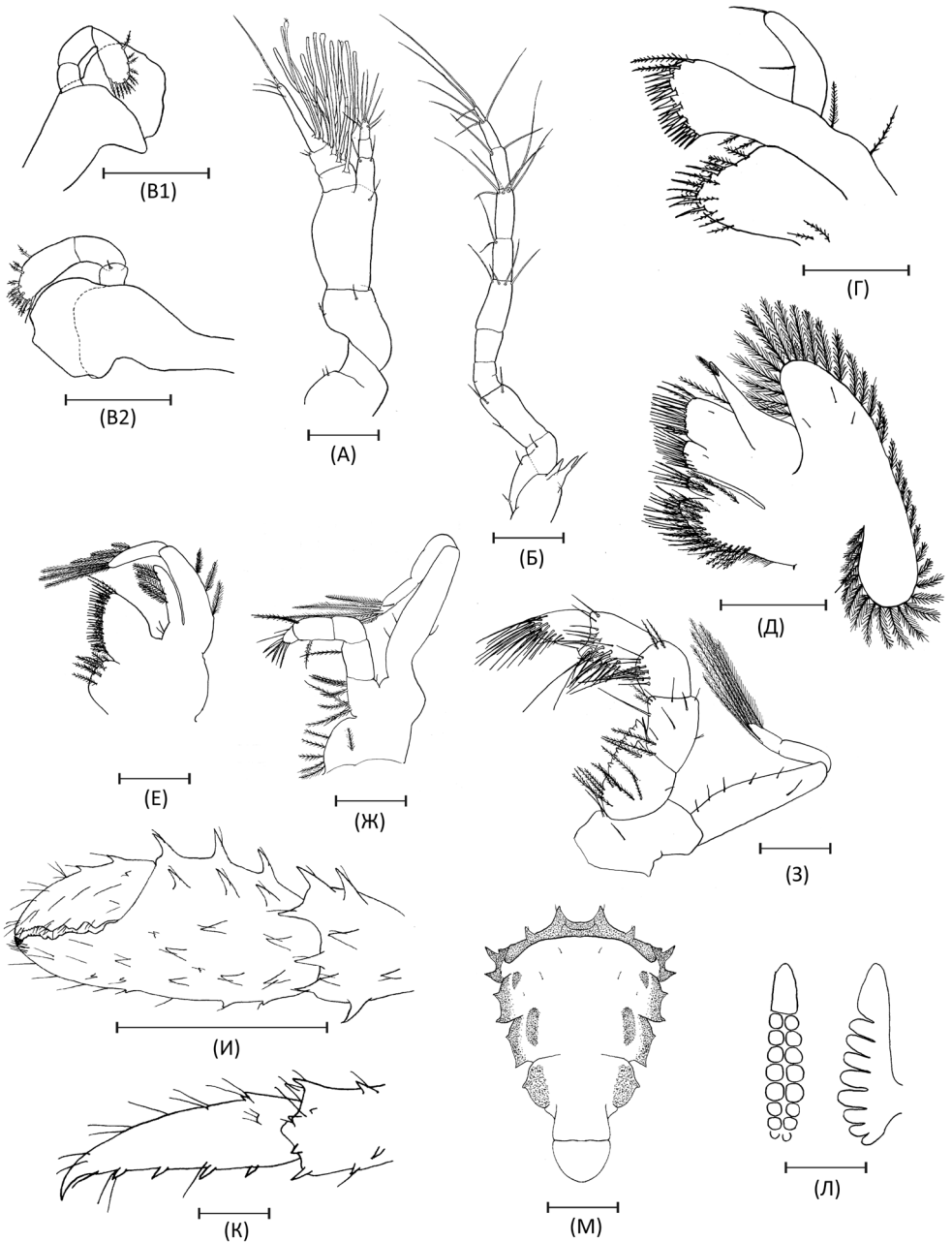


Рис. 2.11. Морфология молоди первой стадии: А - антенна I, Б - антенна II, В - мандибула, Г- максилла I, Д - максилла II, Е - максиллипед I, Ж - максиллипед II, З - максиллипед III, И - клешненосный переопод, К - дактилус переопода II, Л - жабры, М - abdomen (масштаб: А-З, И-М - 0,2 мм, К - 0,2 мм)

Сразу после окончания метаморфоза размеры молоди составляют 1,9–2,0 мм. В первый год жизни (исключая личиночный период) камчатский краб линяет 7–9 раз, во второй – 6–7 раз, третий 4–5 раз, четвертый – 2–3 раза, от 4 до 10 лет – по 2 раза ежегодно, далее – 1 раз в год [Nakazava, 2012; Виноградов, 1941; Stevens, 2014].

Скорость роста молоди зависит от температуры воды [Казаев, 1995]. По данным В.Я. Федосеева и Н.И. Григорьевой [2001a] в заливе Посъет в сентябре-октябре размеры молоди первого года составляют 6,0–7,3 мм, а в холодные годы – 5,5 мм. У берегов Камчатки, где вода значительно холоднее, чем в заливе Посъет, по данным М.И. Тарвердиевой (1974) сеголетки камчатского краба имеют размеры 2,0–5,0 мм.

Ширина карапакса молоди в Японском море через год после выхода из икринки достигает 7,0–8,5 мм [Marukawa, 1933; Виноградов, 1968]. Выращивание молоди камчатского краба на коллекторах в Приморье показало, что во второй половине первого года жизни ширина карапакса молоди достигает 7 мм, второго года – 24 мм, третьего – 32 мм [Федосеев, Григорьева, 1999a]. Сходные данные были получены нами при исследовании на протяжении 500 суток роста молоди, полученной в искусственных условиях и выпущенной в садки, расположенные в естественной среде [Ковачева и др., 2017]. Ширина карапакса молоди за период с мая 2015 по октябрь 2016 гг. увеличилась в 7–8 раз (рис. 2.12, 2.13).

Есть данные, что в зимний период в Баренцевом море (губы Ура и Кислая) рост и развитие молоди сильно замедляются или даже полностью прекращаются [Матюшкин, 2000; Камчатский краб..., 2001]. Аналогичные факты остановки роста молоди в зимний период отмечены в Японском море [Казаев, 1995].

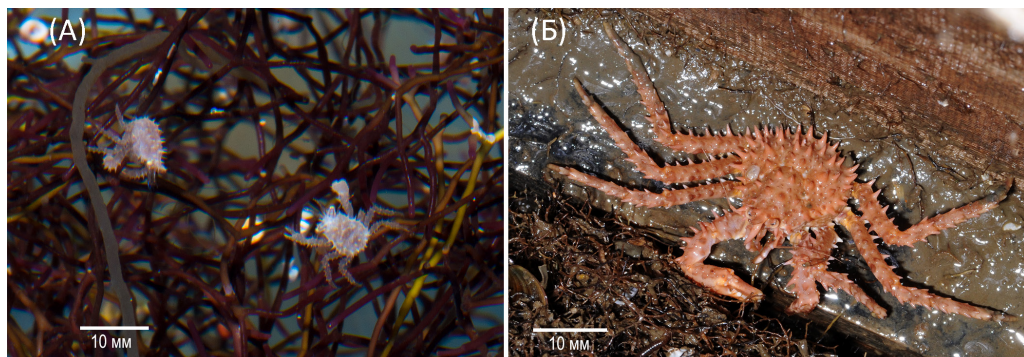


Рис. 2.12. Молодь камчатского краба: А – перед размещением в садки (молодь первой стадии); Б – через 500 суток (Приморье, залив Славянка Японского моря)

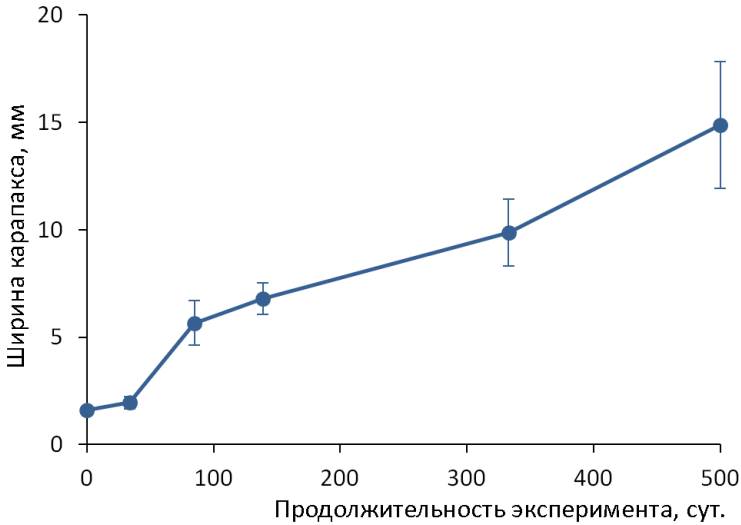


Рис. 2.13. Ширина карапакса молоди *Paralithodes camtschaticus* в садках (Приморье, залив Славянка Японского моря) в период с мая 2015 по октябрь 2016 гг.

У молоди состав конечностей и их функции больше не претерпевают существенных модификаций. Однако наблюдаются изменения в морфологии молоди. Между ранней молодью и взрослыми особями имеются существенные различия в пропорциях различных частей тела, окраске, скульптуре покровов и т.д. (рис. 2.14) [Борисов, 2004; Kovatcheva et al., 2006; Павлов, 2007].

Выполненные нами исследования позволили описать изменения, происходящие во внешней морфологии молоди в первые два года жизни, и выделить критерии, позволяющие идентифицировать первые стадии молоди [Борисов, 2004; Kovatcheva et al., 2006]. На первой стадии молодь имеет вытянутую грушевидную форму карапакса, практически каждый шип карапакса молоди несет сенсиллу, выполняющую, по-видимому, рецепторную функцию (рис. 2.15 А, Е). На абдомене могут располагаться в разной степени редуцированные плеоподы, которые полностью исчезают на второй стадии. Молодь первой и второй стадий отличается числом шипов, расположенных на заднем крае карапакса (рис. 2.15 А, Б). Молодь первой стадии имеет на этом участке карапакса не более 5 шипов, между которыми после линьки на вторую стадию появляются 2–4 шипа меньшего размера. Начиная с третьей стадии (рис. 2.15 В), изменения, происходящие во внешней морфологии молоди, уже имеют существенную индивидуальную из-



Рис. 2.14. Изменение внешнего вида особи и скульптуры карапакса у камчатского краба в процессе развития: А – молодь первой стадии (ШК 1,8 мм); Б – молодь в возрасте 7 месяцев с момента выхода из яйца (ШК 12 мм); В – взрослая особь (ШК 210 мм)

менчивость, что затрудняет выделение признаков для точного определения стадии.

После нескольких линек многие шипы карапакса молоди теряют свою остроту. Количество сенсилл на них увеличивается, а на их месте появляются зарубки (рис. 2.15 Ж). У взрослых особей шипы карапакса вновь становятся острыми. В отличие от молоди, их вершины сильно склеротизированы и практически лишены сенсилл, которые расположены несколько ниже (рис. 2.14 В). По мере роста особи бранхиальные отделы карапакса разрастаются [Павлов, 2007] и ширина карапакса становится больше его длины (рис. 2.14). Относительные размеры рострума существенно уменьшаются, а некоторые его элементы (шипы) постепенно сливаются вместе (рис. 2.15 Г, Д). Половую принадлежность молоди становится возможным определить по форме склеритов брюшка после 2–4 линек с момента перехода со стадии глаукотоэ. В это время у самок появляются зачатки плеопод.

В течение первых трех-четырех лет молодь обитает в убежищах на мелководье (от литорали до глубины 100–150 м), преимуществен-

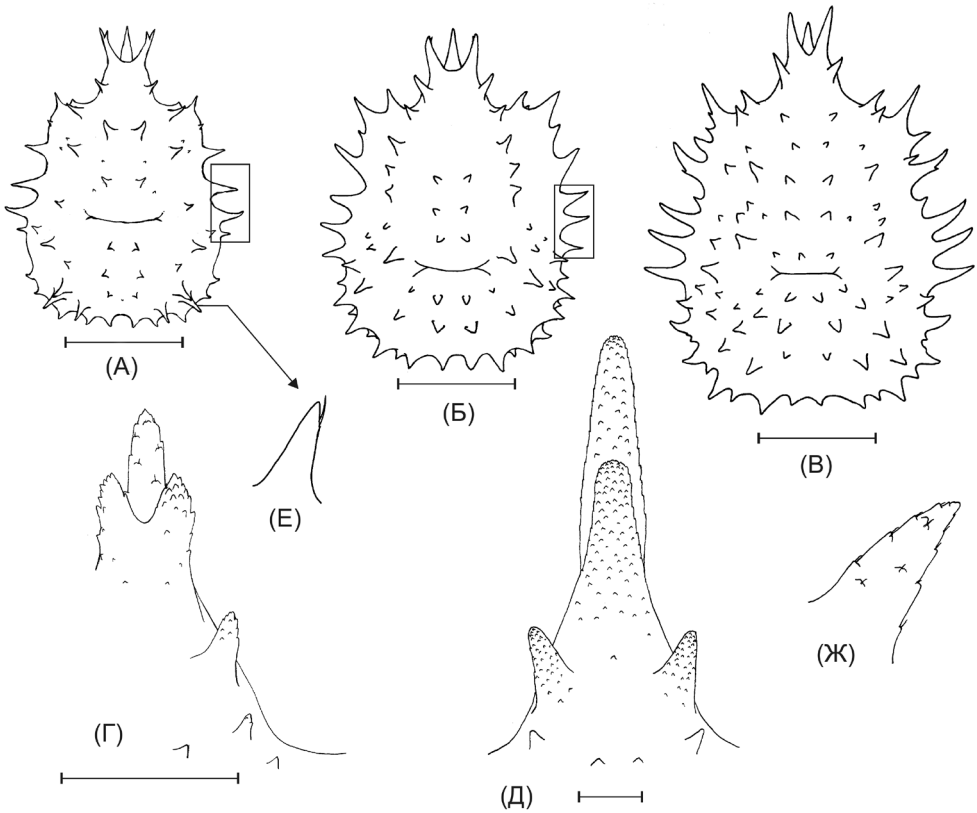


Рис. 2.15. Молодь камчатского краба. Карапаксы молоди первой (А), второй (Б) и третьей (В) стадий; форма рostrума молоди в 1,5 (Г) и 2,5 (Д) года, молоди первой (Е) и второго года жизни (Ж). Масштаб: 0,5 мм

но среди зарослей гидроидов и водорослей, образуя плотные поселения, причем, на одной территории одновременно могут обитать особи разных возрастов [Переладов, 2003]. Фактически ранняя молодь камчатского краба населяет те же биотопы, что и молодь десятиногих ракообразных многих других видов [Кузнецов, 1964]. Распределение возрастных групп в биоценозах во многом зависит от сезона, что в свою очередь определяется как гидрологическими факторами, так и кормовой базой [Соколов, Милютин, 2004]. В летнее время в ходе водолазных исследований в прибрежной зоне Баренцева моря молодь камчатского краба была обнаружена практически на всех глубинах, начиная от уреза воды до глубины 40–60 метров [Соколов, 2003; Соколов, Штрик, 2003; Переладов, 2003, 2005].

У западного побережья Камчатки, по данным М.И. Тарвердиевой [1974], ранняя молодь камчатского краба, в том числе сеголетки, встречается на глубине 10–50 м. Эта зона характеризуется обильным развитием организмов эпифауны и фитобентоса и, очевидно, наиболее подходит для обитания молоди [Виноградов, 1941; Масленников, Кашин, Левин, 1999]. Места с мягкими грунтами считаются непригодными для обитания молоди камчатского краба [Клитин, Низяев, 1999; Loher, Armstrong, 2000]. Излюбленными местами ее обитания являются заросли макрофитов: в литоральной зоне – это пояс фукоидов; в сублиторали – ламинариевые водоросли, десмарестия и биоценоз литотамниона. Именно на эти участки приходится почти 90% всей выловленной молоди, в том числе 75% на участках литотамнионовых грунтов. Талломы известковой водоросли литотамнион представляют собой идеальное укрытие для молоди, которая благодаря своей окраске и форме почти неразличима на их фоне [Матюшкин, 2002].

Сеголетки камчатского краба встречаются преимущественно на субстратах, покрытых губками, мшанками, гидроидами и оболочниками [Stevens et al., 2001], а также вместе с морскими звездами [Dew, 1990], и часто оседают на искусственные коллекторы, покрытые гидроидами [Donaldson et al., 1991; Blau, Byersdorfer, 1994]. На юго-востоке Аляски молодь камчатского краба обнаружена в сублиторальной зоне среди гальки и изредка среди гидроидов, прикрепленных к докам. В Баренцевом море (Ура-Губа) сеголетки и особи в возрасте около 1 года отмечены преимущественно на глубине 0–15 м [Сенников, Матюшкин, 1996; Матюшкин, 2001] в реофильных сообществах известковых *Lithothamnion* и ламинариевых водорослей. Остальная молодь, пойманная на глубине 20–25 м, размерами 10–27 мм (в среднем 17,8 мм), имела возраст 1+ и 2+. По данным М.В. Переладова [2005] в прибрежной зоне Варангер-фьорда молодь размером от 1,5 до 5,0 мм ширины карапакса отмечена в диапазоне глубин от 13 до 22 м в сообществах красных водорослей и обрывках талломов десмарестии; годовики с шириной карапакса 10–15 мм – от уреза воды до 50 м в сообществах офиур, мидий, модиол, гребешков, морских ежей, балянусов.

По достижении возраста трех лет размера в 3–4 см молодь покидает биотопы на мелководье и начинает мигрировать [Левин, 2001; Павлов, 2003]. В это время для них характерно образование плотных скоплений (podding behavior) [Dew, 1990; Павлов, 2003; Переладов, 2003]. Предположительная роль скоплений – защита от хищников [Dew, 1990]. В возрасте 6–7 лет молодые особи камчатско-

го краба имеют ширину карапакса около 7 см. Примерно на таком размерно-возрастном рубеже у камчатских крабов меняется характер поведения [Родин, 1985], и они начинают мигрировать, подобно взрослым особям, на открытых участках морского дна. В течение последующих 2–3 лет они достигают промыслового размера (ширина карапакса >15 см).

Пищеварительная система молодежи близка по строению к пищеварительной системе взрослых крабов [Abrunhosa, Kittaka, 1997a; Левин, 2001]. Желудок имеет сложное строение и разделен на кардиальную и пилорическую части. В его кардиальной части имеются хитиновые пластинки и зубцы желудочной мельницы, позволяющие крабу перемалывать крупные куски пищи.

В ходе исследования питания молодежи в тихоокеанском регионе М.И. Тарвердиева [1974] пришла к выводу, что в состав пищи молодежи камчатского краба входит бентос всех основных групп, но главным образом, офиуры, губки, двустворчатые моллюски, полихеты и балянусы. С возрастом пищевой спектр расширяется. По данным К. Дью [Dew, 1990] молодь крабов, агрегированная в поддинги, у берегов Аляски питается в основном морскими звездами (*Evasterias troschelii*) и макрофитами (*Laminaria sp.* и *Ulva sp.*).

Питание сеголеток, одно- и двухгодовиков в Баренцевом море изучалось в основном на примере камчатских крабов из Ура Губы. Пища молодежи в районе исследований включала представителей донной фауны, фитобентоса, детрита и различные органические остатки. Среди бентосных организмов наиболее часто встречались фораминиферы, моллюски и иглокожие; среди водорослей: бурые, красные и зеленые. У сеголеток одним из основных компонентов питания был детрит [Матюшкин, 2001]. Отмечено, что в предлиночном состоянии крабами потребляются, в первую очередь, объекты с высоким содержанием кальция, такие как моллюски и иглокожие [Логвинович, 1945]. В пище молодежи камчатского краба в большей степени, чем у взрослых особей, присутствуют полихеты и мелкие ракообразные, что, по всей видимости, объясняется различиями в доступности корма для особей разного размера [Матюшкин, 2001]. По мере роста молодежи наблюдается расширение спектра потребляемых животных и растительных объектов и уменьшение доли органических остатков детрита. По данным А.В. Ржавского и М.В. Переладова [2003] спектр питания молодежи камчатского краба на мелководье в Варангер-фьорде включает в себя не менее 4-х видов водорослей, 33-х видов беспозвоночных и 3-х видов рыб.

Молодь краба активно поедается бентосоядными рыбами, например, треской [Виноградов, Родин, 1971] и тихоокеанским белокорым

палтусом [Stoner, 2009; Lyons, Eckert, Stoner, 2016]. Так, молодь краба с преимущественными размерами от 3 до 25 мм в весовом отношении достигала 52% содержимого желудка трески, обитающей в губах Ура и Кислая Баренцева моря. В отдельных случаях треска питалась исключительно молодь камчатского краба, количество которой в желудке достигало 50 экз. [Матюшкин, 2003].

Нами проведен эксперимент по определению влияния на молодь камчатского краба пяти наиболее крупных и массовых представителей макробентоса: краб овальный (*Cancer amphioetus*); краб кистеносный (*Hemigrapsus penicillatus*); креветка хватаящая (*Pandalus prensor*); краб пятиугольный (*Telmessus cheiragonus*); рак-отшельник (*Pagurus brachiomastus*). Все эти виды обитают на мелководье в зарослях анфельции, используемой как субстрат для оседания глаукотоз и обитания молоди. Вместе с потенциальным хищником в емкость (объем 1 л, площадь дна 0,01 м²) помещали по 10 экземпляров молоди первой стадии камчатского краба (рис. 2.16). Каждый вариант эксперимента выполнен в трех повторностях.

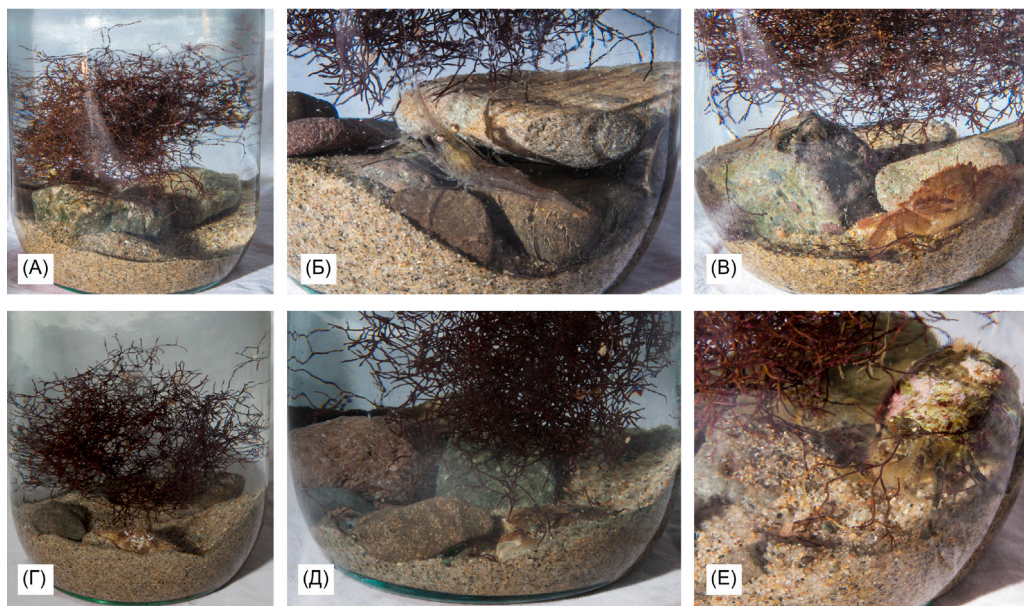


Рис. 2.16. Экспериментальные емкости и потенциальные хищники для молоди камчатского краба: А – контроль; Б – креветка хватаящая (*Pandalus prensor*); В – краб пятиугольный (*Telmessus cheiragonus*); Г – краб овальный (*Cancer amphioetus*); Д – краб кистеносный (*Hemigrapsus penicillatus*); Е – рак-отшельник (*Pagurus brachiomastus*)

В ходе экспериментов показано, что наибольшую опасность из исследованных видов для молоди представляет пятиугольный краб (*Telmessus cheiragonus*). Во всех трех повторностях с этим видом за пять суток эксперимента были съедены все особи молоди камчатского краба (рис. 2.17). При этом в контроле выживаемость молоди составляла 100%. Все остальные виды оказывали заметно менее выраженное влияние на выживаемость молоди.

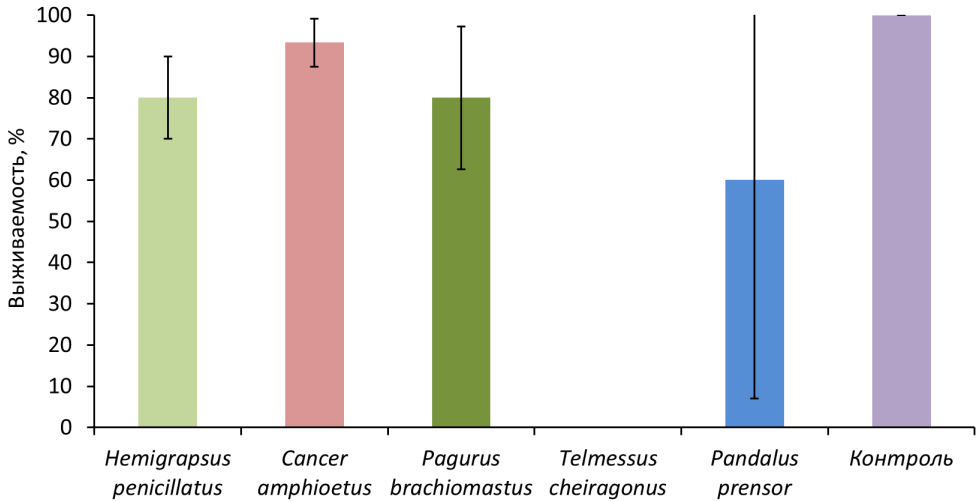


Рис. 2.17. Выживаемость молоди камчатского краба в экспериментах с потенциальными хищниками

Не менее важное воздействие на молодь камчатского краба оказывают абиотические (температура воды, гидрохимические показатели и др.) и антропогенные факторы. Так, в результате регулярного снюрреводного промысла и загрязнения в ряде прибрежных районов зал. Петра Великого (Японское море) отмечено заиление, вызывающее значительную перестройку донных сообществ, вплоть до их полного разрушения. Уничтожаются огромные участки мест естественного обитания краба [Масленников и др., 1999; Левин, 2001].

2.5. Роль личинных процессов в онтогенезе

Экзоскелет ракообразных представляет собой сложную структуру, отличающуюся уникальной биомеханической устойчивостью к растяжению и механическому воздействию. Он имеет кутикулярное происхождение, выполняет защитную и опорную функции. Структуре и про-

цессам формирования покровов ракообразных посвящен целый ряд фундаментальных обзоров [Stevenson, 1985; Felgenhauer, 1992; Horst, Freeman, 1993; Dillaman et al., 2013]. Кутикула ракообразных состоит из четырех слоев: эпи-, экзо- и эндокутикулы, минерализованных карбонатом кальция, и внутреннего мембранного слоя. Характеристики кутикулы имеют многочисленные вариации как у представителей разных видов, так и на разных частях тела одной особи [Dillaman et al., 2013]. Примером тонкой некальцифицированной кутикулы могут служить покровы жабр, противоположностью которых является сильно минерализованная кутикула клешней десятиногих ракообразных. Эндокутикула планктонных личинок десятиногих ракообразных, как правило, неминерализована и значительно тоньше, чем у молодежи и взрослых бентосных ракообразных; мембранный слой отсутствует [Christiansen, Costlow, 1982; Freeman, 1993].

Несмотря на явные преимущества, которые дают твердые, неподдающиеся растяжению внешние покровы, из их присутствия вытекает ряд ограничений. Наиболее важным из которых является то, что рост и изменения в морфологии особи становятся возможны только в результате линьки (смены кутикулярных покровов). В результате последовательных линек рост и развитие ракообразных оказываются дискретными (или ступенчатыми) процессами [Hartnoll, 2001]. Линьке предшествует процесс формирования новых покровов, выведение полезных веществ из старой кутикулы и ее отслоение. После линьки новая кутикула остается мягкой и способна растягиваться. В этот короткий промежуток времени происходит увеличение размеров особи за счет поглощения воды в пищеварительной системе и осмотического транспорта в жабрах [de Fur et al., 1985; Neufeld, Cameron, 1994]. Это приводит к многократному увеличению давления гемолимфы и обеспечивает расправление новых покровов [Magnum, 1992]. Для большинства видов десятиногих ракообразных затвердевание покровов связано с процессом их кальцификации.

На основании изменений, происходящих в эпидермальных и кутикулярных структурах, а также твердости кутикулы П. Драч [Drach, 1939] предложил разделить цикл линьки десятиногих ракообразных на пять основных периодов (А-Е) и многочисленные подпериоды. Эта система позже была доработана [Skinner, 1962; Drach, Tchernigovtzeff, 1967] и широко используется в исследованиях взрослых особей ракообразных [Charmantier-Daures, Vernet, 2004].

Линька и линочный цикл подробно изучены у взрослых представителей десятиногих ракообразных [Drach 1939; Skinner, 1962; Kurup, 1964; Drach, Tchernigovtzeff, 1967; Van Herp, Bellon-Humbert, 1978;

Elorza, Dupré, 1996; Reynolds, 2002; Yamasaki-Granados et al., 2012 и др.]. Изучение линьки у личинок десятиногих ракообразных преимущественно выполнялось на теплолюбивых видах [Freeman, Costlow, 1980; Hayd et al., 2008; Gueraoa et al., 2010]. Покровы личинок тонкие и через них можно сравнительно легко наблюдать изменения, происходящие в эпидермисе и кутикуле. Однако из-за малой их структурированности оказывается невозможным использование для личинок классической схемы цикла линьки [Drach, 1939] и ее последующих вариантов [Skinner, 1962; Drach, Tchernigovtzeff, 1967], которые разрабатывались для взрослых особей ракообразных с многослойными плотными покровами. В связи с этим при исследовании личинок выделяются только основные стадии личиночного цикла (табл. 2.3) [Anger, 1983; Hayd et al., 2008; Gueraoa et al., 2010].

Таблица 2.3

Периоды личиночного цикла для личиночных стадий десятиногих ракообразных [по данным Anger, 1983; Hayd et al., 2008; Gueraoa et al., 2010]

Периоды личиночного цикла	Описание
Ранний послелиночный период (А)	Наступает сразу после линьки, кутикула у особей тонкая и морщинистая, тело личинки полностью мягкое
Поздний послелиночный период (В)	Кутикула становится более жесткой, ткани эпидермиса начинают концентрироваться вдоль поверхности кутикулы
Межлиночный период (С)	Кутикула плотная, происходит постепенное сокращение лакунарных пространств и заметный рост тканей
Предлиночный период (D)	Подготовка к линьке
D ₀ – ранний предлиночный период	Характеризуется началом аполизиса – отделения эпидермальной матрицы от кутикулы
D ₁ – промежуточный предлиночный период	Появляются складки и инвагинации эпидермиса, необходимые для удлинения уже существующих и формирования новых щетинок и частей придатков тела
D ₂₋₄ – поздний предлиночный период	На поверхности эпидермиса щетинок и придатков тела появляется тонкая новая кутикула, а пространство между старой и новой кутикулой увеличивается
Линька (Е)	Сбрасывание старого экзuvia

Как и большинство циклических явлений в биологии, например, репродуктивные циклы и сезонные миграции, цикл линьки в основном находится под контролем эндокринной системы [Smith, Chang, 2007; Chang et al., 2011]. В Y-органе, расположенном в сегменте максилл II, синтезируется экдизон – гормон линьки. Выделение, а, возможно, и синтез, гормона линьки тормозится нейрого гормоном (MИH – moult inhibiting hormone). Его синтез происходит в X-органе, а накопление – в синусовой железе, из которой гормон выделяется. Комплекс X-органа и синусовой железы располагается в глазном стебельке. В результате удаления или перетягивания глазных стебельков выделение MИH останавливается, прекращается торможение действия гормона линьки, что ускоряет наступление линьки. Циклические изменения, связанные с линькой, происходят не только в покровах – они также затрагивают анатомию, биохимию и физиологию других систем органов [Yamaoka, Scheer, 1970; Skinner 1985a, b; Chang, 1995; Моисеев и др., 2011]. Процесс линьки и подготовки к ней оказывает влияние и на поведение [Thompson, McLay, 2005; Mikami, 2005], и на пищевые потребности десятиногих ракообразных [Mantelatto, Christofolletti, 2001; Giménez et al., 2002; Schmidt et al., 2004].

При культивировании ракообразных наиболее уязвимыми являются ранние стадии постэмбрионального онтогенеза, характеризующиеся активным ростом и значительными морфологическими изменениями особей. Успешное прохождение этих стадий очень важно для дальнейшего культивирования. Установление взаимосвязей между пищевым поведением и линочным циклом на этих стадиях является одним из ключевых моментов для понимания динамики процессов развития особи и необходимо для создания эффективных биотехник культивирования десятиногих ракообразных.

Линочный цикл и особенности формирования новых покровов у личинок камчатского краба изучены нами на стадии зоа III–IV. В результате выполненных исследований оказалось, что процессы аполизиса, формирования новой кутикулы, щетинок и других морфологических структур становятся заметны раньше на связанных с механической обработкой пищи мандибулах и максиллах I, чем на других придатках тела личинок. Например, в тот момент, когда процессы формирования новых покровов на тельсоне соответствуют D_0 подпериоду линочного цикла, на мандибулах они уже могут быть отнесены к подпериодам D_1 - D_2 (рис. 2.18). Таким образом, наши наблюдения показали, что на разных участках тела личинок процессы формирования новых покровов происходят несинхронно. Сходные результаты по срокам формирования покровов на разных участках тела

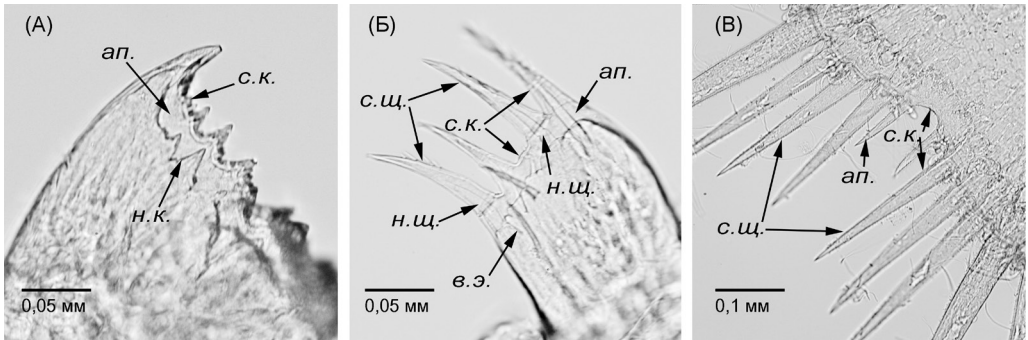


Рис. 2.18. Зона III камчатского краба за 5 суток до линьки: А – мандибула; Б – максиллула; В – тельсон. Условные обозначения: ап. – аполизис; с.к. – старая кутикула; с.щ. – старые щетинки; в.э. – втягивание эпидермиса; н.щ. – формирование новых щетинок; н.к. – формирование новой кутикулы

были получены и при исследовании взрослых особей краба *Callinectes sapidus* [Williams et al., 2003]. По мнению К. Ангера [Anger, 2001], аполизис начинается сначала на структурах, которые должны подвергнуться более существенным морфологическим изменениям, например, в основании новообразующихся щетинок, шипов и придатков тела.

Идентификацию личиночных циклов у зоэа проводят, оценивая состояние покровов на тельсоне личинок [Anger, 2001; Hayd et al., 2008; Guerao et al., 2010]. Наши исследования показали, что формирование новых покровов на максиллулах (mxI) и мандибулах может опережать их развитие на тельсоне. Процессы аполизиса четче видны на mxI, чем на тельсоне (рис. 2.18). Для создания более полной картины при исследовании личиночных циклов необходимо оценивать формирование новых покровов на разных частях тела личинки. При рассмотрении вопросов питания аспект функционального состояния ротовых придатков имеет определяющее значение. Мандибулы и mxI у личинок (зоэа I–IV) камчатского краба играют основную роль в механической обработке пищи. Поэтому при рассмотрении динамики прохождения особями этапов личиночного цикла нами были выбраны mxI (рис. 2.19). Вместе с тем использование mxI для контроля развития личинок в аквакультуре представляется нецелесообразным из-за трудоемкости изготовления препаратов.

Исследования mxI показали, что у камчатского краба на стадии зоэа самым длительным периодом личиночного цикла является предличинный (D). Как на третьей, так и на четвертой стадиях зоэа на его долю приходилось 50–60 % (5–6 сут.) от общей продолжительности стадии (табл. 2.19). Во время предличинного периода происходит аполизис старой кутикулы и формирование новых покровов и морфологиче-

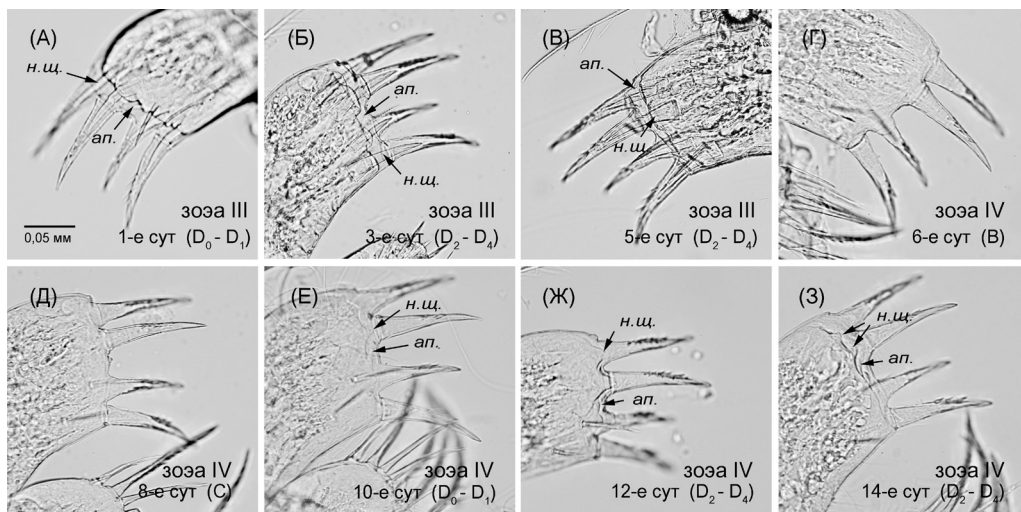


Рис. 2.19. Максиллулы зоэа III и IV камчатского краба. На рис. указаны сутки с момента начала наблюдений (14-е сут. – начало массовой линьки на стадию глаукотозэ), в скобках даны периоды линочного цикла. Условные обозначения, как на рис. 2.18

ских структур (рис. 2.19 А-В, Е-З). Межлиночный период (С) был короче предлиночного и составлял около 30–40 % (табл. 2.4). Непосредственно линька (Е), ранний (А) и поздний (В) послелиночные периоды в цикле линьки у личинок – короткие и продолжаются от нескольких минут (линька) до нескольких часов (поздний послелиночный период).

Таблица 2.4

Рост, продолжительность личиночных стадий и периодов линочного цикла у камчатского краба на стадии зоэа

Стадия зоэа	Продолжительность стадии, сут.	Сумма тепла, градусо-дней	Длина карапакса*, мм (\pm SD)	Продолжительность периодов линочного цикла, сут.		
				А-В	С	Д
I	8–9	57–64	1,4 (\pm 0,1)	\approx 1	2–3	4–5
II	7–8	51–60	1,7 (\pm 0,09)	»	2–3	3–4
III	7–9	54–67	1,9 (\pm 0,08)	»	3	4–5
IV	10–12	82–98	2,0 (\pm 0,18)	»	4–5	6–7

*Длина карапакса измерена от глазной выемки до заднего края карапакса (без учета длины рострума и шипов на заднем крае).

Особенностью личиночного цикла на стадии зоэа IV (рис. 2.19 Г-З) является формирование морфологических структур, характерных для стадии глаукотоз. У глаукотоз участки конечностей и их щетиночное вооружение, обычно задействованные в обработке корма, существенно редуцированы. В частности, mxI оказываются лишенными мощных щетинок (рис. 2.19 З).

Зафиксированное нами преобладание предличиночного периода в личиночном цикле личинок камчатского краба было установлено и у личинок других видов десятиногих ракообразных, в частности, креветки *Macrobrachium amazonicum* [Hayd et al., 2008] и краба *Maja brachydactyla* [Guerao et al., 2010]. У взрослых особей наблюдается иная картина распределения времени между периодами личиночного цикла. У них наибольшую продолжительность имеет межличиночный период С [Kurup, 1964; Elorza, Dupré, 1996; Reynolds, 2002; Yamasaki-Granados et al., 2012]. Именно в этот период и на ранних подпериодах предличиночного периода D взрослые ракообразные наиболее активно питаются [Reynolds, 2002], тогда как на поздних подпериодах предличиночного периода они чаще всего питаются прекращают [Karinen, Rice, 1974; Siegel, 1984; Duffy, Thiel, 2007].

В предличиночный период D происходит формирование новой кутикулы и морфологических структур (щетинок, конечностей и т.д.). По-видимому, преобладание предличиночного периода в личиночном цикле характерно для раннего постэмбрионального онтогенеза десятиногих ракообразных. Это связано с тем, что именно на этом этапе жизненного цикла особь активно растет и, что особенно важно, претерпевает существенные морфологические изменения. Наиболее ярко выражены эти тенденции развития на личиночных стадиях онтогенеза десятиногих ракообразных.

Увеличение длины карапакса за четыре стадии зоэа у камчатского краба составило 45%, сухой массы личинок – в пять раз (с 0,099 мг до 0,52 мг). В среднем прирост сухой массы за стадию составлял 25–35% (рис. 2.20).

Максимальное увеличение массы личинок зафиксировано на стадии зоэа III. Прирост сухой массы за стадию был достаточно равномерен, но после линьки на следующую стадию отмечалось снижение сухой массы тела особей. Эти потери были связаны со сбрасываемым во время линьки экзuviaем, масса которого составляет значительную долю массы тела особи. Сухая масса экзувия у личинок камчатского краба при линьке зоэа I на зоэа II составила 0,049 мг, зоэа II на зоэа III – 0,0704 мг, зоэа III на зоэа IV – 0,079 мг. В целом, отношение массы экзувия к общей массе тела личинки постепенно уменьшалось по

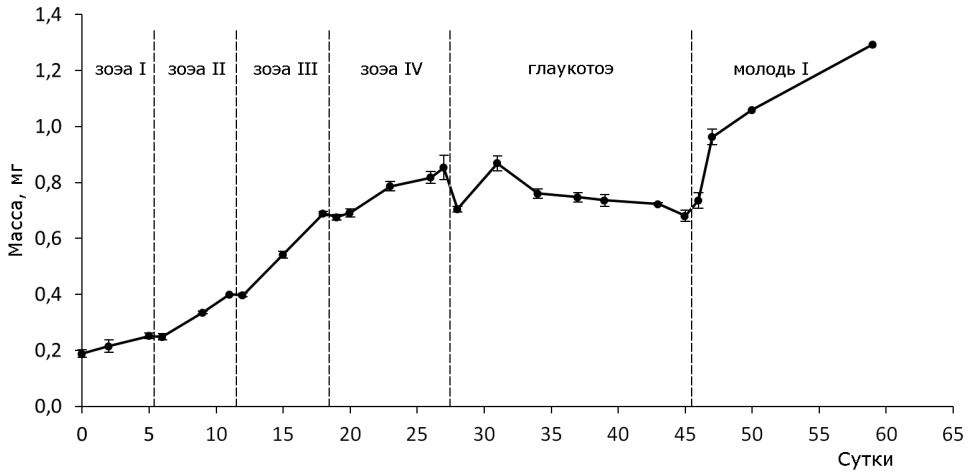


Рис. 2.20. Изменение сухой массы камчатского краба на ранних стадиях: вертикальные пунктирные линии отмечают период массовой линьки

мере развития. Так, на стадии зоэа I она составляет 29%, на стадии зоэа II – 26%, на стадии зоэа III – 20% от сухой массы личинки. Это является вполне закономерным, поскольку объем и масса личинки увеличиваются быстрее, чем поверхность ее тела, а плотность и толщина кутикулы на стадии зоэа остаются неизменными.

После линьки на стадию глаукотоз масса тела снизилась, но затем снова увеличилась (рис. 2.20). В дальнейшем на стадии глаукотоз наблюдалось непрерывное и постепенное снижение сухой массы тела особей (рис. 2.20). Глаукотоз не питаются, и данное снижение сухой массы особей демонстрирует динамику расхода энергетических ресурсов, накопленных на стадии зоэа. Наблюдавшееся же увеличение массы особей в первые сутки после линьки является следствием формирования у особи новых покровов.

На стадии молодки наблюдалось резкое увеличение массы особей в первые двое суток после линьки (рис. 2.20). При этом наблюдения за поведением особи не показали наличия высокой пищевой активности. Скачкообразный рост массы после линьки, как и в других случаях, связан с формированием новых покровов. Однако у молодки первой стадии впервые в постэмбриональном онтогенезе происходит их кальцификация. В этот период можно наблюдать как из полупрозрачных они становятся белыми и непрозрачными.

По мере роста и развития у камчатского краба продолжительность межлиночных промежутков, рассчитанных в градусо-днях, возрастала (табл. 2.5). Между стадиями зоэа это увеличение было более

или менее равномерным, но для похождения стадии глаукотоз особям требовалось в 2–3 раза больше градусо-дней.

Таблица 2.5
Показатели скорости роста камчатского краба на ранних стадиях онтогенеза

Стадия	Продолжительность стадий, сут.	Сумма тепла, градусо-дни	Средняя температура воды, °С	Длина* карапакса (\pm SD), мм
Зоэа I	7–8	55	6,8	1,38 \pm 0,04
Зоэа II	6–7	57	8,2	1,5 \pm 0,05
Зоэа III	7–8	69	8,6	1,76 \pm 0,1
Зоэа IV	7–8	80	10,0	2,0 \pm 0,12
Глаукотоз	16–17	168	9,9	1,78 \pm 0,13
Молодь **	-	-	-	1,60 \pm 0,10

*Длина карапакса измерена от глазной выемки до заднего края карапакса (без учета длины рострума и шипов на заднем крае); **ширина карапакса молоди.

У личинок камчатского краба в межлиночный период изменение показателей сухой массы демонстрирует равномерный рост, а после линьки отмечается снижение массы тела особей. Наличие динамики сухой массы особей в межлиночный период необходимо учитывать при оценке показателей роста личинок, выполняемой при их культивировании. Для проведения измерений необходимо отбирать личинок в середине межлиночного периода – в начале раннего предлиночного периода (D). Проведение сравнения показателей массы особей для определения показателей прироста за стадию возможно только между особями, находящимися на одинаковых стадиях личиночного цикла.

Дальнейший рост молоди камчатского краба исследовался в ходе проведения эксперимента по индивидуальному содержанию. Установлены величины градусо-дней, необходимых для прохождения первых трех стадий развития молоди камчатского краба (табл. 2.6). Прирост особей в период линьки с первой на вторую стадию составил 25 % по ширине карапакса (табл. 2.6). После следующей линьки величина прироста увеличилась в обеих группах молоди до 30–45%, причем, молодь, содержащаяся в садках, показала более значитель-

ную величину прироста (табл. 2.6). Следует отметить, что для завершения первой стадии развития потребовалось большее количество градусо-дней, чем для прохождения второй стадии. При этом прирост по ширине карапакса на второй стадии оказался ниже, чем при переходе на третью стадию (табл. 2.6). По-видимому, такие показатели роста являются следствием того, что особь на первой стадии молодки проходит адаптацию к бентосному образу жизни, и эффективность ее питания еще значительно ниже, чем на следующих стадиях. Наблюдаемое увеличение продолжительности третьей стадии соответствует свойственной для большинства ракообразных тенденции постепенного удлинения межличиночных промежутков в ходе онтогенетического развития [Baiesco, 1967; Wahle, Fogarty, 2007; McLay, 2015].

Таблица 2.6

Показатели роста молодки камчатского краба при индивидуальном содержании в искусственных условиях и в садках в естественной среде (Японское море)

Стадия	Индивидуальное содержание в искусственных условиях			Содержание в садках в естественной среде	
	Сумма тепла, градусо-дни	Ширина карапакса, мм (\pm SD)	Прирост, %	Ширина карапакса, мм (\pm SD)	Прирост, %
Глаукотоз	168	1,78 \pm 0,13	-	1,78 \pm 0,13	-
Молодь I	227	1,6 \pm 0,1	-10	1,6 \pm 0,1	-10
Молодь II	193	2,0 \pm 0,2	25	2,0 \pm 0,2	25
Молодь III	235	2,6 \pm 0,2	30	2,9 \pm 0,3	45
Молодь IV	-	-	-	4,5*	45
Молодь V	-	-	-	6,5*	45
Молодь VI	-	-	-	7,5*	33

*Расчетные данные.

Как показали наши исследования, за первый год жизни молодка камчатского краба проходит 6–7 линек, а прирост по ширине карапакса за стадию составляет от 25 до 45%. Ширина карапакса особей увеличилась в 4,7 раза.

2.6. Динамика потребления пищи и ее связь с личными процессами

Исследование динамики суточного рациона личинок камчатского краба выполнено на стадиях зоэа III–IV [Борисов, Кряхова, 2014].

Существенных изменений в потреблении корма (науплии *Artemia* sp.) личинками на протяжении стадии зоэа III отмечено не было (рис. 2.21). Потребление корма сократилось в период линьки на стадию зоэа IV. Снижение в среднем составило 20–30%.

Потребление корма личинками в начале стадии зоэа IV было выше, чем на стадии зоэа III (рис. 2.21). Эти изменения оказались статистически значимы ($p < 0,0004$). Активней всего личинки питались в первой половине и в середине стадии зоэа IV. За 3–4 сут. до линьки на стадию глаукотэа наблюдалось постепенное снижение потребления корма личинками. Минимальные показатели потребления корма особями зарегистрированы в день линьки на стадию глаукотэа (рис. 2.21). Они также были более чем в два раза ниже, чем во время линьки личинок на стадию зоэа IV.

Потребление корма личинками на стадии зоэа III в среднем составило 27 науплиев в сут., зоэа IV поедали в среднем по 30 науплиев в сутки, а суммарное потребление корма на стадии зоэа IV составило 303 ± 26 науплиев на особь. Полученные нами результаты оказались несколько ниже, чем данные по величине рациона (33,2 и 41,8 науплиуса в сут., соответственно), полученные при исследовании групп личинок камчатского краба [Epelbaum, Kovatcheva, 2005; Kovatcheva et al., 2006]. Это может быть следствием того, что выполненные ранее эксперименты не учитывали динамику потребления корма на протяжении всей стадии. Особенно показательна существенная разница для стадии зоэа IV, в конце которой у личинок нами отмечено существенное снижение потребления корма (рис. 2.21).

Исследование динамики потребления корма молодью камчатского краба выполнено на промежутке конец первой – середина третьей стадии. Для прохождения второй стадии молодки в среднем потребовалось 17,5 сут. (при минимуме – 13 сут. и максимуме – 21 сут.). Общее потребление корма одной особью за стадию составило 998 ± 228 науплиев, что соответствовало среднему рациону 57 науплиев в сутки. Активней всего молодка поедала корм в середине периода между линьками (рис. 2.22). Перед линькой на третью стадию наблюдалось плавное снижение потребления корма. Особенно заметным снижением пищевой активности стало в последние двое суток (рис. 2.22). Непосредственно в день линьки отдельные особи полностью отказы-

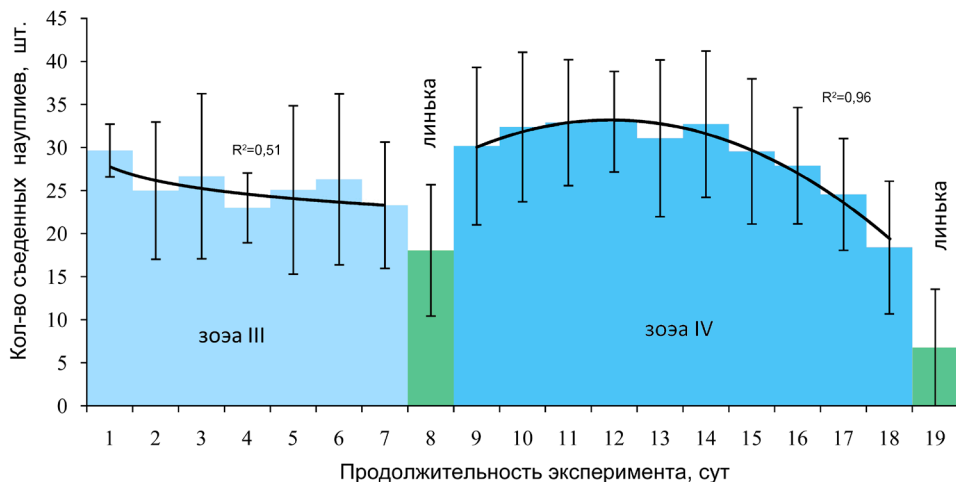


Рис. 2.21. Динамика суточного потребления корма личинками камчатского краба на стадиях зоэа III–IV

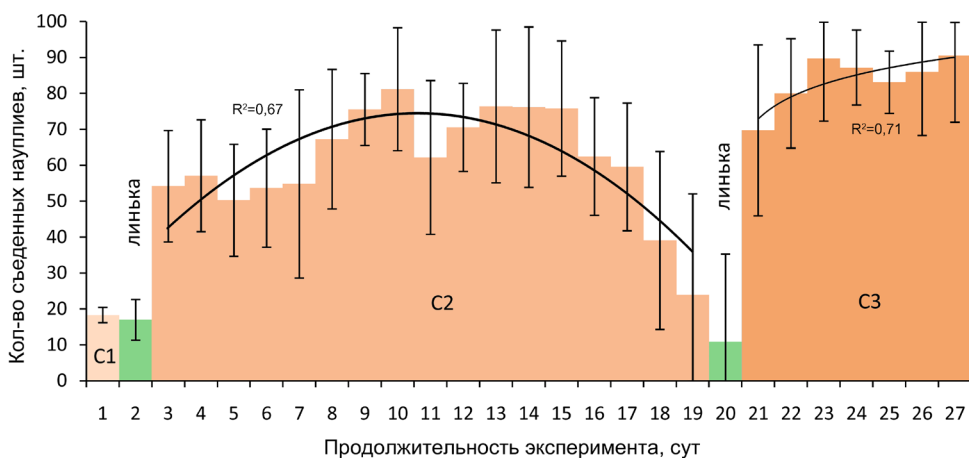


Рис. 2.22. Динамика суточного потребления пищи молодью камчатского краба: C1 – первая стадия; C2 – вторая стадия; C3 – третья стадия

вались от пищи. Потребление корма молодью в течение суток, когда происходила линька, было минимальным за все время проведения эксперимента (рис. 2.22). Очень низкими отмечены также показатели потребления корма особями за сутки до линьки. Средние значения рационов особей накануне и в день линьки хотя и различались почти в два раза, но эти различия не были статистически значимы ($p=0,098$).

Это обусловлено существенным разбросом в размере индивидуальных рационов особей в этот промежуток времени.

Потребление молодью корма на третьей стадии значительно возросло. В начале третьей стадии особи потребляли в среднем (без учета дня линьки) 77 науплиев в сутки. Уже в первые после линьки сутки потребление корма стало в несколько раз больше, чем в период линьки и статистически значимо выше, чем рацион особей накануне линьки ($p < 0,000001$; t -критерий Стьюдента для двух связанных групп). На вторые и третьи сутки после линьки потребление корма достигло средних показателей для третьей стадии (рис. 2.22) и при этом было статистически значимо выше, чем в начале второй стадии ($p < 0,0001$).

Сопоставление результатов исследований динамики линочного цикла у личинок камчатского краба с динамикой потребления ими пищи показало, что максимальные показатели суточных рационов у личинок зоэа III и IV приходятся на начало предлиночного периода. Максимальные значения потребления корма у зоэа IV мы наблюдали в середине и первой половине линочного цикла (рис. 2.21). Молодь II больше всего кормов потребляла в середине линочного цикла (рис. 2.22). К концу стадии наблюдалось постепенное снижение рациона. Для предлиночного периода характерной чертой является апполизис. Происходящее при апполизисе расслоение покровов на ротовых конечностях теоритически может быть причиной снижения пищевой активности. Однако наши исследования личинок показали, что даже когда у личинок наблюдалось расслоение старых и новых покровов, а новые щетинки были уже хорошо сформированы (рис. 2.19 Б, В, Ж, З), потребление пищи ими оставалось на высоком уровне (рис. 2.21). Можно заключить, что процессы формирования новых покровов и щетинок в начале и середине предлиночного периода (D) у личинок камчатского краба не оказывают существенного влияния на способность личинок к захвату, обработке и потреблению пищевых объектов. Влияние приближающейся линьки начинает ощущаться в конце предлиночного периода (D). В этот период наблюдалось снижение пищевой активности как у зоэа IV, так и у молоди камчатского краба. При этом снижение потребления пищи как накануне, так и в день линьки у личинок выражено значительно слабее. Потребление корма всегда было минимальным в день линьки. Значительное снижение потребления пищи в период линьки, по всей видимости, является свидетельством прекращения питания в этот период. Питание особи непосредственно во время линьки невозможно, а в ранний (A) и поздний постлиночные периоды

(В) покровы и структуры желудочной мельницы мягкие [Drach, 1939; Anger, 2001; Hayd et al., 2008], что затрудняет питание особи. Многие авторы наблюдали схожую с описанной нами динамику потребления корма на протяжении линочного цикла у личинок [Kurata, 1960a; Anger, Dietrich, 1984; Minagawa, Murano, 1993], молоди и взрослых особей десятиногих ракообразных [Uno, 1971; Lipcius, Herrnkind, 1982; Matsuura, Takeshita, 1990; Карпевич, Богорад, 1940; Хмелева и др., 1997].

Следует отметить, что в наших наблюдениях отмечены существенные отличия в динамике потребления пищи у личинок в сравнении с молодью. Снижение суточного рациона в день линьки у личинок оказалось относительно небольшим (рис. 2.21), тогда как молодь в день линьки в ряде случаев полностью отказывалась от пищи. Кроме того, мы не наблюдали заметного снижения потребления корма в конце стадии зоза III (рис. 2.21). Интересно, что в эксперименте Н. Курата [Kurata, 1960a], выполненном на смешанной группе личинок зоза I и II, даже наблюдался небольшой постепенный рост рациона к концу стадии, что возможно было следствием увеличения рациона личинок после перехода на вторую стадию. Значительное снижение рациона в конце стадии зоза IV по сравнению со стадией зоза III обусловлено переходом личинки на стадию глаукотоз, которая не питается. Этот переход сопровождается масштабными морфологическими изменениями не только внешними, но и во многих внутренних системах организма [Abrunhosa, Kittaka, 1997a, b; Epelbaum et al., 2006], многие из которых не связаны непосредственно с линькой.

Можно предположить, что прекращение питания в линочном цикле связано не только непосредственно с линькой, как с моментом сбрасывания покровов, но и с комплексом факторов подготовки организма к нему и затвердением покровов после линьки. Тонкие покровы личинок, по-видимому, являются причиной как скоротечности самого процесса линьки, так и их затвердения после него. В результате длительность перерыва в питании у них не превышает нескольких часов, а снижение рациона в день линьки со стадии зоза III на стадию зоза IV составляет всего 25%. У молоди с более толстыми кальцифицированными покровами пауза в питании, вызванная линькой, увеличивается при переходе со второй на третью стадию и составляет около суток. По нашим наблюдениям и данным других авторов [Левин, 2001; Загорский, Васильев, 2012; Stevens, 2012] в дальнейшем по мере роста особи продолжительность паузы в питании увеличивается. У взрослых особей *P. camtschaticus* она может составлять несколько недель до и после линьки.

2.7. Линька как фактор, определяющий динамику онтогенеза

Непосредственно процесс линьки происходит очень быстро: разрыванием уже подготовленных щетинок, конечностей, выростов тела и увеличением его объема за счет проникновения воды в тело особи. Однако подготовка к линьке занимает существенную часть межличиночного цикла, когда происходит постепенное формирование новых покровов, развитие зачатков новых морфологических элементов, накопление или расходование энергетических резервов. Таким образом, формируется связанное с линькой сочетание постепенных и ступенчатых изменений, происходящих в онтогенезе десятиногих ракообразных, дополняющих друг друга. Однако протяженность периодов, амплитуда изменений варьируют в процессе онтогенеза особи. Несмотря на краткость процесса линьки, у десятиногих ракообразных прослеживается тенденция к увеличению его продолжительности: от нескольких секунд-минут у личинок, минут – десятков минут у молоди, до более часа – у крупных особей [Хмелева, Голубев, 1984; Борисов, Кряхова, 2014; Anger, 2001 и др.]. Аналогичная ситуация наблюдалась нами и другими исследователями для других этапов личиночного цикла, что подтверждает вывод, сделанный К. Маклеем [McLay, 2015], что размер особи является основной переменной, которая заставляет циклы линьки становиться все длиннее и длиннее. Скорость личиночных процессов зависит от толщины покровов и размера особи. Особям с более толстыми покровами и крупным особям необходимо большее количество энергетических ресурсов и времени на формирование структур новых покровов и подготовку к росту. Однако в онтогенезе особи меняется не только продолжительность периодов личиночного цикла, но и соотношение их продолжительности в пределах одного личиночного цикла. Как показали наши исследования [Борисов, Кряхова, 2014] и работы других авторов [Anger, 1983, 1987; Hayd et al., 2008; Guerao et al., 2010], на личиночной стадии жизненного цикла десятиногих ракообразных в личиночном цикле преобладает предличиночный период D, на протяжении которого происходит формирование новых покровов и структур. У взрослых особей доля предличиночного периода D сокращается, а большую часть личиночного цикла занимает межличиночный период C [Kurup, 1964; Elorza, Dupré, 1996; Reynolds, 2002; Yamasaki-Granados et al., 2012]. У видов, которые проходят в своем развитии терминальную линьку, например, у краба *C. opilio*, период C является конечным состоянием взрослых особей [Hartnoll, 1985; Skinner, 1985a, b]. Преобладание на ранних этапах онтогенеза предличиночного периода, по нашему мнению, обусловлено активным ростом и проис-

ходящими существенными изменениями в морфологии. У взрослых особей скорость роста снижается, а основная часть времени между линьками задействована на накопление энергетических ресурсов для выполнения репродуктивных функций.

Изменения, связанные с личным циклом, заключаются не только в росте и линьке, но также затрагивают морфологию, биохимию и физиологию органов и тканей, поведение и питание [Моисеев и др., 2011; Yamaoka, Scheer 1970; Skinner 1985a, b; Chang, 1995; Thompson, McLay, 2005; Mikami, 2005; Mantelatto, Christofolletti, 2001; Giménez et al., 2002; Schmidt et al., 2004]. Морфологические изменения, происходящие в процессе линьки, могут приводить к смене типа движения особи. Кроме того, мягкие покровы после линьки приводят к существенному снижению защищенности особи, что, особенно в условиях аквакультуры, является одной из основных причин возникновения и обострения каннибализма.

Интенсивность питания – один из важнейших показателей. Полученные нами [Борисов, Кряхова, 2014] и другими авторами сведения о связи динамики потребления пищи и личных процессов у личинок [Kurata, 1960a; Regnault 1969; Anger, Dietrich 1984; Anger, 1989; Minagawa, Murano, 1993a; Anger, 2001; Hayd et al., 2008], молоди и взрослых особей десятиногих ракообразных [Румянцев, 1974; Бродский, 1981; Цукерзис, 1989; Hill, Wassenberg, 1992; Schmidt et al., 2004; Левин, 2001; Загорский, Васильев, 2012; Stevens, 2012] показали, что динамика потребления корма тесно связана с линькой. Имеющиеся данные позволяют выделить следующие общие для десятиногих ракообразных закономерности: потребление корма достигает максимума в середине и в первой половине личиночного цикла; в предличинном периоде (D) личиночного цикла происходит плавное снижение потребления корма; во время линьки (а у взрослых особей до и после нее) особь не питается; в конце позднего послеличинного периода после отвердения покровов происходит резкое увеличение потребления корма. Наблюдаемые изменения в потреблении корма являются плавными в период между линьками, тогда как прекращение питания во время линьки и резкое (ступенчатое) восстановление пищевой активности после затвердения покровов могут рассматриваться как дискретные. Как показали наши исследования, динамику потребления корма на протяжении личиночного цикла у планктонных стадий камчатского краба в сравнении с молодью отличает большая равномерность. Мы связываем это с отсутствием кальцификации покровов и скоротечностью личинных процессов у личинок. Рост особей в постларвальном периоде сопровождается увеличением периодов между линьками и

продолжительности паузы в питании до и после линьки. Последнее может быть использовано в аквакультуре при расчете рационов особей и отборе особей, находящихся в предлиночном состоянии.

Периоды онтогенеза десятиногих ракообразных, связанные с метаморфозом, требуют особого внимания. В эти моменты происходит скачкообразный переход, сопровождающийся кардинальными перестройками в морфологии, физиологии и поведении особей. Это сопровождается изменениями пищевого поведения, вплоть до полного отказа от питания, например, на стадии глаукотоз у *Lithodidae*.

ГЛАВА 3. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ АКВАКУЛЬТУРЫ КАМЧАТСКОГО КРАБА

Исследования биологических основ воспроизводства камчатского краба в искусственных условиях были начаты в связи с резким уменьшением его запасов в бассейне северной части Тихого океана еще в 20-е годы XX века [Marukawa, 1933; Закс 1936].

Одним из направлений работ по расширению возможностей промысла камчатского краба являлась акклиматизация в Баренцевом море, в связи с чем проводились исследования влияния основных факторов среды на всех этапах онтогенеза [Закс, 1936; Орлов, 1962, 1963, 1994, 1996]. Так, А.П. Казаев [1995] в 1933 г., после того как по инициативе И.Г. Закса в 1932 г. впервые была предпринята попытка доставить взрослых особей камчатского краба в Мурманск, провел инкубацию икры и выращивание личинок при различных солености и температуре воды. Ранние попытки (30-х годов) транспортировки икринок и икряных самок не удались: в пути все особи погибли [Казаев, Плечкова, 1996]. В этой связи была поставлена задача экспериментального изучения возможностей транспортировки икринок камчатского краба, а именно: влияние изоляции от самки, способы отделения, влияние качества и температуры воды, плотность содержания при транспортировке, выживаемость краба в искусственных условиях.

Перевозка взрослых особей камчатского краба с Дальнего Востока на Баренцево море впервые успешно осуществлена в 1960 г. [Орлов, 1963, 1994]. Девять икряных самок в четырех емкостях объемом от 50 до 100 л были доставлены в Мурманск за 128 часов. Их содержали в искусственных условиях береговой станции Мурманского морского биологического института (ММБИ) в аквариальной (губа Дальнезеле-

нецкая) в проточном бассейне в течение нескольких месяцев. Температура воды в бассейне была на 1,0–1,5 °С выше, чем температура в губе Дальнезеленецкой. В зависимости от сезона температура воды изменялась от 0,2 °С в зимний период до 13 °С в летний. Соленость воды не отличалась от солености в губе (29–34‰). Из двенадцати самок, доставленных в Мурманск, в течение года погибло семь. Причина смертности – неблагоприятные условия содержания: высокая плотность посадки (размер бассейна, где содержались 12 самок – 207х64х100 см, т.е. 1,3 м³) при недостаточном водообмене. Икринки, вынашиваемые самками, на 100% были поражены грибом сапролегнией. Отмечалось загнивание мест повреждений карапакса самок, в этих местах поселялось множество нематод [Зубкова, 1964]. В январе 1961 г. начался выход личинок из икры, в феврале крабы начали линять. Выживаемость за эмбриональный период составила 10%. Личинки камчатского краба, содержащиеся при температуре 8–10 °С, пищей для которых служили приносимые с водой водоросли и личинки баянусов, начинали линять через 9 суток после вылупления. В момент линьки большая часть личинок погибла [Зубкова, 1964; Orlov, Karpevich, 1965; Орлов, Карпевич, 1999].

При транспортировке с Дальнего Востока в Северный бассейн 12,4 млн икринок содержались в изотермических ящиках отдельно от самок, выживаемость при этом составила около 50%. Дальнейшую инкубацию проводили в сетчатых аппаратах, установленных в аквариальной на берегу губы Дальнезеленецкой, но через полтора месяца икринки погибли из-за несовершенства инкубационной аппаратуры [Зубкова, 1964; Orlov, Karpevich, 1965; Орлов, Карпевич, 1999].

Дальнейшие работы по акклиматизации камчатского краба вплоть до их успешного завершения к концу 70-х гг. прошлого столетия заключались исключительно в транспортировке с Дальнего Востока икранных самок.

Искусственное воспроизводство камчатского краба является одним из возможных методов восстановления численности природных популяций. Н. Marukawa [1933] и несколько позже И.Г. Закс [1936] указывали на необходимость создания «крабообразователей» с целью восстановления запасов камчатского краба. Задача «крабообразователя» была сформулирована следующим образом: «... сбор весной зоо с брюшка самок, помещение их в инкубатор, сохранение их в инкубаторе до приобретения жизнестойкости, пока личинка не осела на дно, т.е. до стадии глаукотоз».

Разными авторами рассматривались следующие направления аквакультуры камчатского краба:

- сбор оседающей молоди на искусственных сооружениях и их подращивание до 2–3-летнего возраста в садках, на коллекторах и искусственных рифах с последующим выпуском в естественную среду [Масленников, 1998; Масленников и др., 1999; Федосеев, Григорьева, 1999а, б];

- получение потомства от выловленных в море самок, выращивание жизнеспособной молоди в контролируемых заводских условиях на берегу и ее выпуск в открытое море, либо в изолированные заливы, губы, бухты [Nakanishi, Naryu, 1981; Nakanishi, 1987; Mortensen, Damsgard, 1996; Желтоножко, Желтоножко, Левин, 2000; Левин, Желтоножко, 2000; Ковачева, 2000, 2001, 2002а, 2005, 2006а; Ковачева и др., 2005б; Иванов, Щербакова, 2005];

- длительная передержка камчатских крабов в искусственных условиях в целях дальнейшей транспортировки и последующей реализации в живом виде [Тырин, 2011; Тырин, Ковачева, 2012; Тырин, Ковачева, Жигин, 2013 и др.];

- дорашивание в садках до товарного качества некондиционных промысловых особей или пререкрутов, отловленных в море [Дамсгорд, 2000; Альтов и др., 2005; Ковачева и др., 2005а].

3.1. Культивирование в море (в садках и на коллекторах)

Подращивание ювенильных особей камчатского краба на коллекторах и в садках из синтетического волокна проводили в Японии в 80-е годы XX века. Также выращивание на искусственных коллекторах и анализ роста молоди были осуществлены специалистами США [Bigford, 1978; Blau, 1992; Donaldson, Byersdorfer, Pengilly, Blau, 1992 и др.].

В период 1986–1998 гг. сбор глаукотоз на коллекторы и эксперименты по подращиванию молоди осуществлялись и в России на шельфе Восточной Камчатки [Масленников, 1998; Масленников, Кашин, Левин, 1999; Желтоножко, Желтоножко, Левин, 2000] и в заливе Посьет (Японское море) [Тарвердиева, 1978; Григорьева, Федосеев, 2000; Федосеев, Григорьева, 1999б].

Коллекторы являются убежищем и субстратом для оседания кормовых видов бентоса, выполняя функцию искусственного рифа, в результате чего увеличивается биоразнообразие и усложняется трофическая структура биотопа. Показано, что на 1 г искусственных сооружений можно вырастить 750–1000 тыс. экз. сеголетков камчатского краба средней массой 0,3 г а темпы роста гидробионтов в садках и на коллекторах были значительно выше, чем в бассейнах [Левин,

2001]. При этом автор указывает, что промысловый возврат составит 50 тыс. экз. товарного камчатского краба общей массой 100 тонн. Таким образом, в этом случае промысловый возврат будет соответствовать 5,0–6,7%.

В 70-е годы прошлого столетия в условиях экономики того периода наиболее рентабельными при эксплуатации были названы плантации площадью от 10 га [Тарвердиева, 1978]. Хорошо подходящими акваториями в этом отношении были: заливы Посъет, Восток, бухта Русская для Приморья; залив Шелихова для Камчатки; Ильинское мелководье, залив Анива и др. для Сахалина. В Баренцевом море местом культивирования камчатского краба на подвесных и донных плантациях могут быть прибрежные районы от Варангер-фьорда до архипелага Семь островов.

Этот метод разведения может применяться для синего, колючего, равношипного, четырехугольного волосатого крабов, а также других видов гидробионтов. Однако при таком способе культивирования гораздо сложнее контролировать состояние особей и практически невозможно регулировать параметры среды, в связи с чем результаты выращивания полностью зависят от состояния естественного воспроизводственного потенциала местной популяции краба и складывающихся природно-климатических условий.

3.2. Искусственное воспроизводство и культивирование заводским способом

Важность решения проблемы искусственного воспроизводства и создания береговых комплексов для получения жизнестойкой молоди с целью поддержания численности естественных популяций камчатского краба неоднократно подчеркивалась российскими и зарубежными исследователями. Это направление работ расценивалось как одно из наиболее актуальных в практической карцинологии [Орлов, 1995; Mortensen, Damsgard, 1996].

Первые опыты по выращиванию камчатского краба в лабораторных условиях были проведены в Японии на естественной морской воде. Х. Марукава [Marukawa, 1933] исследовал личиночный период развития. В 1934–1942 гг. на опытной станции рыболовства о. Хоккайдо Д. Шимицу [Shimizu, 1939] удалось выращивание личинок на естественной морской воде до стадии глаукотоз, а Т. Каваи [Kawai, 1940] – до ювенильной стадии.

С 1934 по 1937 гг. на промыслово-биологической станции ТИПРО на о. Петрова проводились наблюдения за ростом и питанием кра-

ба-стригуна и камчатского краба в аквариальных условиях [Логвинovich, 1945].

Первые эксперименты по получению и подращиванию личинок краба в установках с проточной морской водой поставлены в Японии в 1938–1941 гг. [Sato, Tanaka, 1949; Sato, 1958].

Х. Курата [Kurata, 1959, 1960a, 1960b, 1964] выращивал личинок камчатского краба и обобщил результаты воздействия температуры воды и солености на их рост и выживаемость. Личинок кормили науплиями *Artemia salina*. В ходе эксперимента особи 9 раз линяли, достигнув ювенильной стадии развития. При этом выживаемость составила всего 6,7%. В результате автором получены первые основополагающие сведения об особенностях роста и развития личинок и глаукотоз краба.

Т. Наканиши с соавторами изучал развитие личинок и молоди камчатского краба в бассейнах с проточной морской водой. В результате этих исследований были изучены рост и выживаемость при различных условиях культивирования [Nakanishi et al., 1974; Nakanishi, Naryu, 1981; Nakanishi, 1987].

По сообщению В.С. Левина и О.В. Желтоножко [2000], еще в 1983 году в Японии в бассейнах объемом 20 м³ достигнут очень высокий выход молоди при выращивании личинок камчатского краба, составивший 80%, а их общее количество – 228 тыс. экз. В 1996 г. в лаборатории института рыбоводства г. Немуро провели первую инкубацию икры с получением 20000 личинок камчатского краба и 9000 личинок колючего краба. С тех пор в лаборатории проводилась ежегодная инкубация икры и подращивание личинок этих двух видов крабоидов. При этом объем выпуска личинок сохранялся на уровне 1996 года. В этом же институте в течение четырех лет удалось вырастить 200 экз. камчатского краба 1996 года рождения до массы 1 кг [цит. по Левин, 2001]. В рыбоводном исследовательском центре г. Аккеси при японской Ассоциации морского рыбоводства ежегодно выращивают в заводских условиях и выпускают в море 10 000–50 000 личинок крабоидов.

Опыты по изучению роста и развития личинок камчатского краба в искусственных условиях проводились в Норвегии. Первый норвежский опыт получения личинок и жизнестойкой молоди камчатского краба в лабораторных условиях на научно-исследовательской станции по аквакультуре в г. Тромсе подробно освещен в работах Б. Дамсгарда и А. Мортенсена [Mortensen, Damsgard, 1996]. Личинок выращивали при температуре воды 5–7 °С, глаукотоз – 8–10 °С и солености 32–35‰. Основным кормом служили декапсулированные науплии артемии.

Наступление первой стадии молоди зарегистрировано при 420 градусо-днях с момента выхода из икры. Начальная плотность посадки глаукотоз составляла 3000 экз./м². Через 450 суток особи достигли 6 стадии молоди [Mortensen, Damsgard, 1996]. За период с 45 по 175 сутки после оседания средняя масса молоди краба увеличилась с 4,3 до 138,5 мг, длина карапакса – с 1,8 до 5,9 мм. По прошествии 450 суток средняя масса особей достигла 3,2 г при длине карапакса 17,1 мм (максимально до 8 г и 23 мм). Среднесуточный прирост составлял 3% от массы тела в начале и около 1% в конце опыта. Выживаемость молоди в условиях эксперимента была очень низкой. За первые 45 суток наблюдений численность сократилась на 50%, а через 150–180 суток величина ее упала до 5, 9 и 14% в разных вариантах опыта и составила в целом 5,9%, главным образом из-за интенсивного каннибализма. Кроме того, норвежские исследователи отмечали и слабую изученность на тот момент пищевых потребностей молоди камчатского краба и, как результат, недостаточное соответствие им задаваемого корма [Mortensen, Damsgard, 1996; Дамсгард, 2000]. В ходе этих исследований молодь камчатского краба содержали в 30-литровых аквариумах с непроточной водой, которую меняли каждые 2 дня. Это позволило провести лишь серию экспериментов, которые в итоге не завершились разработкой технологии получения и подращивания молоди.

Достигнутые в г. Тромсе показатели роста молоди камчатского краба несколько ниже, чем в природе, и уступают полученным американскими учеными на Аляске [Stevens, Munk, 1990].

Первой в России осуществила наблюдения за развитием икры и личинок камчатского краба в аквариальных условиях Н.А. Зубкова [1964]. Однако в ходе этого эксперимента выживаемость личинок оказалась очень низкой из-за отсутствия дифференцированного кормления в зависимости от потребностей личинок на каждой стадии развития. Кроме этого было отмечено, что при длительном содержании в аквариуме происходило массовое поражение икры сапролегнией.

Инкубация икры камчатского краба в искусственных условиях может быть осуществлена двумя способами: первый – непосредственно на абдомене самки, содержащейся в бассейне, а второй – отдельно от самки в специальной емкости. Так, в опытах А.П. Казаева и Е.К. Плечковой [1996] показано, что эмбрионы хорошо выживают в маленьких гроздьях по 500–600 икринок, и чем мельче гроздь, тем выше выживаемость. Имеется опыт инкубации икринок в аппаратах Вейса, когда после 7 суток содержания в них эмбрионов на последней стадии

развития получено 1,5 млн личинок [Орлов, Карпевич, 1999]. Однако такой способ инкубации более сложен и трудоемок. Он может быть использован в случае гибели самки в период инкубации. Как и у других видов десятиногих ракообразных, самки которых вынашивают икру на плеоподах, у камчатского краба инкубацию икры в искусственных условиях лучше проводить непосредственно на самках. Такой подход является более простым, технологичным и предпочтителен для использования.

На российском Дальнем Востоке работы по получению личинок в аквариальных условиях с проточной морской водой проводились в 1980–1981 гг. на побережье залива Петра Великого (Японское море) в научно-производственном центре «Заповедное», представляющем собой модульный цех для выращивания трепанга [Марковцев, Брегман, Пржеменецкая и др., 1987]. Позже в 2005 г. в том же цехе были проведены эксперименты по получению и выращиванию личинок до периода молоди, с последующим содержанием ее в садках [Иванов, Щербакова, 2005]. Выживаемость от стадии зоза I до глаукотоз составила 0,06% при продолжительности личиночного периода 60 суток. Авторы объясняют низкую выживаемость личинок на первых стадиях гибелью во время линьки, каннибализмом и невозможностью контролировать температуру воды в емкостях, которая в процессе выращивания резко менялась с 2–3 до 10–13 °С.

При проведении в 60-х годах акклиматизации краба в Баренцевом море Ю.И. Орлов [1998] осуществлял содержание взрослых особей в бассейнах с проточной водой при плотности посадки 4–6 экз./м³ и расходе воды 0,6–0,9 м³/час. Удельный расход воды при этом составил 15 л/кг в час, а полная смена воды в бассейне происходила за 6 часов.

Была разработана пилотная установка для содержания производителей и молоди камчатского краба с замкнутой системой водопользования, позволяющая контролировать и поддерживать заданные параметры среды (освещенность, температуру, соленость, содержание кислорода, pH, редокс-потенциал). Однако эта установка не прошла апробации с получением личинок и молоди до жизнестойких стадий. Из привезенных в Москву на ВДНХ в апреле 1998 года из Владивостока 3 икранных самок камчатского краба одна сбросила икру во время транспортировки, а у двух других наблюдался abortивный выброс личинок через день после доставки. При этом все личинки погибли в течение 3–4 суток [Степанов, Смирнов, 1999].

Позднее в условиях океанариума ТИПРО-Центра в системах с замкнутым водопользованием изучали некоторые вопросы содержа-

ния производителей камчатского краба, технологии их размножения, получения личинок и подращивания до жизнестойких стадий; процессы образования яловых самок [Чеблуков, 2000].

В 1998 году в КамчатНИРО проведено сравнительное получение личинок камчатского краба в условиях циркуляционной установки, в прямоточном бассейне и методом сбора личинок пелагическим тралением. Наилучшие результаты получены в проточном бассейне, где выход личинок из икры составил 75%. Наихудшие результаты отмечены в установке с замкнутым водоиспользованием из-за низкой эффективности системы очистки воды и отсутствия в воде естественного корма [Желтоножка и др., 2000].

Начиная с 2000 года системные всесторонние многолетние исследования искусственного воспроизводства камчатского краба в условиях прямоточных бассейнов и УЗВ проводились во ВНИРО под руководством Н.П. Ковачевой. Благодаря комплексному подходу ученым удалось существенно продвинуться в решении целого ряда биотехнических вопросов, создав эффективную технологию заводского получения жизнестойкой молоди в целях ее выпуска в естественную среду обитания [Ковачева, 2000, 2001, 2002б, 2003 и многие др.].

3.3. Содержание и дорощивание промысловых особей

В 1990-х годах норвежскими учеными была высказана идея о возможности ускоренного подращивания выловленной в море разновозрастной молоди камчатского краба с целью получения физиологически полноценных особей товарного размера за счет интенсивного кормления, приводящего к увеличению частоты линек и скорости развития [Mortensen, 1995].

В 1996 году Ю.И. Орлов предположил, что дорощивание краба в искусственных условиях может оказаться не менее перспективным направлением аквакультуры, чем выращивание лосося в садках, которое позволило Норвегии занять лидирующее положение в мире по производству лососевых [Золотова, 2000]. Повышение рентабельности промысла камчатского краба при помощи дорощивания до товарного качества пререкрутов и некондиционных самцов промыслового размера рассматривалось как одно из новых и актуальных направлений практической карцинологии [Mortensen, Damsgard, 1996; Дамсгорд, 2000; Ковачева, 2005, 2006а, б; Kovatcheva, 2005; Альтов и др., 2005, Ковачева, 2008].

В тоже время, камчатский краб, являясь одним из важнейших промысловых видов ракообразных, появился на европейском рынке

живых морепродуктов. Залогом успеха реализации живых морепродуктов в отдаленных от промысла регионах является возможность их круглогодичного содержания на специальных базах передержки, ритмичной поставки потребителям при минимальных потерях в процессе транспортировок. Этим обусловлена необходимость создания прибрежных комплексов с возможностью длительного контролируемого содержания гидробионтов, использование которых позволяет осуществлять отбор жизнеспособных особей, гарантируя высокий уровень качества продукции. Кроме того, необходимо создавать подобные комплексы для приема оптовых поставок живой продукции в месте назначения с последующей реализацией непосредственно потребителям.

Все эти задачи и были призваны решить проводимые в сфере аквакультуры научные исследования по отработке технологии содержания и доращивания пререкрутов и промысловых особей камчатского краба, усовершенствованию технологии их транспортировки в живом виде. Несомненно, залогом успеха любого подобного проекта является обеспечение оптимальных условий содержания, минимизация смертности, оценка и прогнозирование жизнеспособности особей с учетом физиологических особенностей вида [Загорский, 2013].

Для доставки живых камчатских крабов с промысла на судах к базам приемки применяют различные технологии. В США наиболее распространенный способ – использование наливных трюмов с интенсивным водообменом или системой аэрации. Также используются бассейны из металла или пластика с проточной морской водой с подачей воздуха или кислорода. На небольшие расстояния крабов иногда перевозят в боксах без воды с материалами, обладающими гигроскопичными свойствами [Malmin, 2008].

В ПИНРО разработано устройство для содержания и транспортировки живых гидробионтов, сущность которого заключается в содержании перевозимых особей в емкости с водой, напоминающей плавучий садок [Анохина, Семенова, 2004]. Данное устройство предусматривает транспортировку гидробионтов по воде путем буксирования емкости, имеющей положительную плавучесть. Устройство включает емкость для размещения гидробионтов, основная часть которой выполнена из прочного водонепроницаемого материала, а кормовая – из водопроницаемого: сетного полотна или перфорированного материала. Оно может быть успешно использовано при доставке живых гидробионтов для последующего культивирования, зарыбления водоемов или реализации в торговой сети [Анохина, Семенова, 2004]. Похожие плавучие садки для содержания и транс-

портировки гидробионтов используют в норвежской аквакультуре [Midling et al., 1998].

Целенаправленные работы по разработке промышленной биотехники содержания, транспортировки товарных особей камчатского краба были начаты во ВНИРО с 2006 г. [Загорский и др., 2009; Zagorsky et al., 2009, 2011], а также исследования возможности подращивания пререкрутов и некондиционных промысловых самцов [Ковачева и др., 2005а; Kovatcheva, 2006]. При этом следует отметить, что последнее направление исследований не получило существенного развития в силу биологических особенностей вида и отсутствия на сегодняшний день экономической целесообразности.

ГЛАВА 4. БИОТЕХНИКА ПОЛУЧЕНИЯ МОЛОДИ В ЗАВОДСКИХ УСЛОВИЯХ

Важным элементом создания биотехники выращивания камчатского краба с целью пополнения природных популяций, как и для других гидробионтов, является определение оптимальной стадии развития, на которой выпуск особей в море будет эффективным. Выпускаемые особи должны обладать жизнестойкостью и способностью ведения полноценного образа жизни в естественной среде. Последнее определяется активным пищедобывательным поведением и избеганием хищников (способность находить и прятаться в укрытиях и др.).

Личинки камчатского краба ведут планктонный образ жизни, в связи с чем легко доступны для хищников. Глаукотое переходит к донному образу жизни, сохраняя способность плавания в толще воды. В природных условиях выживаемость за личиночный период по разным приблизительным оценкам составляет всего от 0,065 до 2% [Marukawa, 1933; Левин, 2001; Камчатский краб..., 2003; Клитин, 2003]. И только молодь первой стадии полностью переходит к бентосному существованию, начинает использовать укрытия для защиты от хищников. Выживаемость молоди в природных условиях выше, чем личинок, однако точные данные в литературе отсутствуют. По данным Б. Стивенса [Stevens et al., 2014] ориентировочная выживаемость камчатского краба от молоди до товарного размера может составлять 2,7%.

При культивировании молоди камчатского краба в искусственных условиях существенной проблемой является каннибализм. Его негативное влияние особенно сильно проявляется в период массовых линек [Борисов и др., 2007]. Содержание молоди камчатского

краба на более поздних стадиях, чем первой стадии молоди в искусственных условиях оказывается нецелесообразно с биологической точки зрения. Их длительное содержание в искусственных условиях может привести к отсутствию специфических поведенческих реакций (например, избегания хищников), которые формируются в природных условиях на ранних стадиях развития. С экономической точки зрения это также невыгодно, поскольку существенно увеличивает продолжительность сроков проведения работ, расходы на техническое обслуживание, корма и т.д. Следовательно, при проведении работ с целью пополнения численности природных популяций выпуск камчатского краба в море целесообразно проводить в конце первой стадии молоди.

Сотрудниками отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО» накоплен большой опыт по культивированию камчатского краба на ранних стадиях жизненного цикла как в камеральных условиях, так и в условиях береговых комплексов [Ковачева, 2008; Ковачева и др., 2010; Ковачева и др., 2012 и многие др.]. В результате проведения многолетних исследований авторами монографии разработан метод получения молоди камчатского краба в искусственных условиях, схема которого приведена на рис. 4.1.

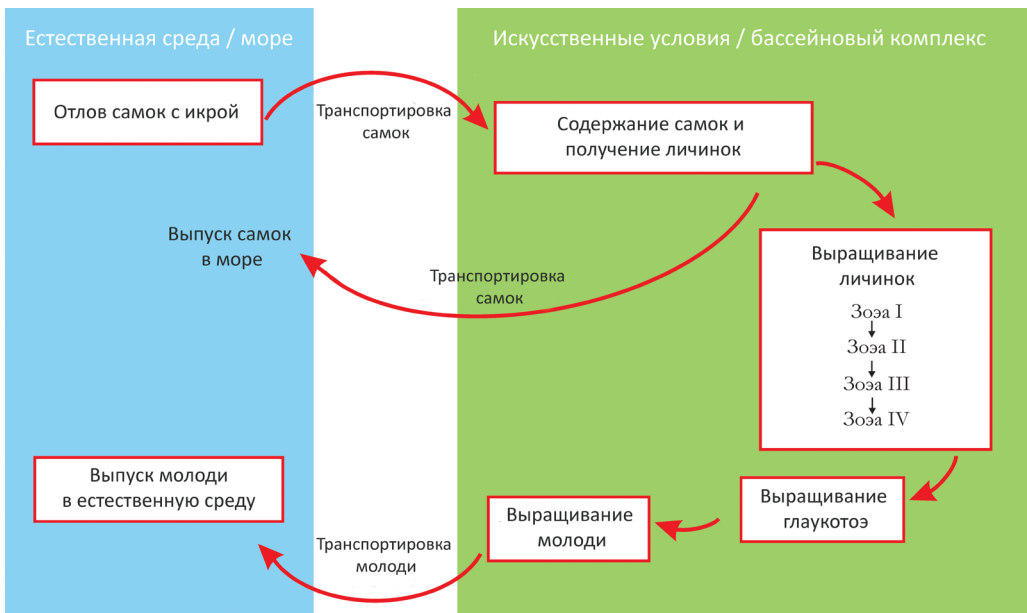


Рис. 4.1. Основные этапы получения молоди камчатского краба в заводских условиях

В разработанном методе искусственного воспроизводства и культивирования молоди крабов в заводских условиях выделяются семь этапов:

- отлов и доставка икряных самок (1);
- содержание икряных самок (2);
- содержание икряных самок в период выхода личинок из икры (3);
- выращивание личинок (4);
- выращивание глаукотоз (5);
- выращивание молоди (6);
- выпуск молоди в естественную среду (7).

Соответствие основных технологических этапов культивирования биологическим особенностям жизненного цикла вида позволило максимально снизить возможные потери при выращивании.

Результаты выполненных экспериментальных работ продемонстрировали, что бассейновые комплексы с проточной системой водообеспечения являются оптимальным решением для получения молоди камчатского крабов в заводских условиях. Сотрудниками отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО» разработан бассейновый модуль (рис. 4.2) для выращивания молоди камчатского краба

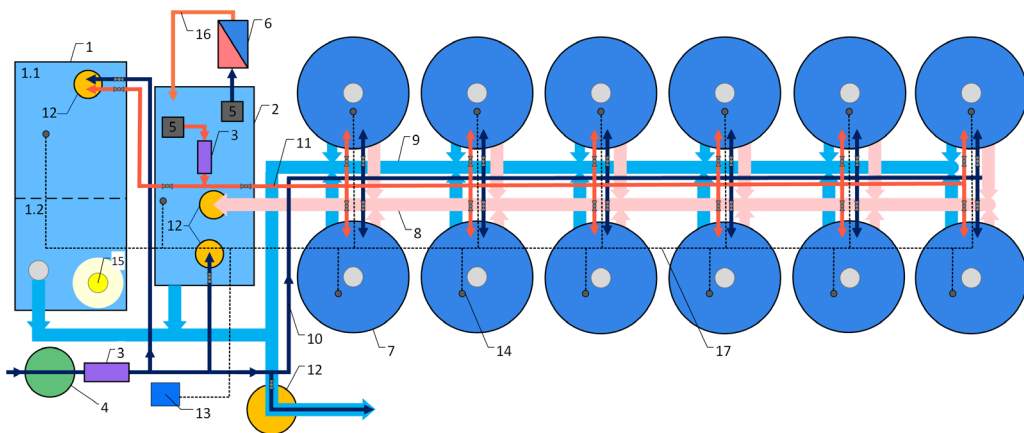


Рис. 4.2. Схема бассейнового модуля для выращивания молоди камчатского краба.

- Условные обозначения: 1 – емкость для содержания самок и получения личинок; 1.1 – отсек для содержания самок, 1.2 – отсек для концентрирования личинок; 2 – накопительная емкость; 3 – УФ-стерилизатор; 4 – песчаный фильтр; 5 – насос; 6 – блок терморегуляции (с функцией нагрева и охлаждения); 7 – емкость для культивирования личинок, глаукотоз и молоди; 8 – рециркуляционный коллектор; 9 – сливной коллектор; 10 – водопровод подачи морской воды без термостатирования; 11 – водопровод рециркуляционной системы водоснабжения; 12 – механический фильтр; 13 – компрессор; 14 – распылитель; 15 – точечный источник света; 16 – водопровод термостатирования; 17 – воздуховод



Рис. 4.3. Внешний вид модульных систем

[Kovatcheva et al., 2013; Ковачева и др., 2018]. Он включает емкость для содержания самок и сбора личинок (объемом 1,5–3,0 м³); двенадцать емкостей (объемом 0,5 м³ каждая) для выращивания личинок, глаукотоз и содержания молоди (десять служат для культивирования, а две используются для пересадки личинок при профилактической обработке бассейнов); оборудование для очистки и термостатирования воды. Рабочая емкость модуля рассчитана на посадку 500 тыс. личинок камчатского краба. При средней их выживаемости в условиях бассейнового комплекса 30–40% расчетный выход молоди на один модуль составляет 150 тыс. экземпляров. Модульная конструкция существенно облегчает проектирование бассейновых комплексов заданной мощности и позволяет выполнять все технологические операции независимо для каждой части комплекса. Это снижает риск

возникновения массовых заболеваний, что является важным условием успешного прохождения гидробионтами ранних стадий развития. Описанная модульная система (рис 4.2) неоднократно апробирована на береговых базах по культивированию краба (рис. 4.3), расположенных на побережьях Баренцева и Японского морей [Ковачева и др., 2010; 2011; 2012; 2015а; 2017].

В табл. 4.1 приведена технологическая схема, в которую включены важнейшие параметры содержания камчатского краба на различных стадиях онтогенеза.

Таблица 4.1

Технологическая схема получения молоди камчатского краба
в условиях бассейнового модуля

№	Наименование этапа	Продолжительность этапа	T (°C)	S (‰)	Освещенность, лк; режим свет : темнота, ч	Масса особи	Кормление
1	Отлов и доставка икряных самок	-	1-5	без воды	-	1,0-2,5 кг	нет
2	Содержание икряных самок	от 2 недель до 6 месяцев	1-4	30-35	50-100 10 : 14	1,0-2,5 кг	1 раз в двое сут., 0,5% от массы тела самок
3	Содержание икряных самок при отделении личинок	7-14 сут.	1-4	30-35	Темнота	1,0-2,5 кг	1 раз в двое сут., 0,5% от массы тела самок
4	Выращивание личинок	30-40 сут.	7-8	30-35	100-200 12 : 12	0,5-5 мг	3 раза в сут.
5	Выращивание глаукотоз	20-25 сут.	8-9	30-35	100-200 12 : 12	3,5-6,5 мг	отсутствует
6	Выращивание молоди	10-15 сут.	8-10	30-35	100-200 12 : 12	5,0-9,0 мг	2 раза в сут.
7	Выпуск молоди	1 сут.	8-15	30-35	-	5,0-9,0 мг	отсутствует

Ключевым фактором успешного содержания как взрослых особей, так и молоди камчатского краба являются оптимальные гидрохимические показатели в бассейнах модульного комплекса. Базовые параметры воды при культивировании вида представлены в табл. 4.2.

Таблица 4.2

Рекомендуемые гидрохимические параметры при выращивании камчатского краба

Показатели	Технологическая норма
Взвешенные вещества, мг/л	до 10
Водородный показатель (рН)	8,0–8,3
Нитриты, мг N/л	до 0,03
Нитраты, мг N/л	до 30
Аммонийный азот, мг N/л	до 0,3
Сероводород, мг/л	0
Фосфаты, мг/л	до 0,1
Щелочность, мг-экв./л	до 200
Жесткость общая, Н°	7–8
Содержание кислорода, мг/л	> 5
Соленость, ‰	30–35

4.1. Отлов и доставка икранных самок в бассейновый комплекс

Эмбриогенез камчатского краба занимает 280–300 суток. За счет нахождения развивающихся икринок на плеоподах самки их смертность незначительна. Создание и поддержание оптимальных условий в ходе всего эмбрионального периода камчатского краба – трудоемкий и дорогостоящий процесс [Зубкова, 1964; Марковцев и др., 1987; Nakanishi, 1987 и др.]. В этой связи проведение мероприятий по получению молоди камчатского краба, в особенности в промышленных масштабах, экономически целесообразно начинать, когда икра уже находится на завершающих этапах эмбриогенеза.

Икранных самок камчатского краба отлавливают из природных популяций для последующего их размещения в бассейнах берегового комплекса. После получения личинок самок вновь выпускают в естественную среду. Отлов самок может осуществляться осенью в октябре или в начале года – в феврале-марте. Второй период предпочтительнее, к этому моменту возраст эмбрионов составляет 9–10 месяцев и в этом случае существенно сокращается период содержания самок, а значит и затраты.

Необходимое количество икранных самок определяется исходя из запланированного количества выпускаемой молоди, размера и плодовитости самок. Для Мурманской области и Приморья нами разработа-

ны Биотехнические показатели по выращиванию молоди камчатского краба (табл. 4.3) и предложены для внесения в «Методику расчета объема добычи (вылова) водных биологических ресурсов, необходимого для обеспечения сохранения водных биологических ресурсов и обеспечения деятельности рыболовства в целях аквакультуры (рыбоводства)», утвержденную приказом Минсельхоза России от 30 января 2015 г. № 25. «Об утверждении Методики расчета объема добычи (вылова) водных биологических ресурсов, необходимого для обеспечения сохранения водных биологических ресурсов и обеспечения деятельности рыболовства в целях аквакультуры (рыбоводства)» (зарегистрирован в Минюсте России 20.02.2015, рег. № 36147).

Таблица 4.3

Биотехнические показатели по выращиванию молоди камчатского краба

№ п/п	Показатели	Мурманская область	Приморский край
1.	Средняя масса самок при вылове, кг:	2,00	1,54
2.	Средняя рабочая плодовитость, тыс. шт.	160	130
3.	Выживаемость производителей, %:		
	3.1. транспортировка	100	90
	3.2. выдерживание		
	3.2.1. кратковременное*	80	80
	3.2.2. длительное**	50	50
	Икра:		
4.	4.1. инкубация	90	90
5.	Личинки:		
	5.1. зоза I	90	95
	5.2. зоза II	85	90
	5.3. зоза III	85	90
	5.4. зоза IV	80	80
6.	Постличинки (глаукотоз)	75	75
7.	Молодь (I стадия)	75	80
8.	Средняя масса выпускаемой молоди, г	0,004	0,005

Выживаемость за период, %

Таблица 4.3

Окончание

№ п/п	Показатели	Мурманская область	Приморский край
9.	Диапазон допустимых значений средней массы при выпуске, г		
	9.1. молоди	0,004–0,005	0,005–0,006
10.	Производители (самки), необходимые для выпуска 1 млн шт. молоди:		
	- при кратковременном выдерживании самок		
	- количество, экз.	27	32
	- масса, кг	47,00	49,6
	- при длительном выдерживании самок		
	- количество, экз.	47	51
	- масса, кг	94,00	78,54

Примечания: * – 7–14 суток; ** – 5–6 месяцев.

Поскольку лов носит непромысловый характер и количество добываемого краба относительно невелико, достаточно выставить 1–3 порядка стандартных крабовых ловушек на глубинах от 30 до 70 м.

Отлов самок проводят с учетом климатических и океанологических особенностей конкретного года и данных о протекании эмбриогенеза камчатского краба в районе вылова в условиях предшествующих лет с таким расчетом, чтобы выход личинок из икры произошел через 7–14 суток после доставки самок в контролируемые условия.

Сроки вылупления личинок определяются, прежде всего, температурой воды в период эмбрионального развития [Sato, 1958; Weber, 1967; Shirley, Shirley, 1989; Баканев, Кузьмин, 1999; Федосеев, Григорьева, 2001; Матюшкин, 2000, 2001; Сенников, Шацкий, 2002; Камчатский краб..., 2003 и др.]. Так, на акватории Ура-Губы Баренцева моря в 2002–2006 гг. ранний выход личинок из икры был вызван более высокой температурой воды по сравнению с предшествующим периодом [Кузьмин, Гудимова, 2002]. По данным А.М. Сенникова и А.В. Шацкого [2002] в холодные 1998–1999 гг. появление личинок камчатского краба в планктоне в Ура-Губе отмечено в конце марта – в апреле и завершение выхода из икры в июне, а в условиях повышенного теплосодержания водных масс в 2000 г. выход личинок из икры проходил в феврале – начале мая.

Для более точного прогнозирования времени отлова самок камчатского краба и вылупления личинок необходимо опираться на данные круглогодичного мониторинга температуры воды в районе предполагаемого вылова.

Основываясь на опыте выполненных авторами монографии работ, для Баренцева и Японского морей можно рекомендовать проводить отлов самок камчатского краба с целью получения личинок в конце февраля – начале марта.

Успешность проведения отлова, доставки и содержания икряных самок в значительной степени зависит от их физиологического состояния. В связи с этим необходимо уделять особое внимание качеству отбираемых из естественной среды особей.

Отловленных самок сортируют, выбраковывая молодых, яловых и слишком старых, а также самок, отложивших новую икру. Для получения личинок рекомендуется отбирать особей массой 1,0–2,5 кг с шириной карапакса от 110 до 145 мм, в крайнем случае – не менее 80 мм, без повреждений внешних покровов и имеющих высокую двигательную активность. Желательно, чтобы икра у крабов, отобранных для воспроизводства, находилась на стадии глазка, а абсолютная плодовитость составляла не менее 100 тыс. икринок. Продолжительность содержания полностью зависит от стадии развития эмбрионов, поэтому при наличии выбора для получения личинок нужно отбирать самок с эмбрионами на более поздних стадиях развития (рис. 2.2).

Рекомендуется максимально сократить продолжительность транспортировки. Длительная транспортировка может отрицательно сказаться на жизнеспособности икры, а также стать причиной стресса, потери икры и преждевременного выхода личинок.

В случае, когда вылов осуществляется с помощью крупных судов, икряных самок помещают в бассейны или пластиковые боксы с проточной морской водой. Такой способ требует наличия соответствующего оборудования, но позволяет проводить транспортировку на большие расстояния [Загорский, 2011].

В случае отлова самок водолазным способом с небольшой лодки или катера возможность размещения бассейнов отсутствует, и транспортировка особей осуществляется в специальных транспортных термоизолированных контейнерах. В этом случае температура воды в них не должна отличаться от температуры морской воды в месте вылова более чем на 2–4 °С. Контейнер дополнительно должен быть оснащен системой аэрации. Продолжительность транспортировки самок от места вылова до бассейнового комплекса в этом случае не должна превышать 12 часов.

Кроме того перевозку икрыных самок можно осуществлять и «сухим» способом: в термоизолированных контейнерах без воды с влажным наполнителем. Продолжительность транспортировки самок в этом случае не должна превышать 6 часов.

Существенную роль при транспортировке самок без воды играет температура воздуха. Температура окружающей среды ниже 0 °С может привести к обморожению не только жабр и конечностей, но и икринок. В то же время воздействие прямых солнечных лучей и температура среды выше 7 °С пагубно отражаются на транспортировке всех возрастных групп камчатского краба. Таким образом, оптимальной температурой для транспортировки является диапазон от 1 до 5 °С [Загорский, 2013].

Транспортировку икрыных самок в термоизолированных контейнерах без воды с влажным наполнителем можно рассматривать как альтернативу перевозке в бассейнах или контейнерах с водой на судне при наличии технических проблем, угрозе попадания в бассейны распресненной или грязной заборной воды, а также при краткосрочной транспортировке.

При поступлении самок камчатского краба в бассейны берегового комплекса необходимо регистрировать общие размерные и весовые характеристики особей, отмечать повреждения и проводить мечение. Для мечения можно использовать пластиковые метки, закрепляемые на конечностях самок с помощью пластиковых хомутов (рис. 4.4).

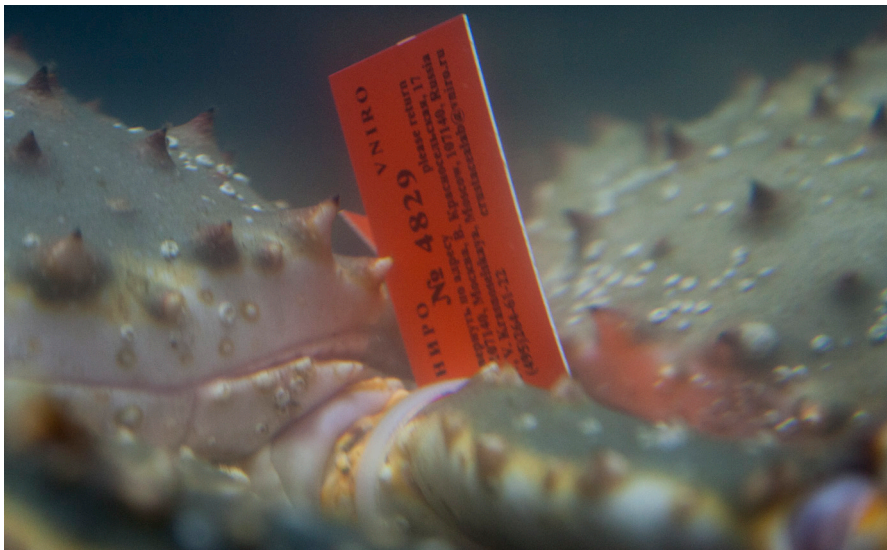


Рис. 4.4. Самка с меткой, закрепленной в основании четвертого перепода

Самок крабов следует распределять по бассейнам для получения личинок в зависимости от стадии развития эмбрионов. О сроках вылупления личинок из икры можно судить по количеству желтка в головогруды эмбрионов. Отсутствие желтка в головогруды и наличие пустых оболочек в кладке может свидетельствовать о начавшемся вылуплении личинок.

Соблюдение вышеперечисленных требований по отбору и транспортировке икраных самок позволило успешно перевозить их от места вылова на дальние расстояния. Например, неоднократно осуществлялась транспортировка для последующего содержания и проведения научных исследований в условиях установок с замкнутым водоиспользованием (УЗВ) в аквариальной отдела аквакультуры беспозвоночных ФГБНУ «ВНИРО» в Москве.

4.2. Содержание икраных самок до начала выхода личинок из икры

После завершения транспортировки самок помещают в бассейны с рабочей глубиной не менее 0,5 м, где они содержатся до появления личинок. Бассейны могут иметь системы с проточным, оборотным или замкнутым водоснабжением.

Самок помещают в бассейны с такой же температурой воды, как в транспортировочных контейнерах. Допустимая плотность посадки самок – 2–4 экз./м² и зависит от их размера.

При содержании производителей в бассейнах необходимо уделять внимание поддержанию допустимых гидрохимических показателей (табл. 4.2). Особое внимание следует обратить на поддержание оптимальных значений солености воды. Даже кратковременное существенное снижение солености (ниже 25‰) может приводить к преждевременному выходу личинок из икры, а при значительном распреснении и к гибели самок.

Контроль и регулирование температуры, а также аэрация воды являются обязательными условиями при транспортировке и переноске самок. Акклимация самок с икрой и эмбрионов к искусственным условиям выращивания за счет плавного повышения температуры воды позволяет избежать негативных последствий стресса при дальнейшем выращивании [Kovatcheva, 2001; Ковачева, 2002а, б; Ковачева и др., 2004]. Самок, отловленных в конце зимы – начале весны, содержат при температуре на 1–2 °С выше, чем температура воды в естественной среде. Для ускорения эмбриогенеза температуру постепенно (на 0,5–1 °С в сутки) повышают до 3–5 °С.

При отлове самок в осенний период их содержат при температуре естественной среды. На рис. 4.5 представлена динамика температуры в емкости с самками, отловленными в октябре в Японском море. Вылупление личинок у самок началось в сроки, сходные с естественной популяцией, но было более растянутым, чем в случае отлова самок весной.

В период содержания икранных самок кормление рекомендуется проводить один раз в двое суток. Предпочтительным кормом является мясо кальмара, нарезанное кусками размером 3–5 см. Масса корма, необходимого для одного кормления, составляет 0,5% от общей массы содержащихся крабов.

При содержании икранных самок рекомендуется придерживаться следующих биотехнических показателей (табл. 4.4).

Определение состояния икры следует проводить раз в десять суток у самок, помещенных в бассейны осенью, и раз в пять суток у самок, отловленных в конце зимы – начале весны.

В период содержания самок по их поведению можно определить приближение момента массового вылупления личинок. Сигналом его начала служит активная вентиляция икры. В это время самка приподнимается на ходильных конечностях, отгибает abdomen и совершает колебательные движения плеоподами с икрой (рис. 4.6). К моменту появления личинок такое поведение самки наблюдается каждый час, продолжаясь в среднем 1–2 минуты. Чаще всего массовое вылупление личинок происходит в вечернее или ночное время.

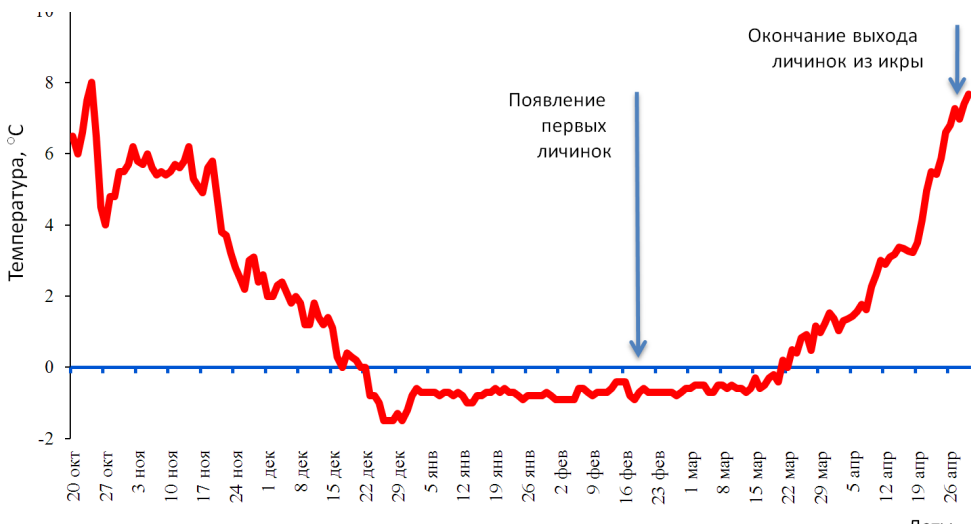


Рис. 4.5. Динамика температуры в емкостях с икранными самками в период содержания с октября по апрель

Таблица 4.4
Биотехнические показатели содержания икряных самок камчатского краба

Показатель	Значение
Плотность посадки, экз./м ²	2-4
Температура воды, °С: – осенний вылов – вылов в конце зимы – начале весны	естественная 1-5
Водообмен, объемов емкости/сут.	5-10
Режим освещения, свет: темнота, час	10 : 14
Освещенность, лк	50-100
Удельная биомасса самок, кг/м ²	7-10
Средняя рабочая плодовитость, тыс. шт. на самку	130-160 (см. табл. 4.3)
Продолжительность содержания до вылупления личинок, сут.: – осенний вылов – вылов в конце зимы – начале весны	150-210 до 45
Продолжительность вылупления личинок из икры, сут.	3-20



Рис. 4.6. Самка, вентилирующая икру в период вылупления личинок

4.3. Содержание икряных самок в период выхода личинок из икры

До начала вылупления личинок емкость с самками следует разграничить на две части, установив перфорированную перегородку. В дальней от стока части емкости находятся самки, а ближайшую к стоку – подсвечивают точечным источником света (рис. 4.7).



Рис. 4.7. Емкости для содержания самок до и после вылупления личинок

В технологическом плане точное определение начала вылупления личинок является важным моментом, позволяющим снизить их смертность. В связи с этим при появлении эмбрионов последних стадий развития следует ежедневно контролировать наличие личинок в емкостях с самками, чтобы своевременно начать их пересадку для дальнейшего культивирования.

Положительный фототаксис личинок камчатского краба дает возможность концентрировать их около источника света при низкой освещенности основной части емкости. Частота кормления самок на этом этапе снижается – корм вносят 1 раз в трое суток. Технологические показатели содержания самок в период сбора и отделения личинок представлены в табл. 4.5.

Вылупление личинок у одной самки обычно занимает от одной до двух недель (рис. 4.8). При этом наиболее массовое (более 80–90%) вылупление продолжается 3–7 суток.

Таблица 4.5

Технологические показатели отделения личинок камчатского краба от самок

Показатель	Значение
Температура воды, °С	1–5
Водообмен, объемов емкости /сутки	5–10
Освещенность, лк	0 (темнота)
Точечный источник света для концентрации личинок, лк	1000
Время работы точечного источника света	круглосуточно

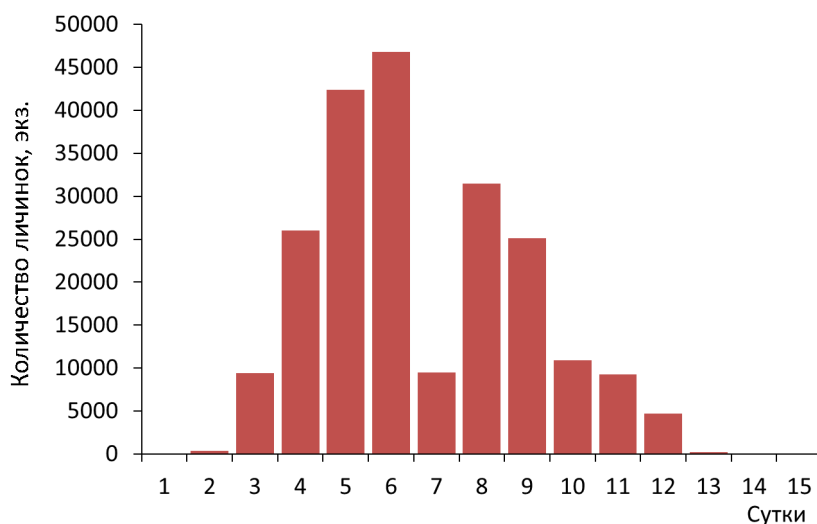


Рис. 4.8. Динамика вылупления личинок у самки камчатского краба, после ее размещения в комплексе (температура в емкости колебалась от 4 до 7 °С)

Вышедших из икры и переместившихся в освещенную часть личинок дважды в сутки собирают при помощи сифона, подсчитывают (рис. 4.9) и отсаживают в выростные емкости до создания желаемой плотности посадки. В целях снижения стресса личинок при пересадке, рекомендуется следующая последовательность действий.

Для отделения от самки и концентрации личинок (зоа I) можно использовать специально разработанное на основе фототаксиса устройство (патент РФ № 76547 на полезную модель). Оно позволяет отделить максимально возможное количество личинок после выхода



Рис. 4.9. Емкость объемом 10 литров с зоэа I: количество личинок в емкости оценено в 7, 12, 26 тыс. экз., соответственно

из икры и повышает выживаемость за счет снижения травматизма при пересадке их в выростные емкости [Ковачева и др., 2008].

В этот период также необходимо контролировать морфологические и физиологические характеристики личинок. Возникновение дефектов морфологии в этот период чаще всего связано с проблемами при линьке со стадии презоэа на стадию зоэа I. У личинок, не перелинявших в течение полутора часов с момента выхода из икры, отмечались многочисленные деформации роострума, шипов карапакса, щетинок конечностей и тельсона (рис. 4.10). Личинки с существенными деформациями погибали или имели ограниченную подвижность вследствие неправильного развития придатков тела [Эпельбаум, 2004]. Деформации придатков тела обнаруживались у ослабленных или абортивных личинок, полученных вследствие стресса. Как показали проведенные нами эксперименты, такие нарушения оказывали существенное негативное влияние на жизнеспособность личинок. Большая доля личинок с деформациями является свидетельством низкого качества потомства. Хорошим показателем качества личинок является их активное движение в направлении источника света. Личинки, полученные в начале и в конце периода вылупления сразу после вылова и транспортировки самок, часто бывают ослаблены и имеют морфологические дефекты. При обнаружении высокой доли слабых личинок или личинок с морфологическими отклонениями (рис. 4.10) необходимо отказаться от их использования для дальнейшего выращивания.

Помимо морфологических деформаций, еще одним отрицательным показателем является наличие большого количества желтка в головогруды личинок. Обычно, к моменту выхода личинок из икры

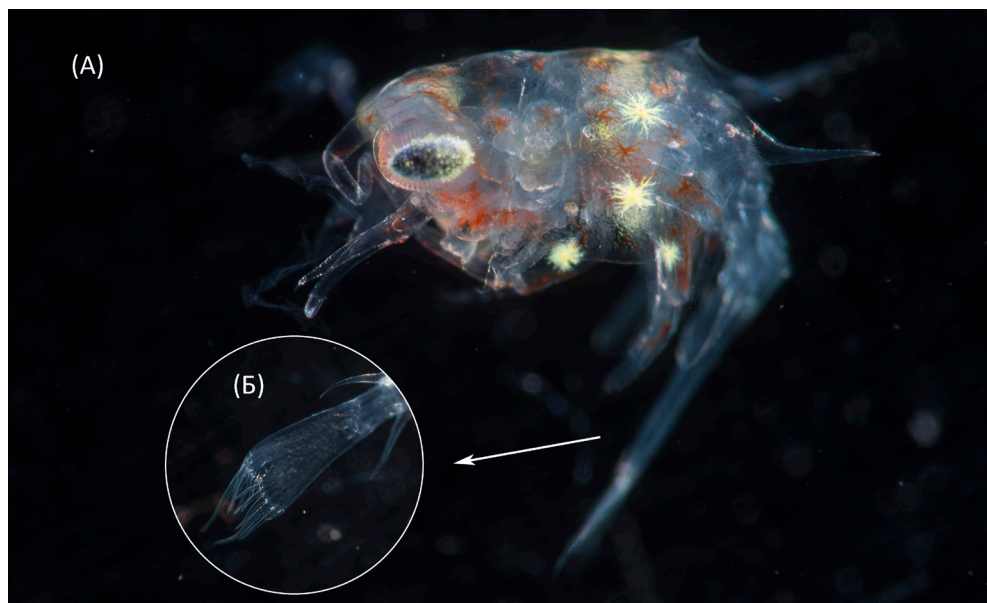


Рис. 4.10. Зоэа I камчатского краба с деформациями роострума и тельсона: А – личинка с морфологическими дефектами, Б – деформация тельсона

желток у эмбрионов практически полостью расходуется. Присутствие структурированного желтка в головогрудии презозы и зоэа I свидетельствует о преждевременном вылуплении. Чаще всего это может быть результатом стресса при транспортировке самок или превышения допустимых значений концентраций азотистых соединений в воде.

Заполнение выростных емкостей личинками должно осуществляться в максимально короткие сроки и не превышать 24 часов. Увеличение продолжительности загрузки выростных емкостей приводит к значительной рассинхронизации развития личинок, что негативно сказывается на итоговой выживаемости особей. Основные биологические показатели презозы камчатского краба представлены в табл. 4.6.

Таблица 4.6
Биологические показатели презозы камчатского краба

Показатель	Значение
Возраст, сут.	1
Длина карапакса, мм	2,5–3,0
Масса, мг	0,5–1,0

По окончании выхода личинок из икры самки могут быть выпущены в естественную среду. При этом следует учитывать, что в течение короткого срока (от нескольких дней до нескольких недель) по окончании вылупления личинок у самок происходит репродуктивная линька. В природных условиях вылупление личинок из икры у камчатского краба имеет растянутый характер, поэтому, не исключены случаи, когда у части самок еще продолжается вылупление личинок из икры, а у других особей уже происходит линька. В этом случае необходимо отсадить линяющих особей в отдельные емкости и дожидаться момента затвердения покровов и начала питания. Этот период обычно продолжается около двух недель. После отвердения покровов и начала питания самки могут быть выпущены в естественную среду.

4.4. Выращивание личинок на стадиях зоэа I–IV

Ранние этапы онтогенеза камчатского краба являются наиболее уязвимыми. Смертность в ходе планктонной фазы наиболее высока – в природных условиях после прохождения планктонных стадий выживает и оседает не более 1–2% личинок [Marukawa, 1933].

Этап «Выращивание личинок» является наиболее трудозатратным. Именно в этот период активно растущие личинки краба проходят череду частых линек и очень чувствительны к изменениям показателей среды.

На данной фазе жизненного цикла у камчатского краба может усиливаться каннибализм. От качественных и количественных характеристик кормления на этапе выращивания зоэа I–IV зависят скорость развития и рост. Кроме того, у зоэа происходит формирование энергетического резерва, необходимого для успешного прохождения стадии глаукотоз.

Плотность посадки и каннибализм. Исследователи отмечали каннибализм камчатского краба на разных стадиях развития [Sato, Tanaka, 1949; Nakanishi, 1987; Brodersen et al., 1990; Дамсгорд, 2000]. Наиболее детально каннибализм зоэа камчатского краба исследовали Б.Г. Стивенс и К.М. Суини [Stevens, Swiney, 2005]. Выполненные авторами монографии исследования [Kovatcheva et al., 2006; Ковачева, 2006а; Борисов и др., 2007] показали, что с начала личиночного периода камчатский краб проявляет интенсивный каннибализм (рис. 4.11), который тесно связан с плотностью посадки особей.

Среди погибших особей доля жертв каннибализма незначительно менялась в ходе всего личиночного периода, его уровень не снижался и в межличиночный период. Причина – тонкие покровы личинок [Бори-

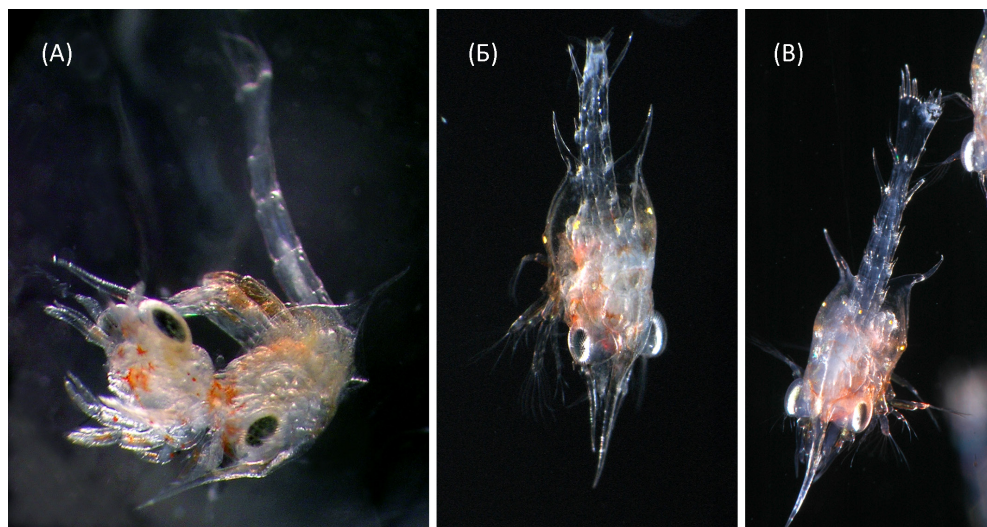


Рис. 4.11. Каннибализм (А) и травмированные (живые личинки с откусенным и поврежденным тельсоном) в результате каннибализма (Б, В) личинки камчатского краба

сов и др., 2005; Ковачева, 2006а; Kovatcheva et al., 2006; Тertiцкая и др., 2006а, б; Борисов и др., 2007; Tertitskaya et al., 2007]. Случаи каннибализма наблюдали преимущественно при образовании скоплений личинок на дне емкостей, вызванных, по-видимому, неравномерностью их освещения, концентрированием корма на участках дна со слабым течением и эффектом роения. Наибольшая смертность личинок от каннибализма наблюдалась на стадиях зоэа II и зоэа III, включая период линьки при переходе от одной стадии к другой. При выращивании личинок следует избегать совместного содержания особей разных возрастов, так как это может способствовать увеличению каннибализма как на личиночных стадиях, так и при переходе на стадию глаукотоз.

К предпосылкам каннибализма, связанным с содержанием в искусственных условиях, можно отнести высокие плотности содержания, стресс, вызванный различными причинами, недостаточную сбалансированность искусственных кормовых рационов, неравномерность освещения выростной емкости, неоптимальная организация потоков воды в емкости, способствующая образованию застойных зон. Устранение этих факторов или смягчение их воздействия позволит снизить уровень каннибализма при выращивании краба в искусственных условиях [Ковачева и др., 2005а; Борисов и др., 2007; Tertitskaya et al., 2007].

В естественных условиях личинки краба не образуют скоплений высокой плотности [Баканев, Кузмин, 1999; Матюшкин, Ушакова, 2002 и др.]. Вероятность образования больших скоплений зооа – низкая, так как вылупление личинок длится 3–4 недели, а в популяции растягивается на 3–4 месяца. Например, в Татарском проливе максимальная плотность зооа I составляла 452 экз./м² [Клитин, 2003] и вероятность встречи двух особей мала. Следовательно, в естественных условиях каннибализм у личинок камчатского краба маловероятен.

В условиях искусственного культивирования одним из важнейших технологических параметров выращивания гидробионтов является плотность посадки. По данным японских исследователей оптимальная плотность посадки с точки зрения скорости роста и выживаемости личинок I–IV стадий составляет до 80 экз./л [Nakanishi, Naryu, 1981; Nakanishi, 1987]. Исследователи из ТИНРО [Марковцев, Брегман, Пржеменецкая и др., 1987] в качестве оптимальной при выращивании в аквариумах рекомендовали плотность посадки 50–70 экз./л. Выполненные авторами монографии экспериментальные работы в аквариальных условиях показали, что плотность посадки более 50 экз./л существенно увеличивает каннибализм и снижает выживаемость личинок [Борисов и др., 2007]. Дальнейшие наши исследования в производственных условиях прибрежных береговых комплексов [Ковачева и др., 2010, 2011, 2012; Борисов и др., 2014], позволили усовершенствовать технологию культивирования за счет подбора искусственного освещения, рационов и режима кормления, улучшения качества воды, оптимизации ее циркуляции. Это дало возможность увеличить плотность посадки одновозрастных личинок в выростных бассейнах в 2 раза, т.е. до 100 экз./л (рис. 4.12). Дальнейшее увеличение плотности посадки неэффективно.

Корма и кормление личинок. Известно, что качественный и количественный состав пищи является одним из определяющих факторов, влияющих на выживаемость, рост и развитие личинок крабов [Sulkin, 1975; Incze, Paul, 1983; Sulkin, McKeen, 1999 и др.]. Высокая смертность личинок камчатского краба на ранних стадиях развития во многом обусловлена недостаточной энергетической ценностью корма [Paul et al., 1989].

Кормление личинок камчатского краба должно отвечать следующим условиям:

- по количеству, размеру и составу корм должен соответствовать морфологическим особенностям ротового аппарата и пищевым потребностям личинок на каждом этапе их развития;

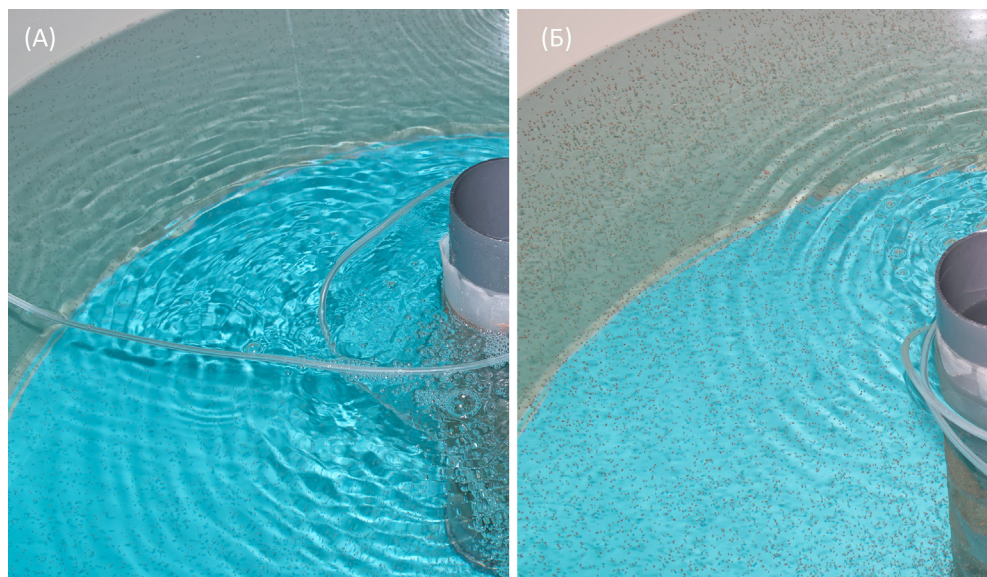


Рис. 4.12. Выростная емкость с личинками начальная плотность посадки 100 экз./л: А – стадия зоэа I; Б – стадия зоэа III (выживаемость 90–95%)

- присутствие корма в выростных емкостях не должно приводить к существенному ухудшению гидрохимического режима;
- метод культивирования должен обеспечивать постоянный доступ личинок к корму в необходимом количестве;
- в целях снижения каннибализма и равномерного обеспечения кормом разновозрастных особей (за счет индивидуальных особенностей развития в одной емкости всегда присутствуют личинки разного размера) следует использовать корма, длительное время сохраняющие плавучесть, так как осевший на дно корм привлекает личинок, вызывая их концентрацию в одном месте и усиление каннибализма.

При внесении корма в аквариум или экспериментальную емкость характер движения личинок не меняется. По-видимому, для личинок не характерен поиск корма, они захватывают лишь те пищевые объекты, которые попадают в район ловчего аппарата. Ф. Беркес при описании питания эвфаузиид назвал этот способ питания «*encounter feeding*», что можно приблизительно перевести как «питание при столкновении с пищевым объектом» [Berkes, 1975]. Захват пищи происходит при помощи эндоподитов максиллипод. В акте захвата и удержания добычи нередко участвует и тельсон: изгибаясь, личинка при помощи тельсона проталкивает пищевой объект в направлении

ротовых конечностей. Личинки способны захватывать и потреблять как небольшие объекты, например, одноклеточные водоросли, так и крупные, сравнимые с собой по размеру. На последний факт указывают многочисленные случаи каннибализма. При этом следует отметить, что крупные объекты потребляются личинками лишь частично.

В ходе большинства исследований, выполненных авторами монографии как в аквариальных условиях, так и в бассейновых комплексах в качестве основного корма использовали науплии артемии (*Artemia* sp.). Науплии артемии обладают высокой пищевой ценностью, малым размером, тонкими покровами и высокой жизнеспособностью в широком диапазоне условий среды. Это удобный в использовании и наименее трудоемкий в культуре живой корм. Его активно применяют для кормления как рыб, так и десятиногих ракообразных на ранних стадиях развития [New, Valenti, 2000; Кулеш, 2010]. Науплии артемии хорошо зарекомендовали себя в качестве корма для личинок камчатского краба [Ковачева, 2002a; Epelbaum, Kovatcheva, 2005; Ковачева и др., 2005a; Кряхова и др., 2011; Ковачева и др., 2018]. Науплии *Artemia* sp. получали путем инкубации цист. Личинок кормили живыми науплиями, полученными после 24 часов инкубации цист при температуре 25–27 °С.

На первых постэмбриональных стадиях онтогенеза у многих видов десятиногих ракообразных зарегистрировано наличие лецитотрофного и факультативно-лецитотрофного питания: у всех видов речных раков [Holdich, 2001]; креветок рода *Macrobrachium*, в частности, у *M. nipponense* [Хмелева и др., 1997], *M. amazonicum* [Anger, Hayd, 2010], *M. rosenbergii* [Борисов, Кряхова, 2011]; близких к камчатскому крабу крабоидов *Lithodes santolla* и *Paralomis granulose* (сем. Lithodidae) [Calcagno et al., 2005] и др. Долгое время не было точно известно, сохраняются ли запасы желтка на стадии зоэа I камчатского краба и возможно ли для нее лецитотрофное или факультативно-лецитотрофное питание, а также возможно ли прохождение линьки со стадии зоэа I на стадию зоэа II без питания.

Наши исследования показали, что структурированный желток у эмбрионов в небольшом количестве может сохраняться до выхода личинок из икры. У зоэа I в первые сутки после выхода из икры структурированного желтка отмечено не было, однако сквозь покровы тела были видны липидные капли, предположительно являющиеся запасом питательных веществ.

Для определения в какой степени у камчатского краба энергетические запасы зоэа I могут быть использованы для компенсации не-

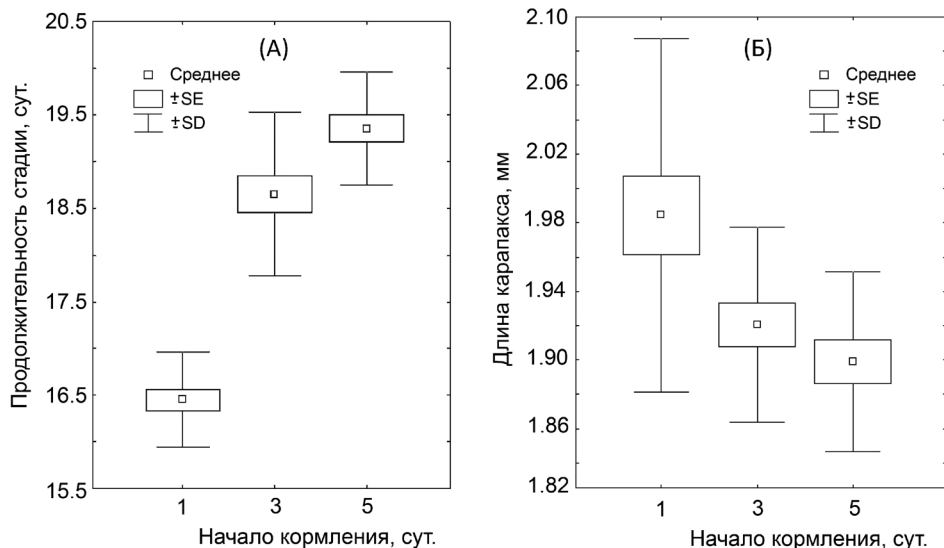


Рис. 4.13. Зависимость роста и скорости развития личинок камчатского краба от сроков начала кормления: А – продолжительность стадии зоеа I; Б – длина карапакса личинок зоеа II (без учета задних шипов карапакса и роострума)

достатка или отсутствия корма выполнен специальный эксперимент [Кряхова и др., 2012]. Исследовали влияние сроков начала кормления личинок (1, 3, 5 суток) на результаты выращивания. При этом часть личинок содержали без корма на протяжении 28 суток.

Без кормления личинки не перелиняли на стадию зоеа II, а к 28 суткам большая часть особей (85%) погибла. При начале кормления на пятые сутки выживаемость до стадии зоеа II составила 85%, при кормлении с первых и третьих суток – 100%.

Раньше всех перелиняли на стадию зоеа II личинки, корм которым начали вносить в первые сутки, а в вариантах эксперимента, где кормление личинок начали на 3 и 5 сутки, линька на стадию зоеа II прошла позже (рис. 4.13 А). Зоеа II, которых кормили с первых суток, были крупнее, чем в двух других группах (рис. 4.13 Б).

Полученные результаты показали, что личинки камчатского краба после выхода из икры имеют энергетические резервы, позволяющие им пережить отсутствие корма в течение 5 и более суток. Однако это негативно сказывается на росте и скорости развития. Это позволяет сделать вывод, что у личинок камчатского краба лецитотрофное питание отсутствует, а имеющиеся запасы питательных веществ позволяют лишь частично компенсировать возможный недостаток кормовых объектов.

Важным для аквакультуры показателем является суточный рацион. Избыток корма негативно сказывается на выживаемости, так как ухудшается гидрохимический режим и увеличивается риск появления бактериальных и грибковых инфекций [Zheng, Fang, 1998]. Величина суточного потребления корма зависит от концентрации пищи в среде, массы животного, температурных показателей культивирования. В определенных пределах увеличение концентрации пищи в среде приводит к возрастанию рациона животных до некоторой предельной величины, которую можно назвать максимальным рационом. Она отражает предельные возможности пищедобывательной деятельности животных в данных условиях [Сущеня, 1973].

Согласно данным Х. Курата [Kurata, 1960a] за весь период личиночного развития при температуре воды 8–12 °С одна особь потребляет порядка 760 науплиев. Установлено, что при более высокой температуре период личиночного развития короче, однако суточное потребление выше. Закономерностей в суточном ритме питания выявлено не было, за исключением того факта, что зоэа I стадии несколько активнее потребляли пищу в ночное время с 21.00 до 09.00 часов.

Т. Наканиши исследовал потребление личинками камчатского краба науплиев артемии при различных температурах воды; согласно результатам его экспериментов при 8 °С личинки I–IV стадий потребляли от 12 до 58 науплиев в сутки. Однако эти эксперименты были поставлены с использованием лишь пяти личинок каждой стадии [Nakanishi, 1987].

Нами исследована зависимость величины потребления корма личинками камчатского краба от концентрации пищевых объектов [Erelbaum, Kovatcheva, 2005]. Полученные величины максимального потребления (М) характеризуют физиологическое состояние полной насыщенности, при котором потребление пищи больше не возрастает, несмотря на дальнейшее увеличение ее концентрации в среде. На графиках этот показатель можно определить по выходу экспериментальных точек на плато (рис. 4.14). Значения максимальных суточных рационов личинок I–IV стадий приведены в табл. 4.7.

На рис. 4.15 приведена зависимость между массой и суточным потреблением кормовых объектов личинками I–IV стадий [Ковачева, Эпельбаум, 2003]. Поскольку в ходе развития личинок часть особей погибает, расход науплиев на одно кормление следует корректировать в соответствии с изменениями плотности посадки. При этом концентрация науплиев не должна опускаться ниже оптимальной для потребления величины (см. ниже).

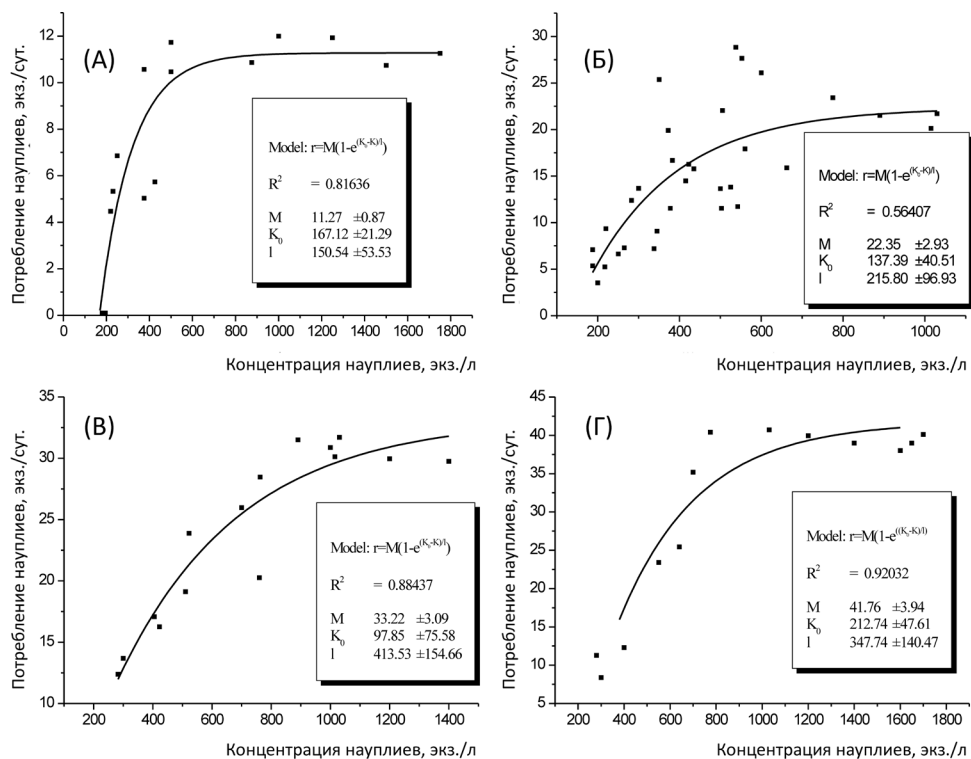


Рис. 4.14. Зависимость величины суточного рациона зоа I–IV (А–Г) от концентрации науплиев артемии в емкости

Таблица 4.7

Максимальное суточное потребление науплиев артемии личинками камчатского краба I–IV стадий зоа

Стадия	Масса личинки		Максимальное суточное потребление (M)		
	сырая, мг	сухая, мг	науп./экз.	мг сырой массы/экз.	мкг сухой массы/экз.
ZI	0,86	0,110	11,3	0,294	47,46
ZII	1,41	0,165	22,4	0,582	94,08
ZIII	2,00	0,250	33,2	0,863	139,44
ZIV	2,67	0,300	41,8	1,087	175,56

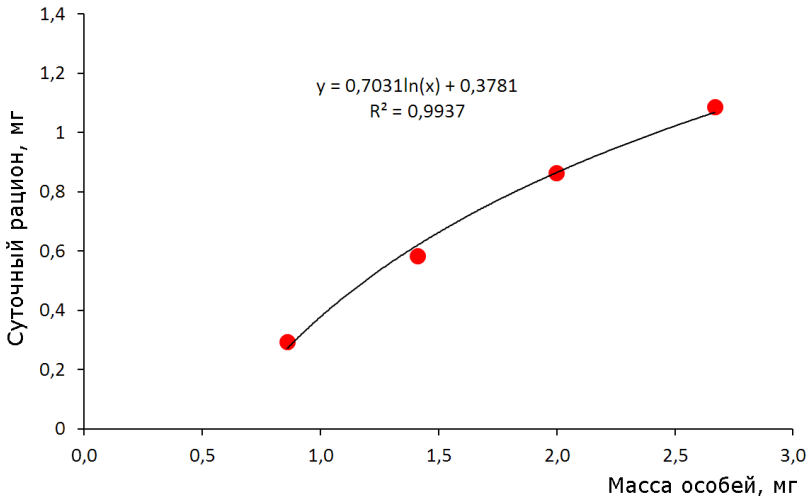


Рис. 4.15. Зависимость величины суточного потребления пищи от массы тела личинок камчатского краба (при кормлении науплиями *Artemia* sp.)

Эксперименты в аквариальных условиях показали, что для обеспечения хорошей выживаемости личинок крабов концентрация пищевых объектов должна составлять от 600 до 1600 экз./л [Brick, 1974; Bigford, 1978]. Нами установлены начальные концентрации науплиев артемии в воде [Epelbaum, Kovatcheva, 2005], необходимые для обеспечения максимального рациона личинкам камчатского краба (приведены в табл. 4.7), обозначенные в литературе как «начальный лимитирующий уровень» [McMahon, 1965]. При меньших концентрациях науплиев артемии в воде личинки не получают достаточно корма. При плотности посадки 30–40 личинок на литр оптимальная начальная концентрация науплиев составила порядка 400–600 экз./л для зоа I, 600–800 экз./л для зоа II, 800–1000 экз./л для зоа III и 1000–1200 экз./л для зоа IV стадии. Кроме того, при расчете вносимых в выростные емкости кормов следует учитывать потери корма, происходящие при их вымывании из выростной емкости при циркуляции и подмене воды.

С началом работ по искусственному воспроизводству камчатского краба актуальным стал поиск новых кормов для личинок. Так, С. Сато и Ш. Танака [Sato, Tanaka, 1949] использовали в качестве корма для личинок камчатского краба яичный желток, сухое молоко (не содержащее сахара), мясо камчатского краба (сухое и вареное), сырую печень камчатского краба и трески, а также культуру диатомовых водорослей *Nitzschia* sp. Российские исследователи – яичный порошок, пище-

вые дрожжи, одноклеточные водоросли *Monochrysis*, *Phaeodactylum* и науплии артемии [Марковцев, Брегман, Пржеменецкая и др., 1987], однако эффективны были только науплии артемии. Также проведены эксперименты по кормлению зоэа трохофорами пяти видов полихет, отловленных в естественной среде; наилучшие результаты достигнуты при кормлении личинок трохофорами полихет *Polydora sp.* и *Phyllodoce groenlandica* (Sato, Tanaka, 1949). Х. Курата изучал выживаемость зоэа при использовании следующих видов живых кормов: диатомовые водоросли *Skeletonema costatum*, трохофоры полихет *Choneteres* и науплии артемии. Наилучшие результаты получены при кормлении науплиями артемии, высокая выживаемость личинок достигалась при использовании трохофор полихет [Kurata, 1959]. А. Пол с соавторами проводили эксперименты по кормлению зоэа I камчатского краба личинками на копеподитных стадиях и взрослыми рачками отряда Copepoda (*Pseudocalanus spp.*, *Acartia spp.*, *Orthionia spp.*) [Paul, Paul, 1980]. Низкая выживаемость личинок на корме растительного происхождения отмечалась при использовании монокультур водорослей *Nitzschia sp.*, *Skeletonema costatum* и *Chaetoceros spp.* Это приводило к высокой (от 84 до 100%) смертности особей уже при линьке на стадию зоэа II [Sato, Tanaka, 1949; Kurata, 1959; Paul et al., 1989]. Также изучено кормление зоэа I камчатского краба диатомовыми водорослями *Thalassiosira nordenskioldii*, что дало наилучшие результаты при применении водорослей в качестве основного корма для зоэа при концентрации 1800 кл./мл. Выживаемость личинок до стадии зоэа II при содержании в монокультуре водоросли составляла 75% [Paul, Paul, Coyle, 1989]. Однако нет данных о выживаемости на последующих стадиях развития. Авторами монографии также проведена оценка возможности кормления личинок камчатского краба диатомовыми водорослями (*Skeletonema costatum* и *Thalassiosira nordenskioldii*) и различными видами комбикормов [Кряхова и др., 2011; Ковачева и др., 2015]. Установлено, что ни диатомовые водоросли, ни протестированные виды комбикормов не могут заменить науплии артемии.

При подборе кормов и разработке режима кормления личинок актуальными являются оценки избирательности их питания, а также скорости прохождения корма через пищеварительный тракт [Кряхова и др., 2010].

Нами выполнены эксперименты, в которых личинкам камчатского краба в качестве корма предлагались науплии *Artemia sp.*, комбикорм с добавлением растительных компонентов Micron (фирма SERA) и мелко измельченный активированный уголь [Кряхова и др., 2010]. В экспериментах личинки поедали все типы предложенных

кормов как усвояемых, так и не перевариваемых (активированный уголь). Науплии *Artemia* sp. чаще (на 10–20%) других кормовых частиц оказывались в желудках личинок. Однако это могло быть обусловлено как предпочтением личинками науплиев, так и тем, что они оказались более доступны и удобны для захвата. По-видимому, у личинок отсутствует избирательность. Главную роль играет размер частиц корма.

При определении частоты внесения кормов в выростные емкости важными являются такие параметры, как скорость захвата корма и насыщения, время прохождения корма через желудочно-кишечный тракт особей (появления первых пеллет и время, необходимое для переваривания всей порции корма). В проведенных авторами монографии экспериментах [Кряхова и др., 2010] при кормлении личинок науплиями *Artemia* sp. (концентрация науплиев > 6000 экз./л) насыщение основной массы особей происходило спустя 60 минут после внесения корма. К этому моменту более 90% от общей численности личинок заполняли свои желудки кормом, жидкая фракция которого начинала поступать в пищеварительную железу. Таким образом, для разового кормления личинок камчатского краба в искусственных условиях оптимальное время выдерживания особей в емкости с высокой концентрацией корма составляет один час.

Статистически значимых различий между продолжительностью прохождения корма через желудочно-кишечный тракт (ЖКТ) на разных стадиях личиночного развития нами не выявлено (рис. 4.16 А). Как у зоэ I, так и у зоэ IV первые пеллеты появляются в среднем спустя 105–110 минут после захвата корма.

Кроме того, не обнаружено статистически значимых различий между временем прохождения животного (науплии *Artemia* sp.) и растительного (комбикорм «Micron») кормов (рис. 4.16 Б). У личинок стадии зоэ III при питании обоими типами кормов первые пеллеты появляются спустя два часа после захвата пищи. Однако из этого не следует, что переваривание растительного и животного корма идет с одинаковой скоростью. В проведенном эксперименте мы можем оценить только время, через которое выводятся непереваренные остатки, но не продолжительность ферментативного разложения пищевых частиц в желудке и пищеварительной железе.

Сходное время прохождения корма через ЖКТ на четырех стадиях зоэ обусловлено отсутствием существенных изменений в строении ЖКТ личинок [Эпельбаум, 2004; Epelbaum et al., 2006].

Науплии *Artemia* sp. длительное время держатся в толще воды и остаются доступными для личинок краба. Поэтому их можно вносить

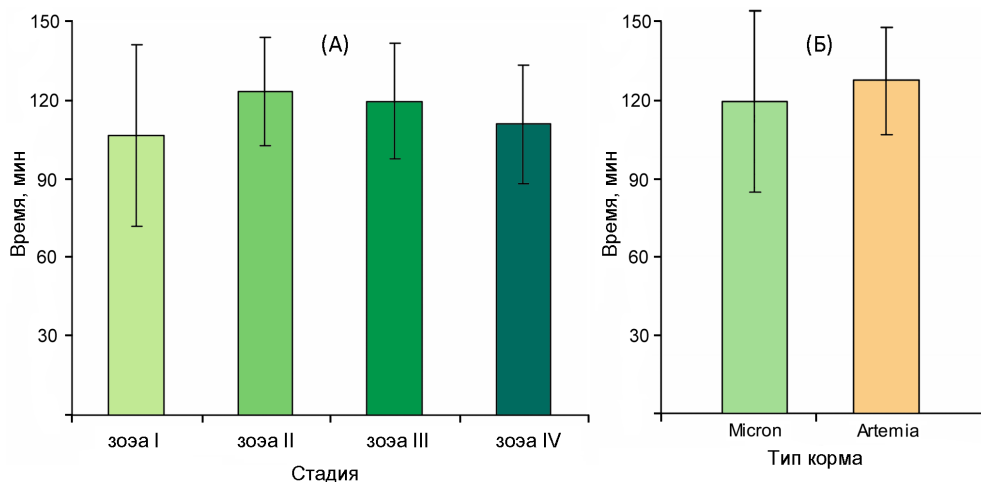


Рис. 4.16. Время прохождения корма через пищеварительный тракт (время появления первых пелет): А – в зависимости от личиночной стадии (корм науплии *Artemia* sp.); Б – в зависимости от типа корма (личинки зоэа III)

в емкости с личинками два-три раза в сутки. Поскольку продолжительность прохождения пищи через ЖКТ практически не зависит от типа корма и не меняется в зависимости от стадии зоэа, нет практического смысла изменять частоту кормлений в этот период.

Как уже сказано выше, основным кормом для личинок камчатского краба при искусственном выращивании являются науплии жаброногого рачка *Artemia* sp. Среди кормовых объектов науплии артемии наиболее легко культивируются и имеют хорошую питательную ценность, они остаются живыми и активными при температуре 8 °С и солености 32‰ в течение 16–24 часов.

Средние показатели роста и развития личинок при кормлении науплиями артемии [Ковачева, 2000; Ковачева, Эпельбаум, 2003; Эпельбаум, Ковачева, 2003] приведены в табл. 4.8.

Кормление и чистку емкостей проводят в следующей последовательности:

1. Погибших личинок и остатки корма удаляют со дна при помощи сифона, сливая осадок в широкую неглубокую емкость объемом 5–10 л. Погибших личинок из осадка просматривают под биноклем для определения причин смертности, проведения измерений, определения стадий развития. В периоды, сопровождающиеся повышенной смертностью личинок (после пересадок, в периоды линек), а также в случае внесения избыточного количества корма чистку следует производить 2 раза в сутки.

Таблица 4.8

Рост и развитие личинок камчатского краба в искусственных условиях при кормлении науплиями *Artemia* sp.

Стадия зоза	Продолжительность стадии, сут. / градусо-дни	Длина карапакса, мм	Длина рострума, мм	Сырая масса, мг	Сухая масса, мг
I	11 / 88	1,28	1,22	0,86	0,110
II	9 / 72	1,46	1,46	1,41	0,165
III	9 / 72	1,77	1,64	2,00	0,250
IV	10 / 80	1,89	1,75	2,67	0,300

2. Перед кормлением включают освещение, обеспечивающее равномерное распределение личинок в выростных емкостях.

3. Останавливают подачу воды в емкости.

4. Равномерно распределяют необходимое количество науплиев по объему выростных емкостей.

5. Через час возобновляют подачу воды, включают основное освещение.

Кормление личинок проводят 2–3 раза в сутки. Для кормления используют живых науплиев, полученных после 24 часов инкубации. Более длительная инкубация при высоких значениях температуры приводит к снижению питательной ценности науплиев. Технологические характеристики процесса получения живого корма представлены в табл. 4.9. Для адаптации науплиев к температурным условиям выростных емкостей контейнер с науплиями артемии и аэрацией предварительно помещают на 30 минут в емкость с прохладной водой (8–10 °С).

Таблица 4.9

Технологические характеристики процесса получения науплиев артемии

Показатель	Значение
Продолжительность инкубации, ч	24
Температура при инкубации, °С	28–30
Соленость инкубационного раствора, ‰	25–35
Освещенность, лк	2000
Содержание кислорода в инкубационном растворе, мг/л	5–7
Понижение температуры воды с науплиями	в течение 30 мин. до 8–10 °С

Высокая чувствительность и низкая устойчивость личинок к колебаниям факторов внешней среды определяют необходимость строгого соблюдения бионормативов и технологического процесса выращивания, таких как: плотность посадки, скорость водообмена, поддержание оптимальных гидрохимического и температурного режимов, обеспечение необходимого количества и качества кормов, своевременная чистка емкостей и постоянный контроль состояния личинок (наблюдение за поведением, оценка морфологических изменений). Поскольку личинки краба ведут планктонный образ жизни, установки в емкостях дополнительных субстратов не требуется. Однако для формирования равномерного распределения личинок и снижения каннибализма важное значение имеют токи воды в выростной емкости, препятствующие образованию скоплений, оседанию личинок и кормовых объектов на дно емкости. Для поддержания равномерного распределения личинок также необходимо равномерное освещение. Наличие непитающейся стадии глаукотоз, следующей за зою IV, определяет исключительную важность должного обеспечения кормом (количественно и качественно). Основные биотехнические показатели этапа культивирования зоя I–IV камчатского краба представлены в табл. 4.10.

Таблица 4.10

Биотехнические показатели выращивания личинок камчатского краба

Показатель	Значение
Температура воды, °С	7–8
Водообмен, раз/сут.–	3–5
Наличие субстратов	отсутствуют
Режим освещения, свет : темнота, час	12 : 12
Освещенность, лк	100–200
Распределение освещения	равномерное
Продолжительность выращивания, сут.	30–40
Количество личиночных стадий	4
Выживаемость личинок до стадии глаукотоз, %	50–60
Тип корма	живые науплии <i>Artemia sp.</i>
Частота внесения корма, раз/сут.	2–3

Таблица 4.10

Окончание

Показатель	Значение
Величина рациона, мг/особь:	
зона I	0,294
зона II	0,582
зона III	0,863
зона IV	1,087
Масса личинок, мг:	
в начале этапа	0,5–1,0
в конце этапа	4,0–5,0

4.5. Выращивание глаукотоз

Линька со стадии зона IV на стадию глаукотоз (рис. 4.17) сопровождается значительными изменениями в морфологии особи, связанными с переходом к бентосному образу жизни [Epelbaum et al., 2006]. Глаукотоз можно содержать в тех же выростных емкостях, где выращивались личинки. В случае, если предполагается содержать глаукотоз в новых емкостях, их собирают при помощи сифона или концентрируют на субстратах и переносят вместе с субстратами. При содержании глаукотоз температура в емкостях может быть повышена на 1–2 °С по сравнению с температурой содержания личинок. При температуре воды 8–10 °С продолжительность стадии глаукотоз составляет около 20 суток.

Исследования авторов монографии подтвердили, что на стадии глаукотоз особь не питается [Ковачева, 2002а, б; Эпельбаум, 2002; Epelbaum, Borisov, 2006; Epelbaum, Borisov, Kovatcheva, 2006]. Однако при культивировании в период линьки зона на глаукотоз в выростных емкостях отмечены случаи нападения зона IV на только что перелинявших глаукотоз. Сходная ситуация наблюдалась и в период линьки глаукотоз на стадию молоди, когда глаукотоз подвергались нападением со стороны молоди [Борисов и др., 2007]. Этим и можно объяснить ошибочные сведения некоторых авторов о случаях каннибализма и питания на стадии глаукотоз [Nakanishi, 1987; Левин, 2001], которые, по всей видимости, основывались на убыли пищевых объектов и самих глаукотоз в эксперименте. При этом глаукотоз не питались, но сами подвергались каннибализму. Для минимизации случаев каннибализма в период линьки на стадии глаукотоз и молоди необхо-



Рис. 4.17. Глаукотоз камчатского краба

димо стремиться к максимальной синхронности развития. Поэтому особенно важными являются отбор и посадка в выростные емкости для дальнейшего культивирования личинок одного возраста. При посадке личинок в выростные емкости наилучшим вариантом является заполнение отдельных емкостей личинками, сроки вылупления которых не превышают 12 часов.

Плотность посадки. Японские исследователи считали, что с точки зрения скорости роста и выживаемости оптимальная плотность посадки глаукотоз составляет до 20–25 экз./л [Nakanishi, Naryu, 1981; Nakanishi, 1987]. Однако, исходя из установленной афагии особей на этой стадии, плотность их посадки не лимитируется проявлениями каннибализма, а зависит от организации токов воды и освещения в емкости. Указанные характеристики должны обеспечивать равномерное распределение плавающих особей в толще воды и определять количество и тип используемых субстратов для оседания глаукотоз. При соблюдении всех условий культивирования проведение рассадки особей на этой стадии не является целесообразным. Учитывая, что рекомендуемая плотность посадки зооа I составляет 100 экз./л, а выход из них глаукотоз – 50–60% (табл. 4.10), плотность посадки последних составит примерно 50–60 экз./л.

Субстраты для оседания. Выполненные нами эксперименты [Кряхова и др., 2013] продемонстрировали, что наличие субстратов в емкости влияет на выживаемость на стадии глаукотоз и ее продолжительность. В эксперименте использовано два типа субстратов: водоросль *Ahnfeltia tobuchiensis* (массовое оседание глаукотоз камчатского краба на эту водоросль отмечается в природе) [Переладов, 2003; Павлов 2003] и пластиковую сетку. Выживаемость глаукотоз на сетчатом субстрате, установленном на первые сутки, составила 100%. В группах с субстратом из сетки, установленным на 7-й день, и без субстрата выживаемость составила 95% и 89% соответственно. Наименьшая выживаемость зарегистрирована в группе с субстратом из *Ahnfeltia tobuchiensis* – 80%. Продолжительность стадии была наименьшей при установке субстрата в первые сутки, а наибольшей – в варианте без субстрата (рис. 4.18 А). Однако эти различия не были статистически значимы.

Наиболее крупной оказалась молодежь в группе с сетчатым субстратом, выставленным на первые сутки, – средняя ширина карапакса особей в ней составила 1,97 мм (рис. 4.18 Б). Самые маленькие размеры (1,85 мм) имела молодежь в варианте без субстратов. Различия были статистически значимы ($p \leq 0,05$). Особи с субстратом анфельция также имели меньшую ширину карапакса, чем особи в варианте с сетчатым субстратом – 1,89 мм.

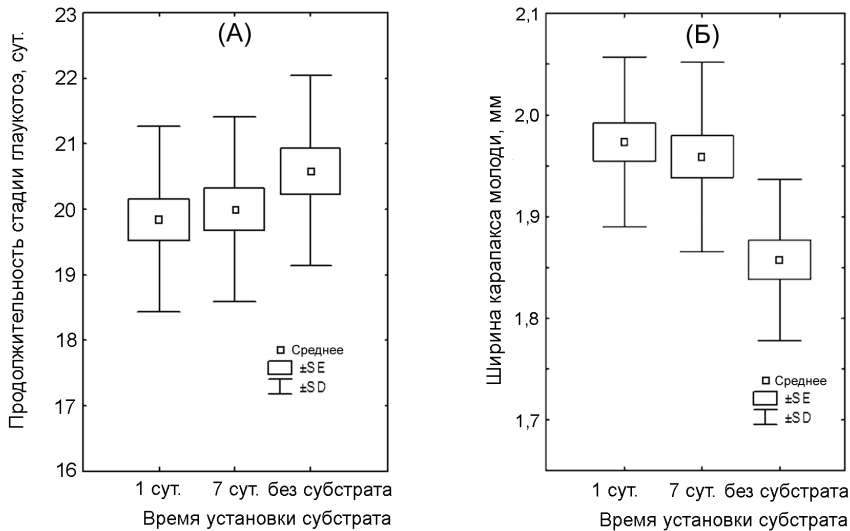


Рис. 4.18. Продолжительность стадии глаукотоз камчатского краба (А) и ширина карапакса молоди (Б) при разном времени установки субстрата

Таким образом, от наличия в емкости субстрата зависит как выживаемость, так и размер молоди камчатского краба. Видимо, в отсутствие подходящего для оседания субстрата глаукотоэ тратит больше времени на поиск приемлемого места для оседания, в результате увеличивается расход энергетических запасов организма. Следствием увеличения энергетических трат и физиологического ослабления особей, по-видимому, являются их гибель в процессе линьки и меньшие размеры после линьки на стадию молоди. Данные об увеличении продолжительности стадии глаукотоэ камчатского краба в отсутствие подходящего субстрата получены в экспериментах, выполненных Б. Стивенсом и Х. Киттакой [Stevens, Kittaka, 1998]. Сходные результаты были получены и для других видов крабов – *Clibarnarius erythropus* [Harms, 1992], *Rhithropanopeus harrisi* [Fitzgerald et al., 1998].

В связи с этим субстраты для оседания следует размещать в емкостях сразу после начала линьки личинок на стадию глаукотоэ. В ходе личиночного периода развития возрастает асинхронность линек, в связи с чем период линьки всех особей на глаукотоэ может занимать от 3 до 7 суток. В течение этого времени в емкостях одновременно находятся и личинки, и глаукотоэ. Своевременное размещение субстратов позволяет уберечь глаукотоэ от каннибализма со стороны личинок.

Субстрат должен позволять глаукотоэ легко удерживаться на нем и не препятствовать чистке емкостей.

По литературным и нашим данным глаукотоэ камчатского краба предпочитают структурированные субстраты, за которые они могут уцепиться, с большим количеством полостей, где можно укрыться [Stevens, Kittaka, 1998; Loher, Armstrong, 2000; Stevens, 2003]. Б. Стивенс и К. Суиней [Stevens, Swiney, 2005] в экспериментах с субстратом естественного происхождения установили, что наиболее предпочитаемыми глаукотоэ являются гидроиды и водоросли. Глаукотоэ избегают оседания на песок в связи с его подвижностью.

По нашим данным (рис. 4.19) использование искусственных субстратов в технологическом процессе культивирования молоди камчатского краба удобнее и эффективнее, чем макрофитов. Субстраты из водорослей необходимо периодически менять во избежание возникновения процессов гниения. Пластиковые субстраты значительно технологичнее и обладают рядом преимуществ: длительный срок службы, возможность повторного использования, санитарная обработка дезинфицирующими средствами, удобство хранения.



Рис. 4.19. Эксперименты с различными типами субстратов

Первоначально авторами монографии были использованы субстраты с нитчатой структурой, имитирующие водоросли. Размещение в емкостях субстрата из пластиковых нитей снижало каннибализм, но являлось причиной гибели личинок, которые запутывались в них. Дальнейшие исследования [Ковачева и др., 2010; Кряхова др., 2013] показали, что оптимальным является субстрат из жесткой синтетической сетки с диаметром ячеей 1 мм. Затем были поставлены эксперименты по оптимизации размещения субстратов в выростной емкости. Установлено, что наилучшим вариантом является использование сетчатых субстратов размером 750 x 120 мм, размещенных в виде волнообразных полотен с применением грузов, поплавков и направляющих (рис. 4.20). Такой тип субстрата по сравнению с другими испытанными образцами (красная водоросль *Ahnfeltia tobuchiensis*, различного рода синтетические волокна и др. (рис. 4.19) обеспечивает хорошее оседание глаукотоз, исключает запутывание еще непере линявших зоза IV и скопление погибших особей, остатков несъеденного корма (науплий артемии), других загрязнений. На один бассейн объемом 500 л необходимо 50 субстратов общей площадью 4,5 м² (т.е. удельная площадь укрытий составляет 9 м²/м³), что соответствует плотности посадки глаукотоз 4,0–4,5 тыс. экз./м² субстрата.

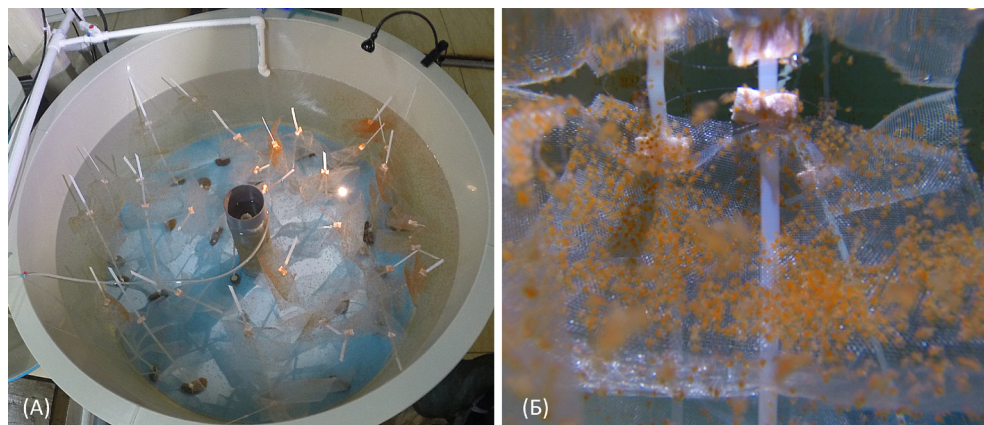


Рис. 4.20. Пластинчатые, волнообразные субстраты из сетки:
А – расположение в выростной емкости; Б – вид снизу

В период культивирования не все глаукотоз постоянно находятся на субстрате, часть особей держится в толще воды. Только в последние 3–4 суток перед линькой на стадию молоди глаукотоз перестают плавать. Наблюдения Б. Стивенса и Х. Киттаки [Stevens, Kittaka, 1998] в аквариумах показали, что глаукотоз камчатского краба проявляют плавательную активность в дневные часы, будучи в значительной степени неподвижными в ночное время. В аквариумах со смешанными субстратами доля плавающих глаукотоз в начале стадии была 28%, но уменьшалась до 10% и менее к середине стадии. В выполненных нами экспериментах [Борисов и др., 2012] в дневное время также наблюдали увеличение количества плавающих особей. В течение первых семи суток их количество было статистически значимо выше, чем в ночное время (рис. 4.21). Плавающие глаукотоз преимущественно держались у поверхности воды. Следовательно, можно заключить, что на стадии глаукотоз особи активно перемещаются в дневное время в поисках наиболее освещенных субстратов, а при снижении общей освещенности ночью не покидают занятые ими днем субстраты. На 6–7 сутки с момента начала эксперимента количество плавающих глаукотоз начало снижаться, а четкая суточная динамика исчезла (рис. 4.21). Последние плавающие глаукотоз были отмечены на 14 сутки эксперимента. Снижение плавательной активности глаукотоз на протяжении стадии отмечено и другими авторами [Stevens, Kittaka, 1998].

По результатам собственных экспериментов [Борисов и др., 2012] при выборе глаукотоз субстрата для оседания важным является не только тип субстрата, но и его размещение в емкости, освещенность,

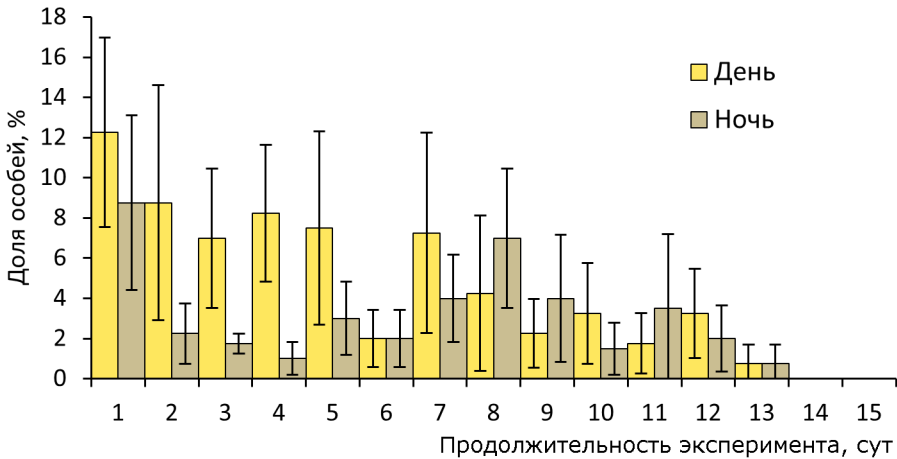


Рис. 4.21. Суточная динамика количества плавающих в толще воды глаукотоз

наличие и конфигурация токов воды. Наиболее предпочтительными оказались освещенные субстраты, расположенные у поверхности воды (рис. 4.22, 4.23). Такой выбор, по-видимому, объясняется наличием у глаукотоз положительного фототаксиса [Erelbaum et al., 2007a; Borisov et al., 2011]. Плавающие особи отмечены преимущественно у поверхности воды, что также подтверждает преобладание фототаксиса над геотаксисом [Borisov et al., 2011]. Очевидно, фототаксис является основным фактором, обуславливающим распределение глаукотоз на субстратах при оседании. Поэтому при проведении работ по искусственному воспроизводству камчатского краба для успешного оседания глаукотоз освещенность установленных субстратов должна быть выше, чем других частей выростной емкости. При отсутствии подходящего субстрата для оседания на стадии глаукотоз и мегалопы у многих видов десятиногих ракообразных увеличиваются продолжительность стадии и смертность [O'Connor, 1991; Harvey, 1993; Stevens, Kittaka, 1998; Barria et al., 2010; Кряхова и др., 2013].

В конце стадии глаукотоз и после перехода особей на стадию молоди наблюдалась их перегруппировка на субстратах. В период с 10 по 15 сутки увеличилось число особей на нижних субстратах и снизилось на верхних (рис. 4.23), после чего началась миграция особей с обоих типов субстрата на дно.

Снижение плавательной активности особей в последние дни стадии глаукотоз связано, по-видимому, с морфологическими изменениями перед линькой на первую стадию молоди. Происходящая в даль-

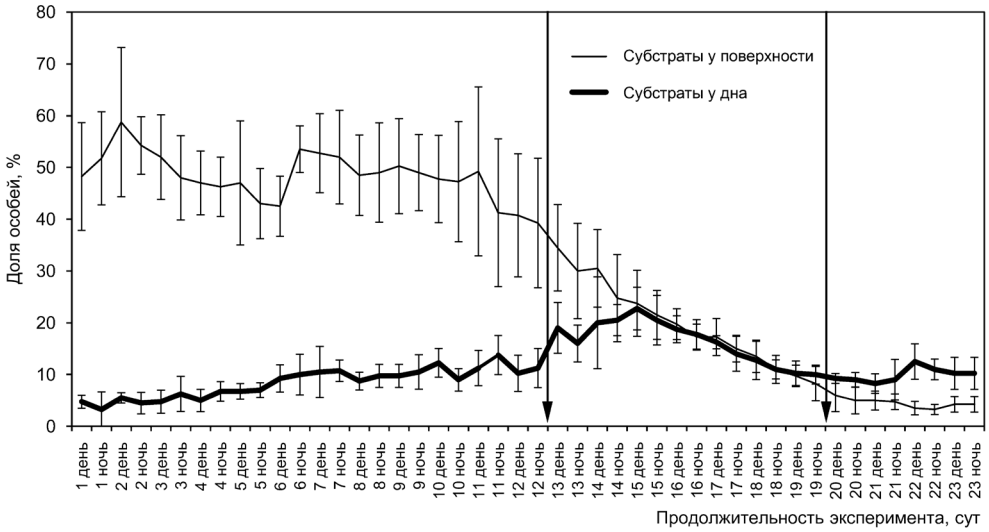


Рис. 4.22. Динамика предпочтения освещенных и затененных субстратов особями (глаукотоз и молодь) камчатского краба. Доли особей на субстратах, расположенных у поверхности и у дна, суммированы. Стрелками отмечены начало и конец линьки глаукотоз на стадию молоди

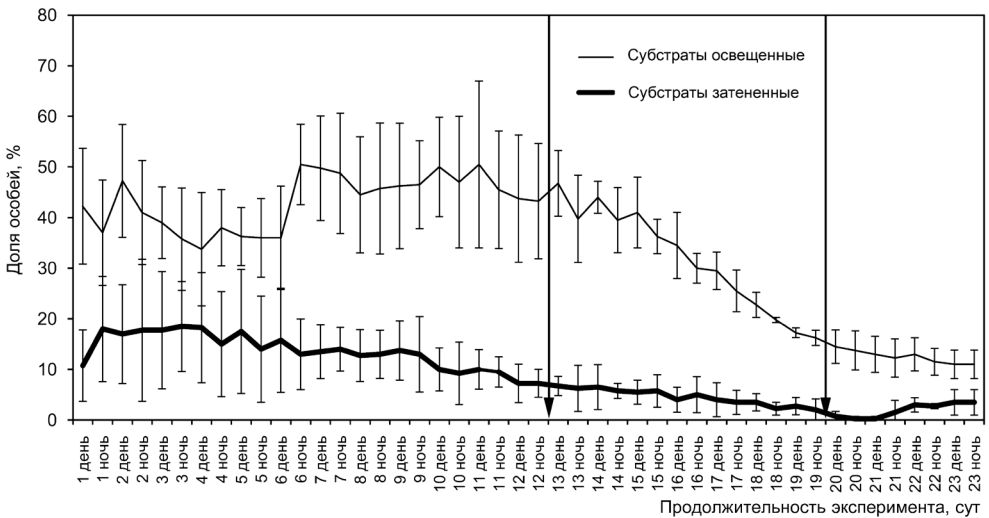


Рис. 4.23. Динамика предпочтения субстратов, расположенных у дна и у поверхности, особями (глаукотоз и молодь) камчатского краба. Доли особей на освещенных и затененных субстратах суммированы. Стрелками отмечены начало и конец линьки глаукотоз на стадию молоди

нейшем миграция с верхних субстратов ко дну может иллюстрировать процесс, происходящий в естественной среде, когда молодь постепенно покидает поверхность субстратов и занимает более защищенные места на дне.

Успешное проведение этапа по выращиванию глаукотоз зависит от количества накопленных энергетических резервов на стадии зоза, от типов используемых субстратов, времени их установки и расположения в выростных емкостях. Поскольку глаукотоз содержится без пищи, регулярной чистки емкостей не требуется. Чистку дна, удаление погибших и ослабленных особей проводят по мере необходимости, соблюдая ту же последовательность действий, как при чистке выростных емкостей с личинками.

В случае соблюдения всех биотехнических норм выживаемость глаукотоз от стадии зоза I в среднем составляет 50–60% (от зоза IV – 60–75%). Основные биотехнические показатели этапа содержания глаукотоз представлены в табл. 4.11.

Таблица 4.11

Биотехнические показатели содержания глаукотоз камчатского краба

Показатель	Значение
Температура, °С	8–9
Водообмен, объемов емкости / сут.	3–5
Тип субстратов для оседания	Синтетическое сетчатое полотно
Режим освещения, свет : темнота, ч	12 : 12
Освещенность, лк	100–200
Распределение освещения	Равномерное
Продолжительность содержания, сут.	20–25
Тип питания	Афагия
Выживаемость от зоза I до стадии глаукотоз, %	50–60
Масса глаукотоз, мг	3,5–6,5

4.6. Подращивание молоди до возраста 10–15 суток

На I стадии происходит переход молоди к полностью бентосному образу жизни, который сопровождается изменениями морфологии [Erelbaum et al., 2006]. Плеоподы редуцируются, вторая-четвертая

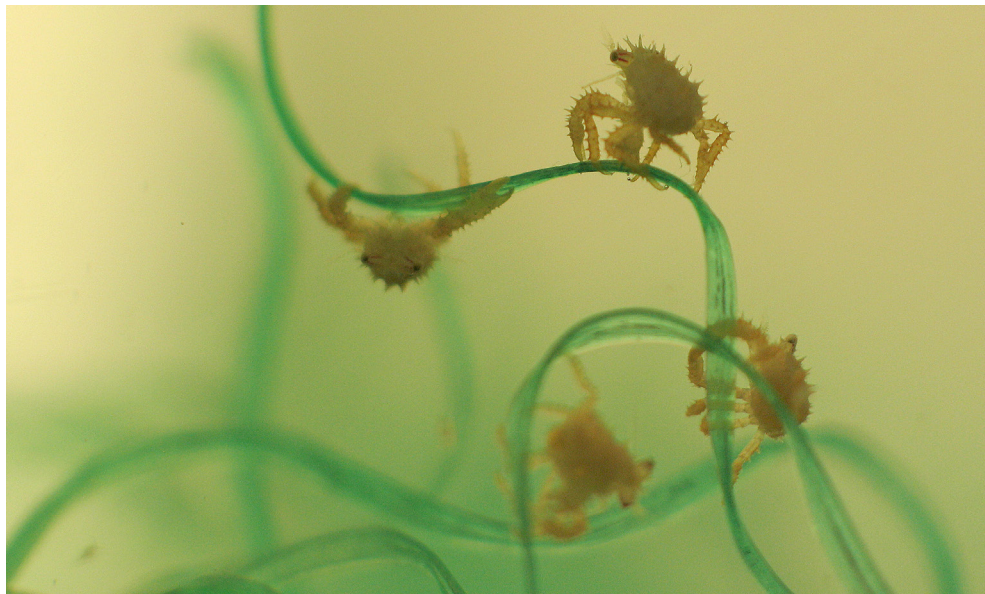


Рис. 4.24. Молодь первой стадии на субстрате

пары переопод начинают использоваться для хождения по дну, покровы кальцифицируются и становятся непрозрачными (рис. 2.11, 4.24). Молодь начинает питаться. Ширина карапакса молоди на первой стадии составляет 1,5–2,0 мм, а средняя масса – 1,3–1,5 мг.

Кормление следует возобновить. Установлено, что наилучшие результаты развития молоди достигаются при использовании корма из измельченных морских гидробионтов, не подвергнутых термической обработке [Ковачева и др., 2006; Кряхова и др., 2006]. Уровень каннибализма при использовании натуральных кормов оказался статистически значимо ниже, чем при использовании комбикорма. Однако в результате проведенных исследований показана принципиальная возможность использования сухих комбикормов, по составу подобных TetraWaferMix производства фирмы Tetra (Германия), для кормления молоди камчатского краба (табл. 4.12).

По данным японских исследователей, оптимальная плотность посадки молоди на первой и последующих стадиях составляет до 10 экз./л [Nakanishi, Naryu, 1981; Nakanishi, 1987]. Однако, поскольку молодь краба переходит к донному образу жизни, целесообразно указывать плотность ее посадки в пересчете на площадь дна бассейна, которая по нашим данным может составлять до 25 тыс. особей на 1 м² [Ковачева и др., 2010].

Таблица 4.12

Характеристика комбикорма *Tetra Wafer Mix*, применяемого в экспериментах

Показатель	Значение
Производитель	Tetra, Германия
Физические свойства гранул	
Диаметр гранулы, мм	6,0–7,0
Масса гранулы, г	0,06
Плавуемость гранулы	Быстро тонущая
Компоненты, %	
Сырой белок	45
Сырой жир	6
Сырая зола	11
Сырая клетчатка	2

Наличие в емкостях структурирующих объем субстратов позволяет снизить каннибализм [Stevens, Swiney, 2005; Pirtle, Stoner, 2010; Stoner, 2009; Pirtle et al., 2012], а также облегчает дальнейшую выемку молоди из бассейнов для выпуска в естественную среду. В связи с тем, что молодь собирает корм со дна и не может эффективно питаться, находясь на плавающих в толще воды субстратах, последние должны соприкасаться с дном бассейнов, обеспечивая возможность перемещения особей к корму. Однако при этом молодь предпочитает занимать приподнятые над дном субстраты (рис. 4.25). Установка субстратов снижает каннибализм, но он все равно остается достаточно существенной проблемой.

При подращивании молоди необходимо постепенно выполнить замену сетчатых субстратов, для оседания глаукотоз, на донные субстраты из красной водоросли анфельдии (*Ahnfeltia* sp.) и/или пластиковых нитей (рис. 4.26).

В процессе подращивания внесение пищи рекомендуется проводить один-два раза в сутки. В качестве корма для молоди крабов применяют комбикорма, в меньшей степени науплии артемии или измельченные части морских гидробионтов. Рацион молоди при кормлении науплиями артемии в первые 10 суток после линьки со стадии глаукотоз составляет в среднем 27 науплиев на особь в сутки (0,7 мг на особь в сутки). По результатам собственных исследований масса

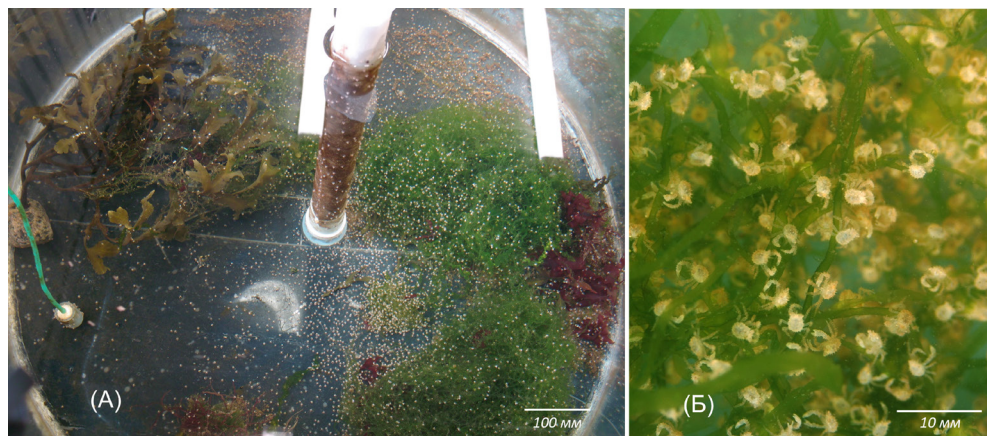


Рис. 4.25. Распределение молоди камчатского краба в выростной емкости и на субстрате (зеленые водоросли)



Рис. 4.26. Молоди камчатского краба на анфельдии (*Ahnfeltia* sp.)

комбикормов не должна превышать в сутки 5–10% от массы культивируемых особей.

В естественной среде у молоди первой стадии детрит составляет значительную часть рациона [Ржавский, Переладов, 2003]. Однако более высокие показатели роста и меньший уровень каннибализма

зарегистрированы при использовании корма животного происхождения. На современном этапе оптимальным для молоди первых стадий является чередование комбикорма, мелко измельченного мяса моллюсков и мелких ракообразных.

Основное внесение корма следует проводить в вечернее время, когда у молоди наблюдается повышение пищедобывательной активности. Для сокращения каннибализма корм следует вносить либо равномерно по всей емкости, либо в нескольких равноудаленных друг от друга точках. Корма для молоди камчатского краба должны обладать отрицательной плавучестью.

Профилактическая чистка бассейнов с молодью, включая удаление погибших особей, проводится один раз в сутки, и осуществляется также как при выращивании личинок.

Подращенная в течение 10–15 суток молодь первой стадии выпускается в естественную среду. К этому моменту полностью заканчивается линька со стадии глаукотоз на стадию молоди, покровы молоди кальцифицируются, особи активно питаются и находятся в межлиночном периоде, для которого характерна высокая жизнестойкость. Более длительное содержание молоди в случае начала массовой линьки на вторую стадию может привести к росту каннибализма.

При условии соблюдения всех биотехнических показателей выживаемость молоди первой стадии от стадии глаукотоз составляет 75%, а от зоза I 30–40%. Основные биотехнические показатели этапа выращивания молоди представлены в табл. 4.13.

Таблица 4.13
Биотехнические показатели выращивания молоди камчатского краба

Показатель	Значение
Продолжительность содержания, сут.	10–15
Тип питания	бенитофаг
Тип корма	комбикорма
Величина рациона, % от массы особей	5–10
Выживаемость, %:	
- от зоза I до выпуска	30–40
- от глаукотоз	75
Масса молоди при выпуске, мг	5,0–9,0

Таблица 4.13

Окончание

Показатель	Значение
Температура воды, °С	8–10
Режим освещения, свет : темнота, час	12 : 12
Освещенность, лк	100–200
Распределение освещения	равномерное
Тип субстратов	красная водоросль анфельция (<i>Ahnfeltia</i> sp.), пластиковые нити

При дальнейшем выращивании молоди в искусственных условиях бассейнов нами отмечены высокий уровень каннибализма и низкая скорость роста особей, что на сегодняшний день говорит о неперспективности их культивирования в этих условиях.

4.7. Выпуск молоди в естественную среду

Выпуск молоди в естественную среду обитания является заключительным этапом в технологической схеме заводского воспроизводства камчатского краба. Его можно проводить после линьки 80–90% особей со стадии глаукотоз на стадию молоди. При этом желательно подрастить ее в течение 10–15 суток.

Качество и пригодность к выпуску молоди оценивают по ее двигательной и пищевой активности.

Для успешного выпуска молоди в природную среду важное значение имеет выбор акватории. Следует придерживаться ниже перечисленных критериев:

- выпуск проводить в заливах или бухтах, где конфигурация береговой линии обеспечивает защиту от волновой турбулентности;
- отсутствие эстуариев рек и крупных ручьев;
- температура воды в летний период – 7–20°C; соленость – 30–35‰; глубина – 10–20 м (с учетом максимального отлива); отсутствие сильных подводных течений;
- грунт должен быть галечным или крупнокаменистым, с отсутствием значительных участков песчаного или илистого дна; оптимальными биотопами являются валуны, поросшие перифитоном, а также заросли макрофитов и их детрит, что обеспечит молоди богатую кормовую базу и защиту от хищников.

При облове из бассейнов изымают субстрат и помещают его в сетчатые мешки, вставленные в транспортировочные контейнеры с водой (рис. 4.27). Затем сачком собирают крупные скопления молоди краба со дна бассейна, после чего сифоном пересаживают оставшуюся на дне молодь. По мере заполнения транспортировочные емкости подключают к аэрации. При температуре ниже 15 °С для транспортировки можно использовать белые пластиковые емкости (рис. 4.27). При температуре выше 15 °С транспортировку необходимо проводить в изотермических контейнерах.

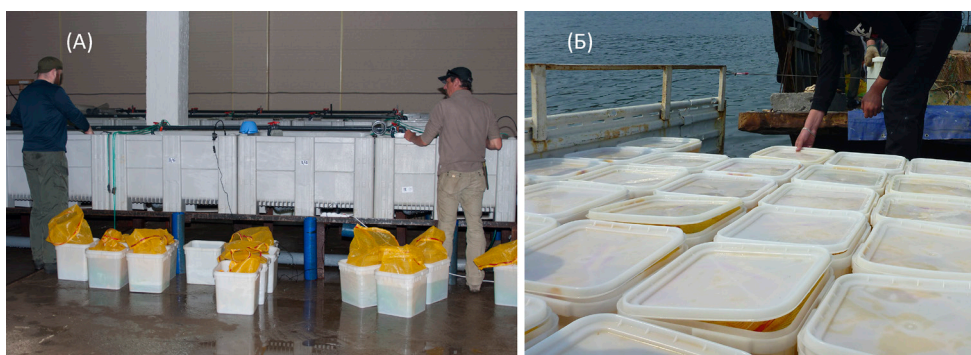


Рис. 4.27. Транспортировка молоди камчатского краба к месту выпуска:
 А – сбор и пересадка молоди в транспортировочные емкости;
 Б – перегрузка транспортировочных емкостей на судно

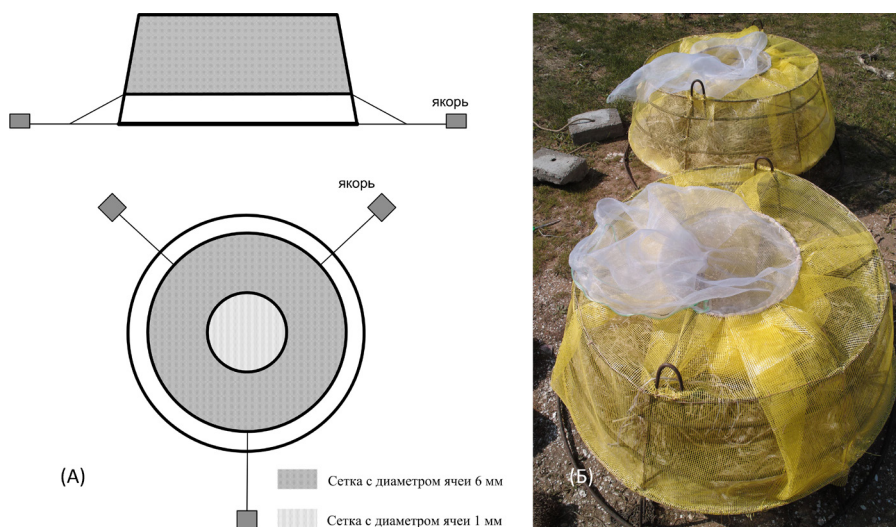


Рис. 4.28. Садки конической формы для выпуска молоди камчатского краба в естественную среду: А – схема садка; Б – общий вид садка

Для того, чтобы молодь краба имела возможность адаптироваться к природным условиям, имея укрытие от хищников, выпуск осуществляют с использованием садков. Оптимальными являются садки конической формы (рис. 4.28). Основные характеристики садков представлены в табл. 4.14. В конструкции садков используют два типа сетчатого материала. Полипропиленовую сетку с диаметром ячеей 1 мм применяют для укрепления дна и в качестве материала для изготовления клапана на входе в садок. Использование мелкоячеистой сетки на дне садков предотвращает потерю молоди при загрузке садков на судно и во время опускания их на дно. Сетку с диаметром ячеей 6 мм применяют для изготовления боковых стенок садков. Она защищает от проникновения в садки крупных хищников, но при этом не препятствует выходу молоди из садков.

Таблица 4.14

Основные характеристики садков для выпуска молоди в естественную среду

Параметры	Значения
Форма садков	Усеченный конус
Материал каркаса	Металл
Диаметр дна	1,2 м
Диаметр в верхней части	1,0 м
Диаметр входного отверстия	0,4 м
Высота дна садка относительно грунта	0,15 м
Высота садка для молоди	0,4 м
Материал дна садка	Сетка с диаметром ячеей 1 мм
Материал боковых стенок	Сетка с диаметром ячеей 6 мм
Материал клапана на входе	Сетка с диаметром ячеей 1 мм
Количество якорей*	3
Масса одного якоря*	15 кг

*При индивидуальном размещении садков. Установка якорей проводилась после размещения садков на дне с помощью водолазов.

Молодь и субстраты из транспортировочных контейнеров переносят в садки непосредственно перед их погружением на дно (рис. 4.29). В одном садке можно выпустить 25–80 тысяч ювенильных особей

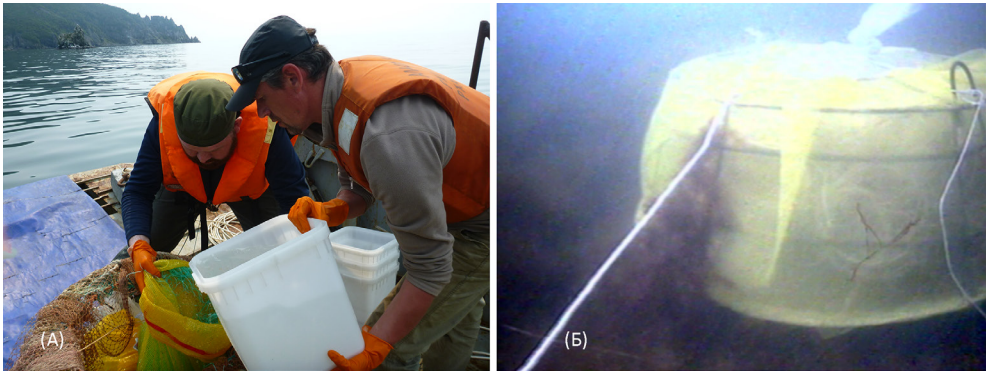


Рис. 4.29. Установка садков с молодьью камчатского краба: А – пересадка молоди из транспортировочной емкости в садок; Б – установленный садок

камчатского краба. В садках размещается дополнительный структурирующий объем субстрат естественного или искусственного происхождения.

Основные биотехнические показатели выпуска молоди краба в естественную среду представлены в табл. 4.15.

Таблица 4.15

Биотехнические показатели выпуска молоди камчатского краба в природную среду

Показатель	Значение
Плотность посадки в транспортировочную емкость, экз./л	500–1000
Предельная продолжительность содержания в емкостях (при условии дополнительной аэрации), час	12
Предельная продолжительность транспортировки без применения дополнительных элементов жизнеобеспечения, час	3
Масса особи, мг	5,0–9,0
Ширина карапакса, мм	1,5–2,0

Оценка эффективности выпуска молоди в естественную среду. Эксперименты для оценки выживаемости молоди после выпуска выполнены в 2015 и 2016 гг. Часть молоди помещали в садки, установленные в заливе, которые представляли собой деревянный каркас, обтянутый пластиковой сеткой с ячейей 1,5 мм, объемом 30 л

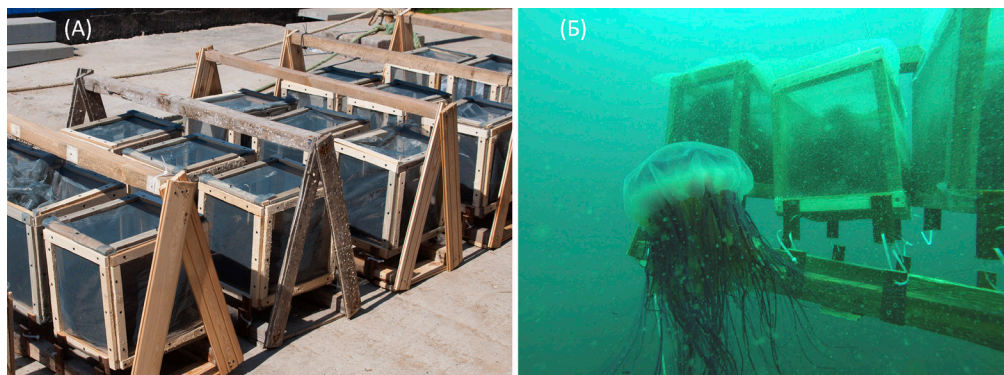


Рис. 4.30. Экспериментальные садки: А – перед установкой; Б – установленные в море

(рис. 4.30). В качестве субстрата использовали красную водоросль анфельцию *Ahnfeltia* sp. Плотность посадки составляла 50 особей на садок. Заполненные садки с помощью жесткой рамы соединяли в группы по три (рис. 4.30 А) [Ковачева и др., 2015б; 2017].

Садки размещались на глубине 10–12 м. На дне в месте выпуска имелись большие поля анфельции, грунт был песчано-илистый, с участками камней и ракушечника. Садки разместили непосредственно в месте выпуска молоди, подвесив их в толще воды на небольшом расстоянии от дна на системе якорей (рис. 4.30 Б).

Для определения выживаемости и роста молоди камчатского краба на 10 и 30 сутки было поднято по три садка. У всех особей определяли стадию развития, измеряли ширину карапакса, определяли массу и фиксировали повреждения.

Выживаемость молоди на десятые сутки после выпуска в садки в 2015 г. составила 78%, а в 2016 г. – 91% (рис. 4.31). Разница в результатах могла быть обусловлена тем, что молодь, полученная в 2016 году, отличалась более высокой жизнестойкостью. В 2015 году у значительной доли особей (21%) были отмечены деформации шипов карапакса и рострума. Такие изменения являются следствием проблем, возникших при линьке, и свидетельствуют о снижении жизнеспособности молоди. В 2016 году у особей отклонений в морфологии не наблюдалось.

Наиболее важным и уязвимым периодом в жизни ракообразных является линька. В 2015 г. доля погибших после первой линьки (30 сутки) особей составила в среднем 20%, в 2016 г. – не превышала 5%. При этом повреждений особей, которые можно было бы интерпретировать как результат каннибализма, в обоих случаях зафиксировано не было.

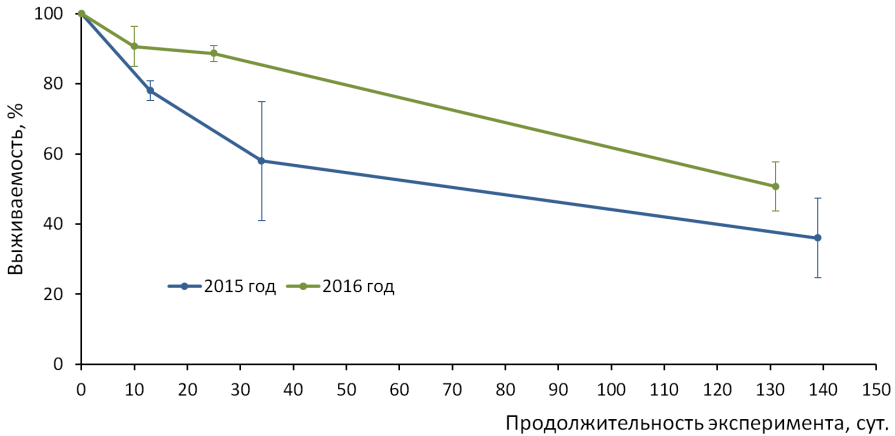


Рис. 4.31. Выживаемость молоди камчатского краба, полученной в искусственных условиях, в садках в природной среде в 2015 и 2016 гг.

Выживаемость молоди через 4–5 месяцев от начала эксперимента также была выше в 2016 г., чем в 2015 г. и составила 58 и 40% соответственно. Основной причиной гибели был каннибализм, вызванный, вероятно, высокой плотностью посадки, в сочетании с частыми линьками.

Полученные данные опровергают предположения о массовой гибели искусственно полученной молоди после выпуска в естественную среду [Stevens et al., 2008]. Исследования подтвердили, что заводское воспроизводство камчатского краба является перспективным методом восстановления и поддержания численности природных популяций вида.

Оценка промыслового возврата. Промысловый возврат камчатского краба рассчитать значительно сложнее, чем для многих видов рыб, молодь которых выращивается в аквакультуре. Это связано с тем, что промысловых размеров камчатский краб достигает в возрасте около 8–10 лет. На таком длительном временном интервале определить смертность гидробионтов в природе достаточно сложно. Опубликованные ранее данные охватывали только первый месяц жизни молоди в природе [Stevens et al., 2008; Stoner et al., 2013; Ковачева и др., 2015а]. Оценка выживаемости камчатского краба от ранних стадий до момента достижения половой зрелости в основном носит расчетно-теоретический характер и базируется на исследованиях возрастной структуры популяций. Например, по данным американских исследователей, выживаемость искусственно полученной молоди камчатского краба после выпуска в природную среду до 7-летнего

возраста составляет 4,5% [Stevens, 2014]. За это время крабы проходят через 24 линьки (6 линек от икры до стадии молоди и 18 линек от молоди до 7-летнего возраста). Американцы берут за основу тот факт, что естественная смертность после каждой линьки (неудачная линька, канибализм и т.д.) составляет 15%. Руководствуясь этими данными, можно рассчитать, что выживаемость от первой стадии молоди до 7-летнего возраста составляет 4,5%. Однако данные результаты получены методом математического моделирования и носят предварительный характер.

Сегодня еще остается нерешенным ряд основополагающих вопросов. Как растет искусственно полученная молодь краба в природной среде в период обитания в прибрежной зоне (первые 1–2 года)? Какова зависимость выживаемости молоди после выпуска от ее физиологического состояния? Как влияет на выживаемость ювенильных особей внутривидовая конкуренция? Какие хищники представляют наибольшую опасность для молоди краба?

Выполненные нами исследования отчасти позволили ответить на поставленные вопросы [Ковачева др., 2017]. В частности, проведена оценка выживаемости и роста искусственно полученной молоди камчатского краба в морских акваториях в полувольных условиях в течение пяти месяцев. Выявлены основные причины смертности молоди краба в природной среде. Исследования осуществлялись на базе бассейнового комплекса и рыбохозяйственных участков в бухте Северная Славянского залива Японского моря в 2015–2016 гг.

На основании результатов проведенных исследований [Ковачева др., 2017] и литературных данных [Баканев, 2009; Stevens, 2014] можно дать предварительную оценку выживаемости молоди камчатского краба после выпуска в естественную среду до достижения промысловых размеров (табл. 4.16).

Таблица 4.16

Ориентировочная выживаемость искусственно выращенной молоди камчатского краба в естественной среде до достижения промысловых размеров

Показатели	Время после выпуска в естественную среду, лет								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Число линек за год, раз	6	4	3	2	1	1	1	0–1	0–1
Выживаемость после выпуска, %	37,7	19,7	12,1	8,7	7,4	6,4	5,4	4,6	3,9

На этапе выпуска молоди первой стадии в естественную среду обитания цикл заводского искусственного воспроизводства камчатского краба завершается (табл. 4.1).

Разработанная схема получения молоди камчатского краба прошла успешную апробацию на побережьях Баренцева и Японского морей, в ходе которой на экспериментальных бассейновых комплексах было получено и выпущено в естественную среду более миллиона молоди камчатского краба, выращенной в искусственных условиях [Ковачева и др., 2010; 2012; 2015б; 2017]. Преимущества применения данной биотехники получения молоди камчатского краба заключаются в следующем: элиминация влияния хищников; обеспечение полноценного питания особей; снижение смертности краба на ранних стадиях в десятки раз; создание оптимальных температурных условий и сокращение продолжительности развития личинок в 2 раза; выпуск молоди краба на экологически оптимальных участках природных акваторий.

ГЛАВА 5. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СОДЕРЖАНИЯ И ТРАНСПОРТИРОВКИ ПРОМЫСЛОВЫХ ОСОБЕЙ

Одними из наиболее важных аспектов, обеспечивающих успех содержания и транспортировки взрослых особей камчатского краба, являются оценка и мониторинг их физиологического состояния на всех этапах технологических операций. Углубленные исследования с применением методик, позволяющих выполнить оценку состояния особей по биохимическим и гематологическим показателям, использование методов неинвазивной пульсометрии сделали возможным выработку оптимальных биотехнических решений по содержанию и транспортировке камчатского краба.

5.1. Биохимические и гематологические методы оценки физиологического состояния

В настоящее время в мировой аквакультуре существует особый свод правил (Animal Welfare), регламентирующий процедуры содержания, транспортировки и умерщвления гидробионтов. Соответственно, перед исследователями встал вопрос о методах контроля физиологического состояния крабов при изменении тех или иных параметров водной среды и условий содержания в аквакультуре на различных технологических этапах.

Широкое распространение получили биохимические и гематологические методы диагностики. Посредством количественной оценки содержания общего белка, гемоцианина, глюкозы, лактата, мочевой кислоты, кальция и некоторых других компонентов в гемолимфе ракообразных специалисты пытаются определить уровень стресса те-

стируемых организмов от воздействия на них тех или иных факторов среды [Fotedar et al., 2001, 2006; Iyapparaaj et al., 2011; Загорский 2013; Моисеев, Моисеева, 2014]. Известны также работы по камчатскому крабу и речным ракам, где для определения иммунного статуса особей оценивают скорость свертываемости гемолимфы, общее количество в ней гемоцитов (ОЧГ) и гемоцитарную формулу, в частности, долю гранулоцитов [Александрова, Ковачева, 2010; Ковачева, Александрова, 2010]. Не менее важным показателем является буферная емкость гемолимфы, которая отражает состояние гомеостаза особи и, как следствие, ее жизнестойкость [Paterson et. al, 2005].

Изменение биохимических параметров гемолимфы ракообразных в ответ на стресс изучено относительно хорошо [Paterson, Spanoghe, 1997; Chang et al., 1999; Chang, 2005; Lorenzon et al., 2008; Fotedar, Evans, 2011]. Контроль этих параметров является основным средством оценки воздействия на организм различных стресс-факторов, таких как экспозиция на воздухе, изменение температуры и солености, хэндлинг, передержка и транспортировка.

Реакцию организма на стресс разделяют на первичную, вторичную и третичную. Первичная реакция представляет собой начальный нейроэндокринный или эндокринный ответ на изменение состояния организма. У ракообразных она выражается в выделении синусовой железой гипергликемического гормона ракообразных (СНН) в ответ на растущую потребность в энергии [Fanjul-Moles, 2006].

Это приводит к вторичной реакции на стресс, которая заключается в повышении концентрации глюкозы в гемолимфе за счет мобилизации запасов гликогена в тканях [Patterson, Dick, Elwood, 2007], увеличению содержания лактата и ряду других изменений, ведущих к ацидозу и накоплению продуктов обмена.

Третичные реакции возникают из-за энергетических изменений в организме, которые приводят к снижению потребления пищи, ослаблению иммунитета, остановке роста и функции воспроизводства [Ellington, 1983; De Fur, 1988; Taylor, Whiteley, 1989; Whiteley, Taylor, 1992; Paterson et al., 2005].

Если выделение СНН и повышение уровня глюкозы относятся к адаптивным физиологическим реакциям, направленным на восстановление гомеостаза в организме, то другие изменения являются неадекватными и снижают жизнеспособность большинства ракообразных, включая и многие виды крабов [Danford, Hagerman, Uglow, 2002; Giomi et al., 2008].

Из множества физиологических реакций, связанных с биохимическими изменениями гемолимфы, можно выделить те, которые наибо-

лее ярко отражают степень влияния стресса и могут быть использованы для оценки жизнеспособности ракообразных (табл. 5.1).

Таблица 5.1

Основные биохимические показатели гемолимфы ракообразных, применимые для оценки жизнеспособности особей

Биохимические показатели гемолимфы	Реакция на стресс	Вероятность гибели
Аммоний	Концентрация увеличивается при экспозиции на воздухе и может становиться токсической	Может приводить к гибели
Гипергликемический гормон ракообразных (СНН)	Концентрация увеличивается на начальных этапах стрессового воздействия	Может приводить к гибели в совокупности с другими факторами
Глюкоза	Концентрация увеличивается на начальных этапах стрессового воздействия	Гибель маловероятна
Лактат	Концентрация увеличивается по мере развития стресса	Может приводить к гибели в совокупности с другими факторами
pH	Уменьшается при экспозиции на воздухе и механическом воздействии (рассматривается чаще при оценке буферной емкости гемолимфы)	Может приводить к гибели в совокупности с другими факторами
Общий белок	Концентрация при стрессовом воздействии чаще увеличивается	Гибель маловероятна
Кальций	Концентрация увеличивается при экспозиции на воздухе, уменьшается при физическом повреждении	Гибель маловероятна

Уровень глюкозы в гемолимфе является традиционным показателем напряжения организма у омаров и крабов. Его рост наблюдается под влиянием широкого ряда внешних воздействий, в том числе при экспозиции на воздухе, механическом воздействии и болезнях [Lorenzon et al., 2007; Paterson et al., 2005, 2007]. Высокая концентрация глюкозы свидетельствует о серьезных потребностях организма в

энергии. При этом уровень глюкозы в гемолимфе при экспозиции на воздухе напрямую зависит от температуры окружающей среды [Giomi et al., 2008]. При продолжительном пребывании крабов и омаров вне воды, а так же при повышенной температуре содержание глюкозы растет быстрее [Paterson et al., 2005]. Также отмечено, что степень увеличения концентрации глюкозы во время экспозиции на воздухе у некоторых видов крабов зависит от сезона или времени года [Giomi et al., 2008]. Кроме того, в литературе отмечены случаи, когда даже при сильном стрессе концентрация глюкозы ракообразных оставалась на нормальном уровне, например, у норвежского омара в работах И. Ридгвей с соавторами [Ridgway, 2006].

Концентрация лактата более последовательно отражает степень стресса у ракообразных, и часто в литературе именно этот показатель является основным индикатором напряжения организма. Особенно важен этот показатель при экспозиции на воздухе и транспортировке, так как свидетельствует о недостатке энергии и переходе организма на анаэробный метаболизм [Paterson et al., 2005, 2007; Woll et al., 2010]. Однако накопление лактата, хоть и в меньшей степени, чем концентрация глюкозы, но также зависит от температуры, сезона и вида [Ridgway et al., 2006; Giomi et al., 2008; Александрова, Ковачева, 2010]. Поэтому его необходимо рассматривать отдельно для каждого вида.

Уровень гипергликемического гормона ракообразных (СНН) также отражает степень воздействия большого количества стрессорных факторов, включая транспортировку, хэндлинг, экспозицию на воздухе, подъем с глубины, изменение солености и температуры. Но следует учитывать, что этот показатель крайне динамичен и при его использовании в исследованиях важно время отбора проб [Paterson et al., 1997; Chang, 2005].

Аммиак является основным продуктом метаболизма ракообразных. Он хорошо растворим в воде, и легко выводится через жабры, но в больших концентрациях смертелен для организма. При экспозиции на воздухе жаберные функции нарушаются, и выделение аммиака прекращается. В этих условиях ракообразные вынуждены переводить часть продуктов обмена в более безопасные пуриновые основания, которые в конечном итоге образуют мочевую кислоту. Другая часть в результате последовательности биохимических реакций, известных как орнитинный цикл, преобразуется в мочевины [Bernasconi, Uglow, 2011]. Рост концентрации мочевины и мочевой кислоты характерны для экспозиции на воздухе и не привязаны к стрессу.

Изменение уровня общего белка в гемолимфе под воздействием стресса также исследовано в ряде работ, но этот показатель может как

увеличиваться, так и снижаться в зависимости от вида ракообразных, а так же температуры, стадии линочного цикла и других параметров [Chang, 2005; Stoner, 2012].

При всем разнообразии параметров, варьирующих в зависимости от степени стресса, до сих пор не существует универсального набора признаков, способных точно отразить напряжение организма ракообразных.

То же самое можно сказать и про биохимические причины смерти ракообразных. У многих видов отмечено, что ключевую роль в этом вопросе играет повышение уровня лактата, аммония и СНН. Однако влияние других факторов, таких как болезнь, физические повреждения, время года и температура окружающей среды так велико, что необходимо рассматривать для каждого вида и типа стресс-воздействия отдельно [Stoner, 2012].

Инфекционные заболевания крабов, а также бактериальное поражение внешних хитиновых покровов после сезонной линьки, у многих видов ракообразных может быть вызвано плохим качеством воды, недостатком питания и загрязнением окружающей среды. Иммунный ответ организма на инфекции также сопровождается изменением биохимического состава гемолимфы.

Д. Лав с соавторами [D. Love et. al; 1996] описывают снижение уровня гемоцианина и гликогена, а также повышение содержания ионов натрия у тяжело больных и умирающих крабов-стригунов Бэрда *Chionoecetes bairdi*. В то же время у крабов с легкой формой заболевания достоверных различий в этих показателях по сравнению со здоровыми особями не обнаружено.

В работе Е. Флорето с соавторами [E. Floreto, 2000] показано влияние инфекционного поражения карапакса на содержание и состав аминокислот и жирных кислот в мышцах, гепатопанкреасе и панцире американского омара *Homarus americanus*. Мышечные ткани больных омаров по сравнению со здоровыми особями отличались пониженным уровнем углеводов и белков, имели значительно меньшее содержание аргинина, треонина, серина и общего количества незаменимых аминокислот. При этом соотношение глицина в тканях было на 50% выше, чем у здоровых омаров. В гемолимфе пораженных инфекцией особей содержание сырой золы оказалось на 35% выше, а общего белка на 40% ниже, чем у здоровых омаров. Гепатопанкреас больных омаров содержал на 26% больше сырой золы и на 35% меньше белка. Высокий уровень сырой золы в гепатопанкреасе и гемолимфе может свидетельствовать о проблемах с транспортом минералов к экзоскелету.

Тяжесть инфекционного поражения наружных покровов коррелирует со снижением уровня общего белка и увеличением концентрации меди в сыворотке гемолимфы краба *Cancer pagurus*. Также отмечены различия в гемограмме, активности фенолоксидазы и содержании мочевины между здоровыми и больными особями [Vogan, Rowley, 2002].

Несмотря на то, что биохимические изменения в организме хорошо изучены для многих видов ракообразных, до недавнего времени не были проведены комплексные работы по исследованию динамики биохимического состава гемолимфы камчатского краба под воздействием стресса и изменения характера метаболизма при длительной экспозиции на воздухе.

Для определения биохимических показателей пробы гемолимфы камчатского краба отбирают методом пункции либо из области сердца путем ввода спинальной иглы через мембрану между карапаксом и первым абдоминальным сегментом (рис. 5.1) [Загорская и др., 2017], либо через артродиальные мембраны ходильных конечностей [Shields et al., 2017]. У одного краба одновременно отбирают от 1 до 3 мл гемолимфы [Ковачева и др., 2010].



Рис. 5.1. Отбор пробы гемолимфы

Одним из самых стрессовых этапов в ходе культивирования камчатского краба является транспортировка. При перевозке возникает ряд проблем, которые требуют мониторинга физиологического состояния гидробионтов. При транспортировке в воде происходит на-

копление продуктов азотистого обмена в транспортировочных емкостях, возможны колебания температуры и концентрации кислорода. При перевозке ракообразных без воды основными стресс-факторами, вызывающими при длительном воздействии смерть, являются нарушение потребления кислорода в условиях воздушной среды, которое ведет к лактат-ацидозу за счет накопления молочной и мочевой кислот; повышение температуры, ускоряющее эти процессы; физические повреждения, ведущие к потере гемолимфы [Whiteley, Taylor, 1992; Taylor, Waldron, 1997; Morris, Oliver, 1999; Speed et al., 2001; Lorenzon et al., 2007]. При экспозиции на воздухе жабры не могут выводить из организма аммиак, который является основным продуктом метаболизма ракообразных. В этих условиях аммиак начинает накапливаться в гемолимфе, частично трансформируясь в мочевины и мочевую кислоту. Интенсивность накопления аммиака также напрямую зависит от температуры. Чем ниже температура окружающей среды, тем медленнее ткани производят аммиак [Danford, Hagerman, Uglow, 2002]. Еще одним существенным изменением в гемолимфе под воздействием стресса, вызванного транспортировкой, является повышение концентрации глюкозы, которое приводит к гипергликемии [Lorenzon et al., 2007].

Комплексная оценка позволила подобрать оптимальные условия транспортировки живого камчатского краба на дальние расстояния в зависимости от сезона, продолжительности перевозки, сроков переноса и способа упаковки. В качестве основных показателей состояния крабов использованы параметры биохимического состава гемолимфы (концентрация глюкозы, лактата, мочевины, мочевой кислоты), отобранной до и после транспортировки (табл. 5.2) [Загорская и др., 2014].

Для исследования эффективности предлагаемой комплексной оценки физиологического состояния камчатского краба мы воспользовались этим методом, чтобы сравнить два способа длительной транспортировки живого краба в контейнерах без воды.

Необходимость поддержания высокой влажности воздуха внутри транспортировочных контейнеров на уровне 90–95% упоминается во многих источниках [Whiteley, Taylor, 1992; Mohamed, Devaraj, 1997]. При этом для перевозки многих видов крабов, а так же омаров и лангустов традиционно предлагается использовать внутри контейнеров наполнитель (поролон, бумага, опилки), смоченный в морской воде. Это связано с тем, что на воздухе газообмен в жабрах возможен только до тех пор, пока они влажные. При недостатке влаги в окружающей среде ракообразные могут предотвращать высыхание жабр, выводя воду из организма, что может привести к обезвоживанию [Johnson, Uglow, 1985; Danford et al., 2002].

Таблица 5.2

Комплексная оценка физиологического состояния камчатского краба при транспортировке на основе биохимического состава гемолимфы (нормальные и критические значения биохимических показателей при транспортировке камчатского краба)

Параметр	Содержание на береговом комплексе (до транспортировки)	По окончании транспортировки	
		Норма	Критическое значение
Глюкоза	0,3–0,5 ммоль/л	2,0–5,0 ммоль/л	>5,0 ммоль/л
Лактат	0,5–1,0 ммоль/л	2,4–3,4 ммоль/л	>4,0 ммоль/л
Общий белок	25–38 г/л	30–42 г/л	-
Мочевая кислота	0,1–2,5 ммоль/л	10–45 ммоль/л	>50 ммоль/л
Мочевина	0,4–1,0 ммоль/л	0,5–2,0 ммоль/л	>3,0 ммоль/л
Оценка жизнеспособности по внешним признакам	4–5 баллов	2–4 баллов	<2 баллов

С другой стороны, из литературных источников и собственных наблюдений известно, что при выдерживании ракообразных без воды, их организм, в зависимости от вида и продолжительности экспозиции на воздухе, теряет от 1 до 5% массы за счет выведения влаги из организма [Johnson, Uglow, 1985]. По мнению исследователей, это обусловлено тем, что влага, покрывающая жабры, постепенно испаряется, и организм животного снабжает жабры дополнительной влагой, чтобы предотвратить их пересыхание, что позволяет длительное время поддерживать слабый ионный и газовый обмен на жабрах. А значит, высокая влажность воздуха внутри транспортировочной емкости может быть не так важна.

В рамках коммерческих поставок крабов из Норвегии в Москву были отправлены несколько контейнеров с крабами, содержащих сухой наполнитель. При этом крабы были предварительно выдержаны вне воды в течение 5–10 минут, чтобы остатки жидкости вытекли из жаберной камеры. Эксперименты показали, что камчатские крабы могут выживать без наличия влажного материала в контейнерах.

Однако результаты не позволяли сделать какие-либо выводы о преимуществах «сухого» или «влажного» способа перевозки, поэтому в ходе имитации транспортировки до летального исхода была проведена комплексная сравнительная оценка обоих способов по трем

критериям: биохимический анализ гемолимфы, оценка жизнеспособности особей по поведенческим реакциям, сравнение сердечной активности крабов.

По результатам оценки жизнеспособности двух групп камчатского краба по внешним признакам при транспортировке с влажным материалом средний балл составил $2,6 \pm 0,4$, с сухим материалом – $2,5 \pm 0,4$.

Результаты биохимических исследований гемолимфы двух групп камчатского краба также показали, что в среднем накопление продуктов метаболизма происходило медленнее у крабов, перевезенных в контейнерах с сухим материалом. Результаты представлены на рис. 5.2.

У крабов, транспортированных в контейнерах с влажным материалом, содержание глюкозы в среднем увеличилось до 4,4 ммоль/л, общего белка – до 39,0 г/л, мочевой кислоты – до 52,1 мкмоль/л. При перевозке в контейнерах с сухим материалом концентрация глюкозы

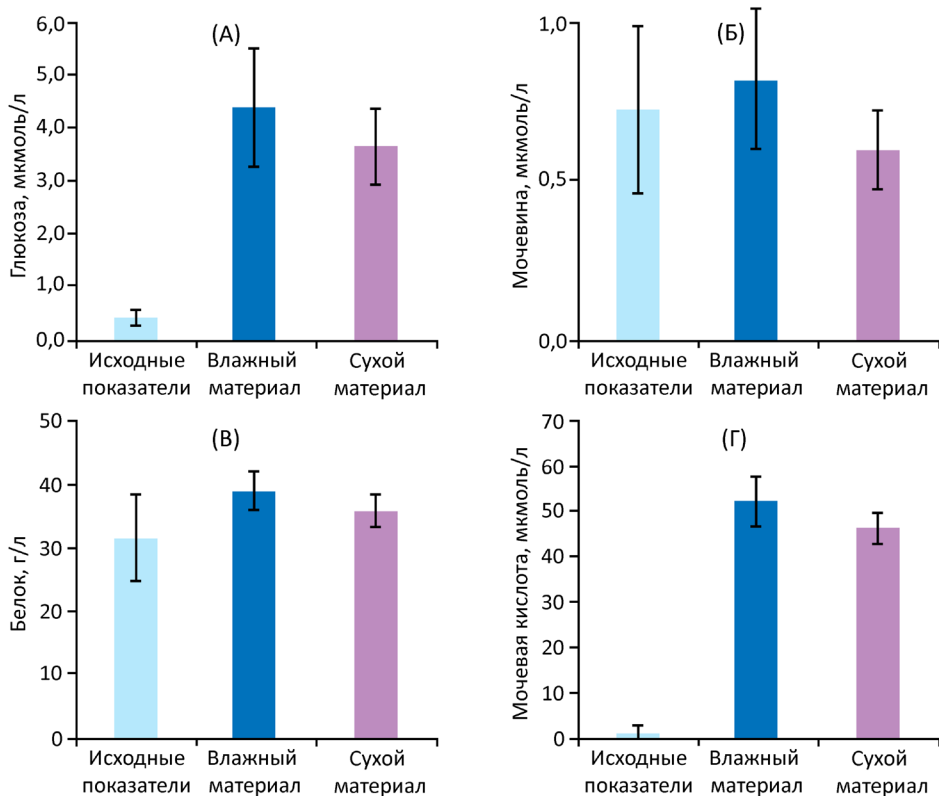


Рис. 5.2. Динамика показателей биохимического состава гемолимфы камчатского краба при двух способах транспортировки

выросла до 3,6 ммоль/л, общего белка до 35,8 г/л, мочевой кислоты до 46,1 мкмоль/л. Содержание мочевины, которое в норме составляет 0,7 ммоль/л, при перевозке с влажным наполнителем незначительно выросло до 0,7 ммоль/л, а при использовании сухого наполнителя снизилось до 0,6 ммоль/л. Таким образом, в среднем, накопление продуктов метаболизма происходило медленнее у крабов, перевозимых в контейнерах с сухим материалом.

На рис. 5.3 приведены результаты исследования продолжительности жизни крабов внутри транспортировочных контейнеров в ходе имитации транспортировки до летального исхода с помощью регистрации их сердечной активности, а также продолжительность стабильной ЧСС для двух вариантов упаковки (метод измерения кардиоактивности будет писан ниже).

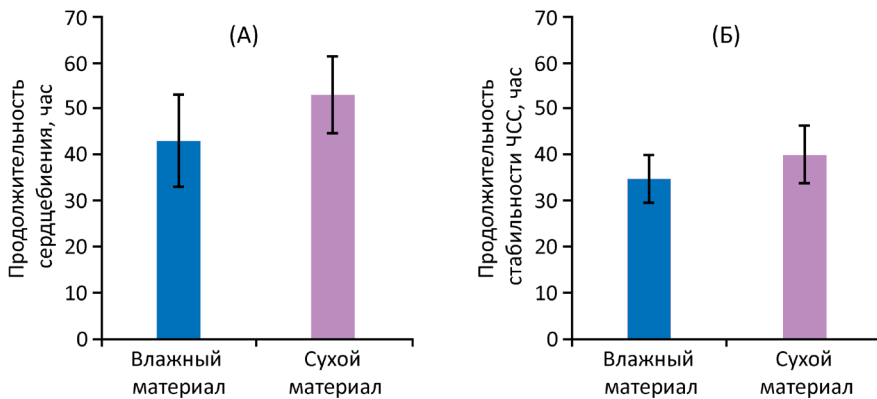


Рис. 5.3. Продолжительность сердцебиения и периода стабильности ЧСС для двух вариантов транспортировки камчатского краба: а – сердцебиение; б – частота сердечных сокращений

В среднем в контейнерах с влажным наполнителем крабы оставались живыми 43 ± 10 часов, с сухим – $53 \pm 8,3$ часа. Кардиоактивность с влажным материалом оставалась в пределах нормы в течение $34,8 \pm 5,4$ часов, в коробках с сухим наполнителем – $40 \pm 6,3$ часа.

Сравнительная оценка показала, что достоверных различий между ними нет, а по отдельным показателям перевозка камчатского краба в контейнерах без воды с использованием сухого наполнителя имеет некоторые преимущества. Поэтому вполне можно рекомендовать метод перевозки крабов с сухим наполнителем наравне с широко применяемым способом транспортировки во влажной среде как не менее благоприятный для физиологического состояния особей.

5.2 Оценка физиологического состояния по кардиоактивности

Динамика кардиоактивности, как реакция на стресс-воздействие, подробно изучена для многих видов ракообразных [Depledge, Andersen 1990; Listerman et al., 2000; Холодкевич и др., 2007].

В работах Л. Листермана с соавторами исследовано изменение частоты сердечных сокращений (ЧСС) рака *Procambarus clarkii* в зависимости от различной степени физического воздействия на них со стороны человека (появление человека у аквариума, опускание в аквариум предметов, касание антенн рака, продолжительная угроза). Установлено, что ЧСС увеличивается в зависимости от силы раздражителя с 42 до 114 ударов в минуту [Listerman et al., 2000].

У краба *Neohelice granulata* выявлено резкое снижение ЧСС при экспозиции на воздухе и последующее увеличение при повторном помещении в воду [Medesani et al., 2011].

Изучением кардиоактивности ракообразных в разные годы занимались ученые-физиологи ряда стран [Depledge, Andersen 1990], известны аналогичные работы на камчатском крабе [Матишов и др., 2008]. Однако принципиальным отличием, равно как и недостатком, всех известных работ в данном направлении является инвазивность исследований, что очевидно влияет на достоверность полученных результатов. Когда речь идет об оценке степени влияния того или иного фактора на функциональное состояние организма, стрессирование животного должно быть сведено к минимуму.

При этом для всестороннего анализа степени воздействия различных стресс-факторов на жизнеспособность гидробионтов, необходимо комплексное изучение реакций организма животного на различные изменения окружающей среды в режиме реального времени. Такую уникальную возможность дает применение системы неинвазивного мониторинга кардиоактивности гидробионтов, основанного на применении фотоплетизмографа. Система позволяет проводить мониторинг кардиоактивности гидробионтов в реальных условиях содержания и транспортировки, оценивая изменение функционального состояния организма испытуемого, и имеет ряд преимуществ перед электрокардиографией, реографией и др., а именно:

- возможность работы в условиях повышенной влажности окружающей среды;
- отсутствие электрических воздействий на биологический объект;

- возможность регистрации без сдавливания сосудов, что не нарушает кровообращения.

Метод прошел апробацию на речных раках, морских и пресноводных моллюсках при решении экологических и экотоксикологических задач, связанных с мониторингом качества природных и очищенных сточных вод [Холодкевич, 2007; Kholodkevich et al., 2007, 2008].

В лаборатории экспериментальной экологии водных систем НИЦЭБ РАН под руководством С.В. Холодкевича был разработан волоконно-оптический метод регистрации кардиоактивности бентосных беспозвоночных, имеющих жесткий панцирь: *Crustacea (Decapoda)* и *Mollusca*, который позволяет непрерывно, в реальном времени проводить дистанционный (до сотен метров) неинвазивный контроль функционального состояния при минимальном воздействии на особь [Холодкевич и др., 2007].

Активность сердца с помощью фотоплетизмографии в частности определяли у крабов *Carcinus maenas* (береговой краб) и *Gaetic depressus*. Значения ЧСС варьировали в пределах от 30 до 90 сокр./мин при температуре воды 16 °С, и от 75 до 189 сокр./мин при температуре воды 27 °С, соответственно [Depledge, 1984; Aagaard, 1996].

Суть метода фотоплетизмографии заключается в следующем. Исследуемые ткани биологического объекта просвечиваются пучком инфракрасного излучения, которое частично проходя через ткань или частично отражаясь от ее внутренних слоев, воспринимается фотоприемниками. Пульсации периферических сосудов вызывают колебания оптической плотности живой ткани, поэтому поток инфракрасного излучения модулируется по амплитуде и наводит в фотоприемнике пропорциональный потоку электрический сигнал. Таким образом, фотоплетизмограф позволяет вести неинвазивную запись пульсаций кровенаполнения сосудов, на основании обработки которых появляется возможность проводить диагностику физиологического состояния организма.

По данным фотоплетизмографии с помощью специального программного обеспечения по выборке из 100 кардиоинтервалов вычисляется ряд показателей вариационной пульсометрии: частота сердечных сокращений (ЧСС); среднее квадратичное отклонение (СКО), мода (Мо), амплитуда моды (АМо), вариационный размах (МхDMn) длительности кардиоинтервалов. Среди указанных параметров наиболее употребителен индекс напряжения регуляторных систем (Ин) или стресс-индекс, который вычисляется путем деления амплитуды моды на удвоенное произведение моды на размах и отра-

жает степень напряженности регуляторных систем и централизации управления ритмом сердца.

До момента начала наших работ для камчатского краба не была изучена сердечная активность в условиях стресса, связанного с выловом, транспортировкой и экспозицией на воздухе. Для этих целей в проводимых нами экспериментах и был использован метод неинвазивной фотоплетизмографии. Исследованы динамика изменения частоты сердечных сокращений (ЧСС) и стресс-индекса самцов камчатского краба при различных стрессорных воздействиях.

Использованный метод волоконно-оптической (ВО) фотоплетизмографии (ФПГ) позволил нам неинвазивно регистрировать активность сердца крабов в лабораторных условиях при минимальном воздействии на особь [Холодкевич и др., 2000; Федотов и др., 2000; Ковачева и др., 2008; Ковачева, 2008].

Неотъемлемой составляющей системы мониторинга кардиоактивности крабов являлся фотоплетизмограф, соединенный с испытуемым животным посредством парного жгута оптического волокна (рис. 5.4, 5.5).

Эксперименты проводили при индивидуальном содержании особей в изотермических емкостях с непрозрачной крышкой (с целью снижения внешних стрессорных воздействий) объемом 200 и 500 л на искусственной морской воде при температуре от 5 до 12 °С, солености – 32–33‰ и рН=7,8–8,0.

В соответствии с методикой В.С. Холодкевича и соавторов [Холодкевич, 2007; Холодкевич и др., 2007] для регистрации сердечной активности на панцирь в области проекции сердца приклеивали миниатюрное пластиковое «седло», в котором закрепляли волоконно-оптический датчик, сигнал с которого усиливался лазерным фотоплетизмографом отечественного производства, а затем через аналого-цифровой преобразователь поступал на компьютер (рис. 5.4, 5.5), где обрабатывался с помощью разработанного в НИЦЭБ РАН программного обеспечения.

Для определения оптимальных параметров условий содержания осуществляли непрерывную регистрацию *in vivo* ЧСС и стресс-индекса до и в процессе адаптации особей после транспортировки, кормления, механического воздействия, изменения солености воды, экспозиции на воздухе, динамики освещенности.

Особи, у которых на протяжении суток уровень колебания частоты сердечных сокращений не превышал 3–5 уд./мин, по стресс-индексу – 100 усл. ед., считались прошедшими период адаптации к условиям содержания.

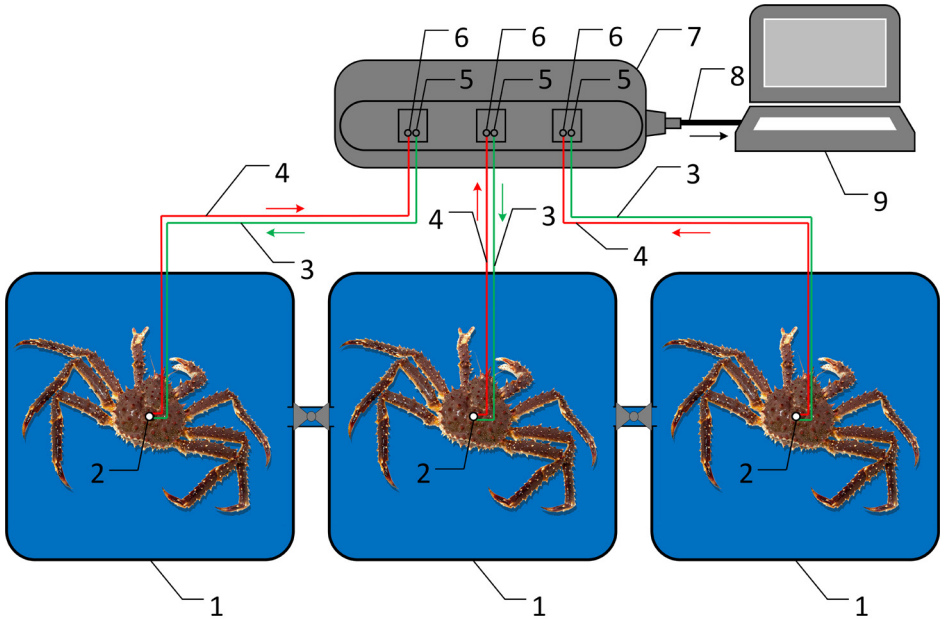


Рис. 5.4. Система мониторинга кардиоактивности крабов в аквариальном модуле ВНИРО: 1 – емкость для содержания гидробионтов; 2 – оптический датчик; 3 – исходящий сигнал от фотоплетизмографа; 4 – входящий в фотоплетизмограф сигнал от оптического датчика, закрепленного на гидробионте; 5 – порт исходящего сигнала; 6 – порт входящего сигнала; 7 – фотоплетизмограф; 8 – коннектор фотоплетизмографа; 9 – ЭВМ

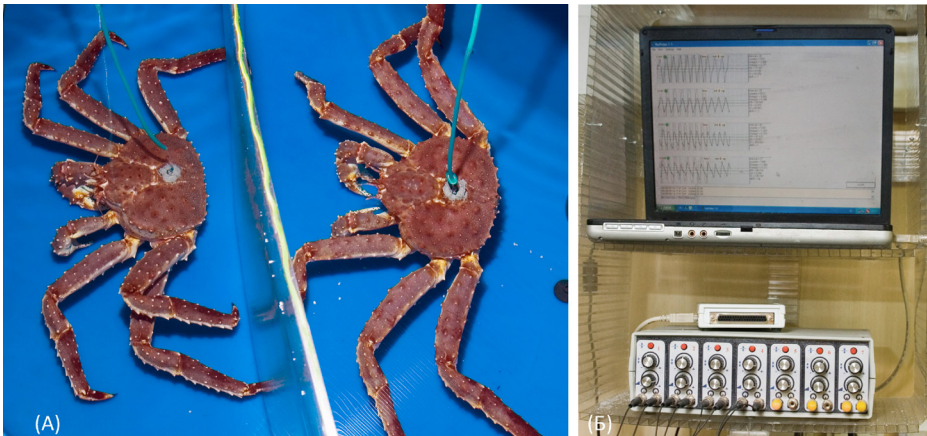


Рис. 5.5. Основные компоненты системы мониторинга кардиоактивности: А – крабы с прикрепленными датчиками и идущим от них к фотоплетизмографу оптоволоконном в механической защите; Б – фотоплетизмограф и компьютер, регистрирующий показания измерений

5.3. Влияние биотехнических факторов на динамику кардиоактивности

Анализ коммерческих поставок краба из Норвегии в города Европы показал, что минимальная смертность в ходе транспортировки при прочих равных условиях наблюдается у крабов, прошедших предварительную передержку в течение двух недель. Этот факт подтверждают результаты исследования ЧСС и стресс-индекса крабов методом неинвазивной пульсометрии. Экспериментальные работы осуществлялись сотрудниками отдела аквакультуры беспозвоночных ВНИРО в бассейновом комплексе компании «Норвей Кинг Краб Продакшн» (Норвегия), аквариальной ВНИРО и базе передержки ООО «Ла Маре» (г. Москва). Отмечено, что после доставки камчатского краба от места вылова к месту передержки в условиях берегового бассейнового комплекса при температуре воды в бассейнах 5 °С среднесуточная ЧСС в первые дни находится на уровне 50–60 сокращений в минуту. В ходе передержки этот показатель постепенно снижается, и через две недели составляет в среднем 30–45 сокращений, а через три недели выходит на плато с диапазоном 20–35 сокращений в минуту. На рис. 5.6 представлена динамика среднесуточной ЧСС крабов в ходе их адаптации к условиям бассейнового комплекса.

Результаты показывают, что оптимальное время передержки камчатского краба после вылова и транспортировки на берег составляет три недели. За этот срок особи восстанавливаются после стресса и адаптируются к условиям содержания, а их сердечная активность приходит в норму.

Экспериментальным путем установлено, что в состоянии покоя при передержке камчатских крабов в условиях берегового бассейнового комплекса ЧСС колеблется в диапазоне от 20 до 40 сокращений в минуту и повышается до 60 сокращений в минуту в случае появления стрессорирующих факторов [Ковачева и др., 2008; Ковачева и др., 2009].

Последующий мониторинг кардиоактивности крабов, направленный на отслеживание циркадной активности особей, показал довольно обширные вариации показателей ЧСС в диапазоне от 43 до 53 сокр./мин (рис. 5.7). При этом статистический анализ результатов выявил наличие определенных закономерностей динамики ЧСС краба в течение суток. В частности, в районе 13 часов разброс ЧСС сужался до пределов 47–50 сокр./мин, однако статистически достоверных различий показателей ЧСС в целом в течение суток обнаружено не

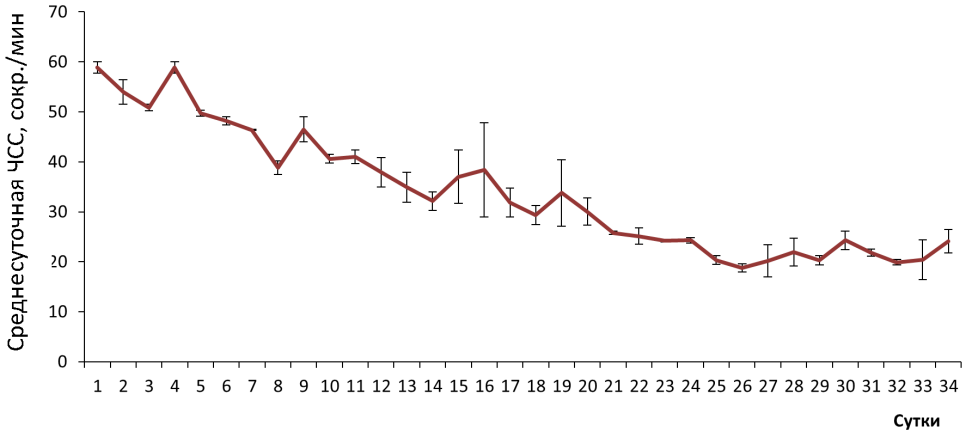


Рис. 5.6. Динамика среднесуточной ЧСС камчатского краба в ходе адаптации к условиям бассейнового комплекса

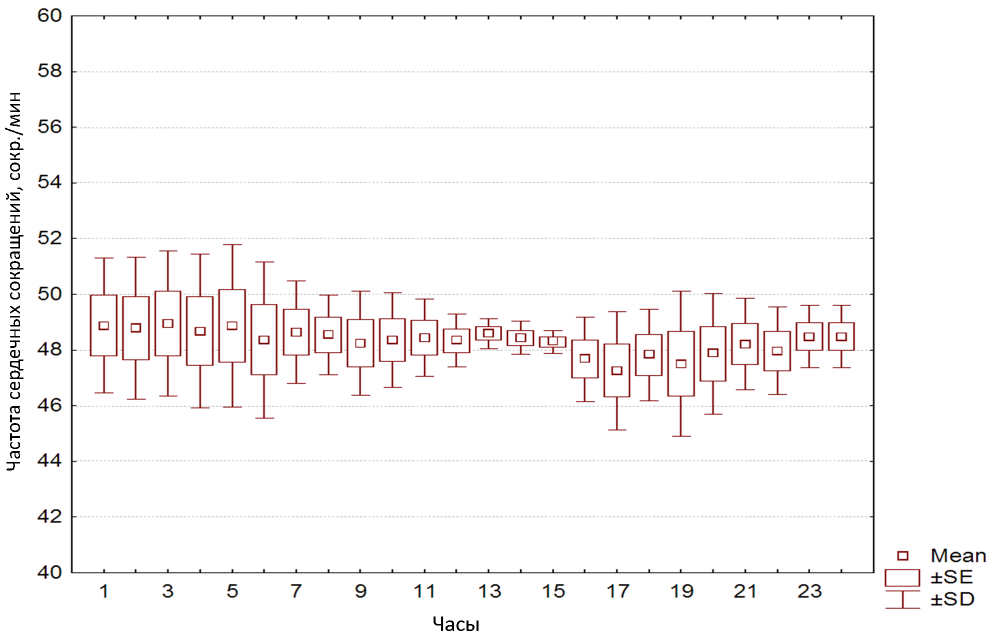


Рис. 5.7. Динамика частоты сердечных сокращений камчатского краба при содержании в искусственных условиях (усредненные данные за 5 суток)

было, что может свидетельствовать об отсутствии выраженной циркадной активности крабов (рис. 5.7). Температура воды составляла 5–7°C, уровень pH – 8,0, соленость – 34‰.

Исследования зависимости кардиоактивности от изменений температуры воды показали закономерное увеличение частоты сердечных сокращений по мере роста температуры с 5 до 12 °С (рис. 5.8). Этот показатель вырос с 18–25 до 45 сокр./мин. Стресс-индекс при этом не претерпевал существенных изменений, это может свидетельствовать о том, что плавный рост температуры в исследованном диапазоне не приводил к серьезному стрессированию животных. При снижении температуры происходило снижение значений ЧСС и стресс-индекса (рис. 5.8).

Экспериментальные работы по мониторингу кардиоактивности крабов при постепенном снижении содержания растворенного в воде кислорода до 4 мг/л показали незначительный, по сравнению с фоновыми значениями, рост показателей ЧСС до 41 сокр./мин и стресс-индекса до 250 усл. ед.

Воздействие резкого изменения солености воды с 34 до 28‰ приводило к повышению кардиоактивности крабов до 35 сердеч-

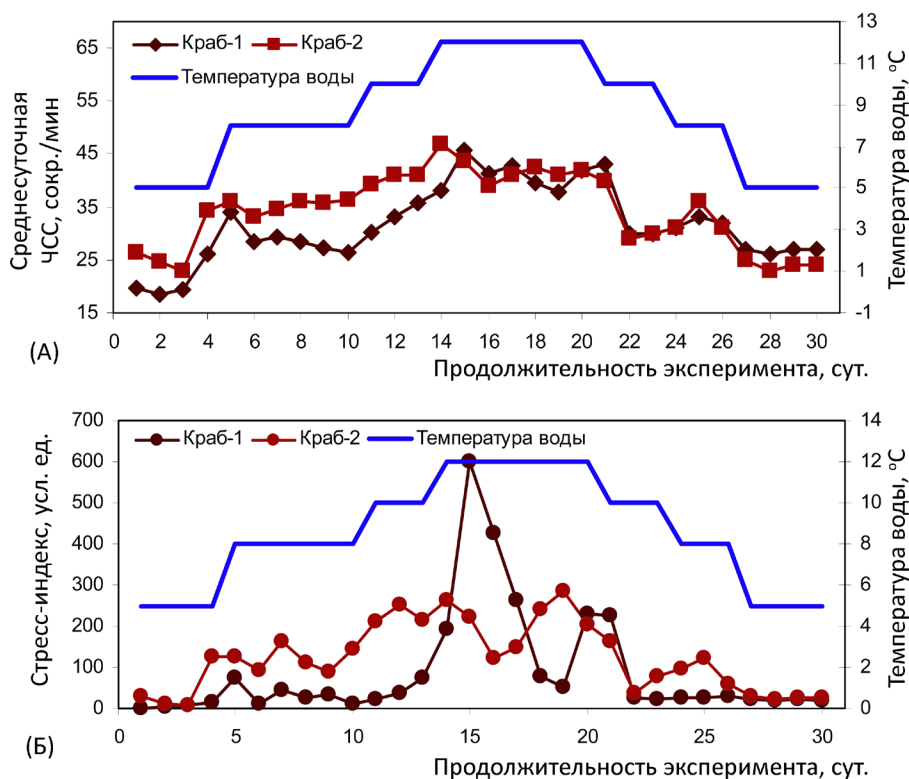


Рис. 5.8. Динамика показателей кардиоактивности в зависимости от температуры воды

ных сокр./мин и 1000 усл. ед. по стресс-индексу, однако довольно быстро ритмы сердечной деятельности возвращались к исходным показателям 28–30 сокр./мин и 100–200 усл. ед., соответственно (рис. 5.9).

Снижение солености воды до уровня 22‰ вызывало значительно более резкие изменения показателей кардиоактивности: ЧСС до 42 сокр./мин при уровне стресс-индекса до 4000 усл. ед. При этом при восстановлении исходной солености воды изучаемые показатели еще довольно долгое время (6 часов) сохранялись на повышенном уровне.

Серьезным стресс-фактором для камчатских крабов оказалось физическое воздействие на особей, например, при чистке бассейна. Эта технологическая процедура приводила к увеличению ЧСС с 30 до 40 сокр./мин и стресс-индекса с 0–200 до 1200 усл. ед. (рис. 5.10). По окончании чистки бассейна ЧСС и стресс-индекс оставались на повышенном уровне еще более 60 минут.

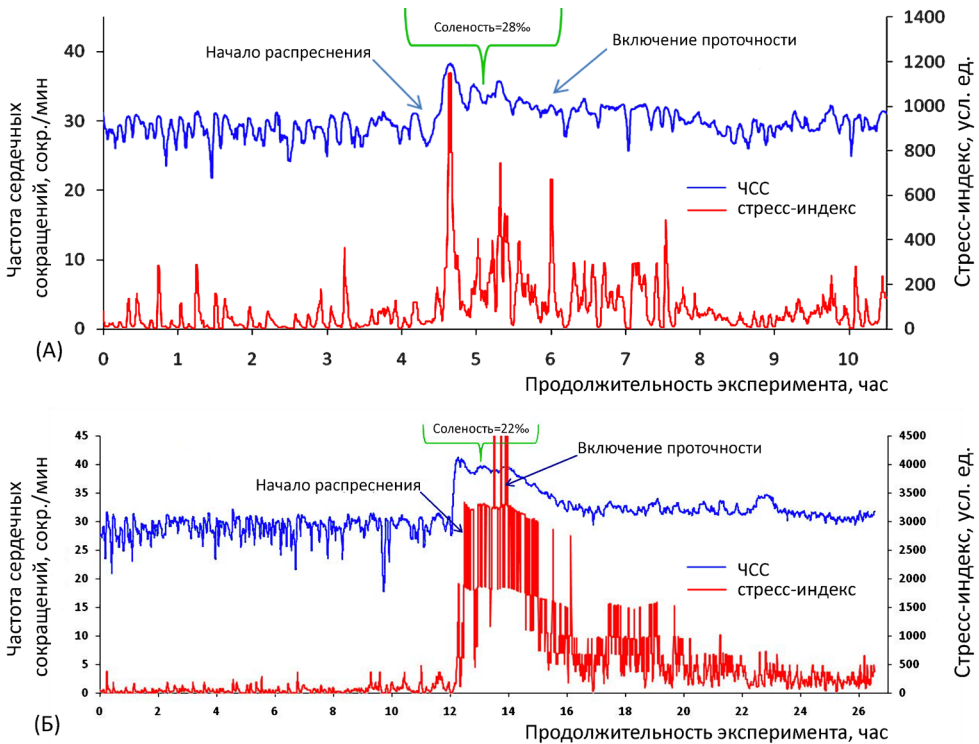


Рис. 5.9. Динамика кардиоактивности крабов в процессе резкого изменения солености воды до 28‰ (А) и 22‰ (Б)

Типичные тренды частоты сердечных сокращений (ЧСС) и стресс-индекса камчатского краба в процессе приема пищи представлены на рис. 5.11. Стрелками на графиках указаны моменты подачи корма, после чего краб сразу же начинал питаться. После начала приема пищи наблюдалась активизация кардиоактивности краба: резкий рост ЧСС на 10–15 ударов в минуту (с 25 до 40 сокр./мин). При этом средние значения стресс-индекса увеличились более чем на 500 усл. ед. (с 10 до 650). Такое увеличение свидетельствует об изменении физиологического состояния крабов при приеме пищи. В исходное состояние изучаемые показатели возвращались в течение часа после кормления.

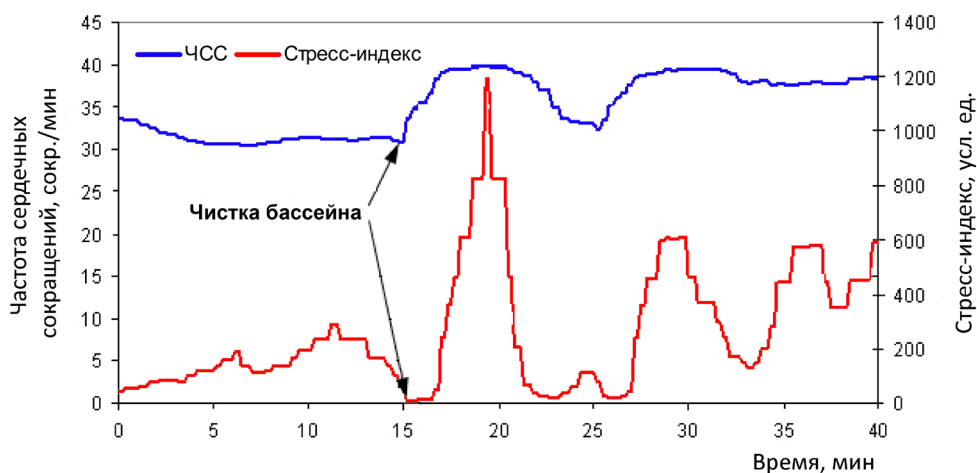


Рис. 5.10. Динамика показателей кардиоактивности при механическом воздействии



Рис. 5.11. Изменения ЧСС и стресс-индекса камчатского краба в процессе приема пищи

Сопоставляя показатели стрессовых воздействий на содержащихся особей при чистке бассейна и кормлении можно отметить, что в обоих случаях динамика ЧСС была близка по своим значениям, тогда как индекс напряженности регуляторных систем организма при кормлении был почти в 2 раза ниже (650 усл. ед.), чем при чистке емкости (1200 усл. ед.), отражая глубину реакции животного на изменения в среде содержания.

Нами была исследована динамика ЧСС и стресс-индекса краба в ходе имитации транспортировки до летального исхода, вызванного продолжительным пребыванием вне воды. На основании анализа 20 гистогрмм в динамике ЧСС были выделены четыре периода (рис. 5.12):

1. Пересадка краба из бассейна в транспортировочный контейнер вызывала подъем ЧСС с 20–35 до 38–42 сокр./мин. Затем следовало интенсивное снижение ЧСС, которое продолжалось 3–5 часов и достигало минимального уровня 17–32 сокр./мин.

2. ЧСС стабилизировалась на одном уровне, находящемся в диапазоне 20–33 сокр./мин. В отдельных случаях наблюдали плавный подъем ЧСС в пределах того же интервала. Продолжительность периода составила 10–15 часов.

3. Плавное снижение ЧСС на 10–15 единиц в течение 8–15 часов.

4. Через различные промежутки времени от 25 до 52 часов после начала имитации транспортировки у всех особей регистрировали частые колебания ЧСС с амплитудой 7–15 сокр./мин, а в отдельных случаях резкое снижение показателя на 15–20 единиц. Через 8–15 часов после начала колебаний сердцебиение прекращалось.

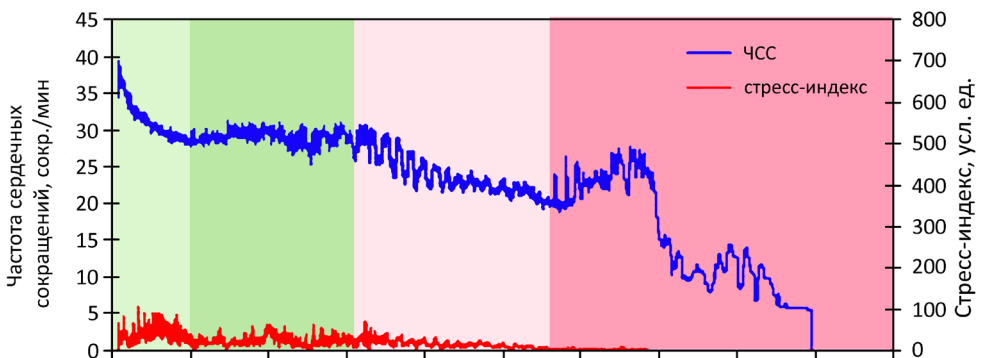


Рис. 5.12. Периоды динамики ЧСС краба в процессе экспериментальной имитации транспортировки: I — интенсивное снижение (светло-зеленый), II — стабилизация (темно-зеленый), III — плавное снижение (розовый), IV — колебания (красный)

Динамика стресс-индекса отличалась у разных особей. В начале эксперимента этот показатель составлял от 100 до 1000 усл. ед. и снижался до 20–60 усл. ед. в течение от 3 до 20 часов.

Отмечено, что единого сценария не существует, и динамика ЧСС варьирует в зависимости от условий транспортировки и индивидуальных особенностей крабов. В разных случаях эти периоды могут растягиваться или сжиматься по времени. Но, как правило, их можно выделить на любой гистограмме, отображающей ЧСС крабов в контейнерах без воды.

На рис. 5.13 представлена стандартная динамика ЧСС и стресс-индекса краба в ходе имитации транспортировки в изотермическом контейнере без воды, с влажным наполнителем и охлаждающими замороженными брикетами, в течение 24 часов с последующим перемещением в бассейн с проточной морской водой.

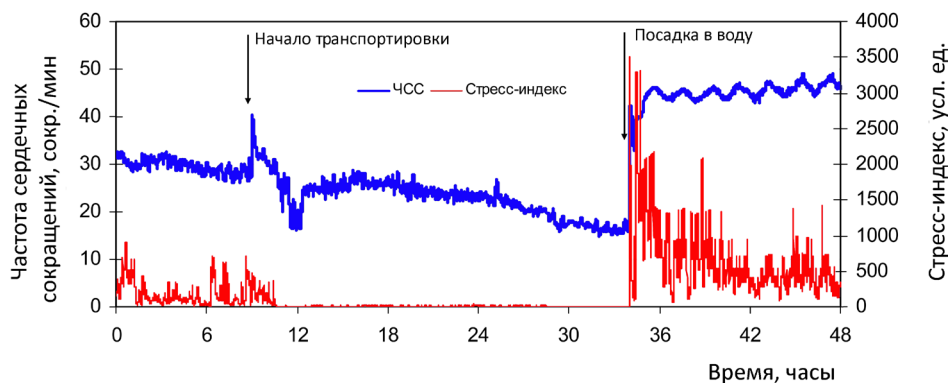


Рис. 5.13. Динамика ЧСС и стресс-индекса камчатского краба в ходе имитации транспортировки без воды продолжительностью 24 часа

В начале эксперимента ЧСС краба, прошедшего передержку в условиях бассейнового комплекса, колебалась на уровне 28–32 сокр./мин, стресс-индекс варьировал в пределах от 100 до 500 единиц.

Манипуляции, связанные с пересадкой краба из бассейна в транспортировочный контейнер, вызвали подъем ЧСС до 40 сокр./мин. Сразу после перемещения краба из воды в изотермический контейнер началось снижение ЧСС, которое продолжалось 3 часа и достигло минимального значения – 17 сокр./мин. Стресс-индекс также в течение трех часов снизился до значений близких к нулю и оставался на этом уровне до посадки краба в воду. В течение 4-го часа после начала эксперимента отметили небольшой рост ЧСС и стабилизацию этого по-

казателя на уровне 23–27 сокр./мин. Через 10 часов после начала эксперимента ЧСС краба начала плавно снижаться. Эта тенденция имела место до конца экспериментальной имитации транспортировки. В результате через 24 часа пребывания вне воды ЧСС краба находилась на уровне 15–18 сокр./мин.

После открытия транспортировочного контейнера и перемещения краба в бассейн с проточной морской водой некоторое время не наблюдали никаких изменений показателей кардиоактивности. Эта пауза в разных случаях составляла от нескольких минут до получаса (рис. 5.14). Если краб хорошо переносил транспортировку без воды, то за паузой следовал резкий скачок ЧСС до уровня 40–60 сокр./мин и стресс-индекса до 3–5 тыс. ед. Такое изменение уровня сердечной активности неизменно сопровождалось возобновлением двигательной активности краба. Это дает основания полагать, что организм остается в состоянии анабиоза даже после перемещения в воду, и ему требуется время, чтобы переключиться на нормальный режим. Продолжительность этой паузы, вероятно, зависит от индивидуальных особенностей особи и условий перевозки.

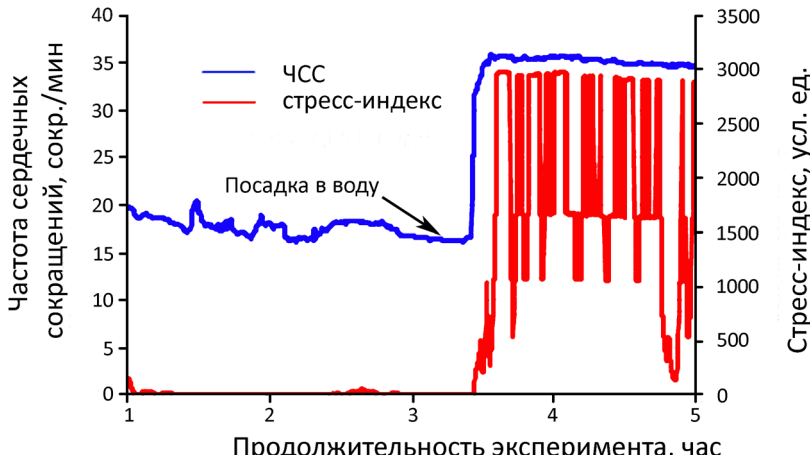


Рис. 5.14. Задержка реакции ЧСС и стресс-индекса камчатского краба при пересадке в воду после экспозиции на воздухе в течение 24 часов

Чтобы проследить выживаемость крабов после начала колебаний ЧСС, шесть особей помещали в транспортировочные контейнеры на 32 часа, после чего пересаживали в воду. У 4-х особей, ЧСС которых к окончанию экспериментальной транспортировки оставалась стабильной или плавно снижалась, наблюдали скачок этого

показателя до 45–50 сокр./мин. Стресс-индекс увеличился с 20–50 до 1000–5000 усл. ед. (рис. 5.15). Такие крабы выживали и в течение нескольких часов восстанавливали активность.

У двух крабов ЧСС в конце эксперимента совершала частые колебания в диапазоне от 20 до 35 сокр./мин. После пересадки в воду восстановления ЧСС и стресс-индекса у этих особей не наблюдали, и оба краба погибли через 1,5 и 2 часа (рис. 5.16).

Результаты эксперимента показывают, что жизнеспособность крабов в процессе транспортировки и экспозиции на воздухе можно прогнозировать по динамике их ЧСС. После того, как ЧСС начинает совершать колебания, жизнеспособность особей снижается [Загорский, 2013].

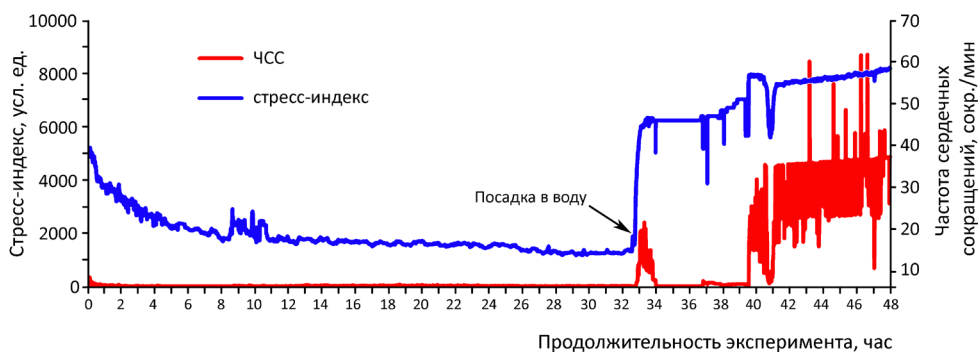


Рис. 5.15. Динамика ЧСС и стресс-индекса камчатского краба, выжившего после имитации транспортировки без воды и пересадки в воду

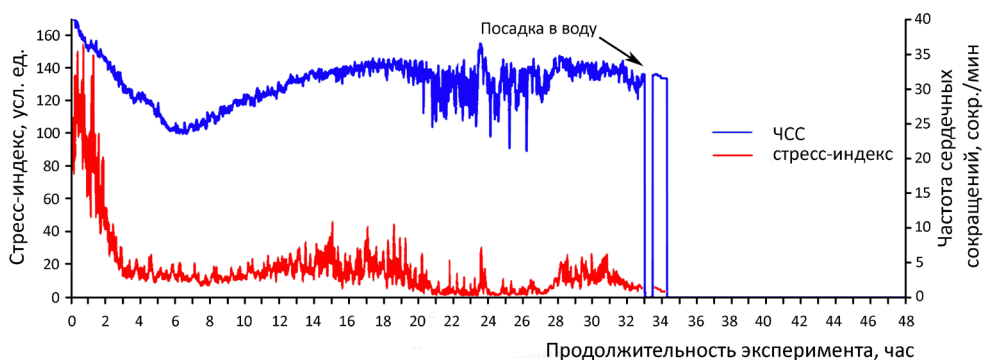


Рис. 5.16. Динамика ЧСС и стресс-индекса камчатского краба, погибшего после имитации транспортировки без воды и пересадки в воду

Отмечено, что стресс-индекс, отражающий напряжение регуляторных систем организма, оказался малоинформативным при экспозиции камчатского краба на воздухе. Это связано с тем, что процессы жизнедеятельности вне воды значительно замедляются и сердечная активность не реагирует на средне- и краткосрочные стрессовые воздействия.

Количественная оценка стресса путем измерения кардиоактивности методами фотоплетизмографии позволяет с высокой точностью оценивать степень воздействия тех или иных факторов среды, включая биотехнические приемы, на физиологическое состояние камчатского краба. Получаемые данным биоэлектронным методом результаты могут быть использованы для оптимизации технологии воспроизводства, содержания и доращивания камчатского краба [Ковачева, 2008; Загорский, 2013].

5.4. Потребление кислорода и выделение аммония

Поскольку камчатский краб относится к морским организмам, то его содержание в удаленных от морского побережья условиях возможно только в установках с замкнутым водоиспользованием (УЗВ). В этих условиях показатели потребления кислорода и выделения аммонийного азота являются одними из важнейших для обеспечения комфортных условий содержания.

В результате проведенных нами исследований [Тырин, 2011; Тырин, Ковачева, 2011] установлено, что удельное потребление кислорода у особей камчатского краба массой 2,4 кг (1,9–2,7 кг) и шириной карапакса 167 мм (154–180 мм) при температуре воды 6,5 °С составляет в среднем 33,75 мг/кг в час. При повышении температуры наблюдается увеличение потребления кислорода, и при достижении 12,2 °С оно составляет 44,32 мг/кг в час.

При этом не выявлено зависимости потребления кислорода от индивидуальной массы особей в исследованном диапазоне (1,9–2,7 кг). Полученные данные можно использовать для технологических расчетов аэрации и водообмена при содержании камчатского краба в условиях аквариумов и бассейнов.

В период наблюдений за процессом линьки нами установлено существенное снижение интенсивности дыхания камчатских крабов перед ее началом, полное прекращение потребления кислорода в момент освобождения от старого панциря, и последующее резкое увеличение его потребления (рис. 5.17).

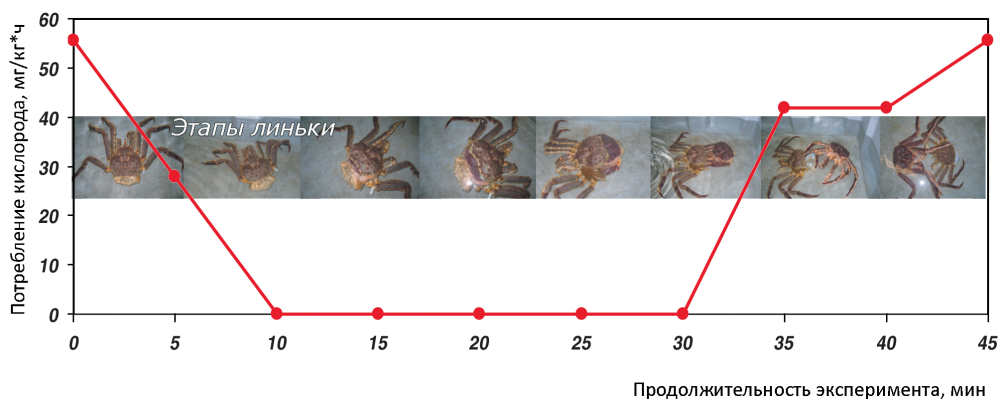


Рис. 5.17. Изменения интенсивности дыхания промысловых самцов камчатского краба в процессе линьки

Известно, что камчатский краб, как и подавляющее число гидробионтов, является аммонотелическим видом, т.е. выделяет аммиак в качестве основного продукта азотистого обмена. Большая часть аммиака у него выделяется через жаберный эпителий. Аммиак (NH_3) – остро токсичное соединение, и технологическая норма его содержания в оборотной воде УЗВ составляет всего 0,05 мг/л [Жигин, 2011]. Но свободный аммиак активно взаимодействует с водой, образуя менее токсичное соединение – аммоний (NH_4OH или в ионизированной форме – NH_4^+), допустимые концентрации которого для холодноводных морских ракообразных при длительном содержании в УЗВ составляют уже 0,25–0,5 мг/л [Ковачева и др., 2005б]. Соотношение аммония и аммиака в общем аммонийном азоте (свободная и ионизированная формы) зависит от pH и температуры воды (при 5–10 °C и pH 8,0–8,3 доля аммония составляет 90% и более).

В опубликованных научных работах вопрос выделения аммония промысловыми ракообразными затрагивался с точки зрения биохимического механизма этого процесса [Проссер, Браун, 1967; Weihrach et al., 2002], но не количественного аспекта, который более важен в прикладном плане при культивировании.

Наши исследования позволили установить, что самцы камчатского краба массой 1,7–2,7 кг и шириной карапакса 149–174 мм в среднем выделяли 9,73 мг/кг в сутки аммонийного азота при 6 °C. При двукратном увеличении температуры воды (до 12 °C) выделение общего аммония увеличилось в 3 раза, до 29,16 мг/кг в сутки, что объясняется интенсификацией метаболизма при повышении температуры. Плотность посадки особей при этом составляла 6,7 экз./м³, а биомасса

колебалась в диапазоне 11,1–18,3 кг/м³. Зависимости величины выделения общего аммонийного азота от массы животного в исследуемом ее диапазоне не выявлено.

Полученные количественные показатели выделения аммонийного азота были использованы для расчета системы биологической очистки воды в УЗВ при содержании камчатского краба [Тырин |и др., 2010, 2013].

ГЛАВА 6. БИОТЕХНИКА СОДЕРЖАНИЯ И ТРАНСПОРТИРОВКИ ПРОМЫСЛОВЫХ ОСОБЕЙ

6.1. Системы водоиспользования

Практическое осуществление различных направлений и технологических этапов аквакультуры камчатского краба в заводских условиях базируется на двух основных направлениях водоснабжения бассейнов: проточное – на берегу морской акватории с требуемым качеством воды, и замкнутое с использованием естественной или искусственной морской воды – при отсутствии отвечающего требованиям водоисточника. Иногда возможно сочетание обоих способов водоиспользования.

Проточные системы водоиспользования. Использование натуральной морской воды для содержания камчатского краба является предпочтительным и доступно при расположении предприятия на берегу моря или на специально оборудованном плавсредстве. Используемая в технологическом процессе морская вода должна проходить предварительную обработку для удаления из нее примесей, таких как водоросли и песок, а также терморегуляцию и обеззараживание (рис. 6.1). Кроме того, водозаборное устройство должно предотвращать попадание в систему чужеродных водных организмов.

Для фильтрации морской воды широко применяются несколько типов фильтров: песчано-гравийные, сетчатые и другие фильтры. Недостатком песчаных и гравийных фильтров является значительная потеря напора в загрузке и необходимость периодической их остановки для удаления накопившихся загрязнений.

Морская вода, прошедшая через бассейны, возвращается в море (при соответствии ее качества требованиям для отведения вод в водоемы рыбохозяйственного значения).



Рис. 6.1. Установка механической очистки и УФ-обеззараживания морской воды

Хорошо известна высокая агрессивность морской воды по отношению к технологическому оборудованию. Это необходимо учитывать при его подборе, делая упор на коррозионную устойчивость. Такой подход увеличивает единовременные капитальные затраты, но окупается в процессе эксплуатации, обеспечивая надежность и безаварийность работы комплекса.

В случае использования нержавеющей стали, рекомендуется следить за вымыванием из нее хрома, к которому особенно чувствительны ракообразные. В этой связи более предпочтительны материалы из полипропилена и поливинилхлорида (ПВХ), так как они инертны как к пресной, так и к соленой воде [Уитон, 1985].

Для содержания взрослых особей камчатского краба можно использовать серийно выпускаемые рыбоводные бассейны. Вместе с тем нами разработана специальная конструкция бассейнов (патент РФ № 73159) для длительного содержания и дорастивания крабов, позволяющая интенсифицировать процесс чистки, регулировать циркуляцию воды внутри емкости, увеличить плотности посадки [Ковачева и др., 2008].

Бассейн представляет собой изотермическую емкость со светонепроницаемой крышкой (рис. 6.2). Система подачи воды выполнена в виде двух трубопроводов, смонтированных в боковые стенки емкости

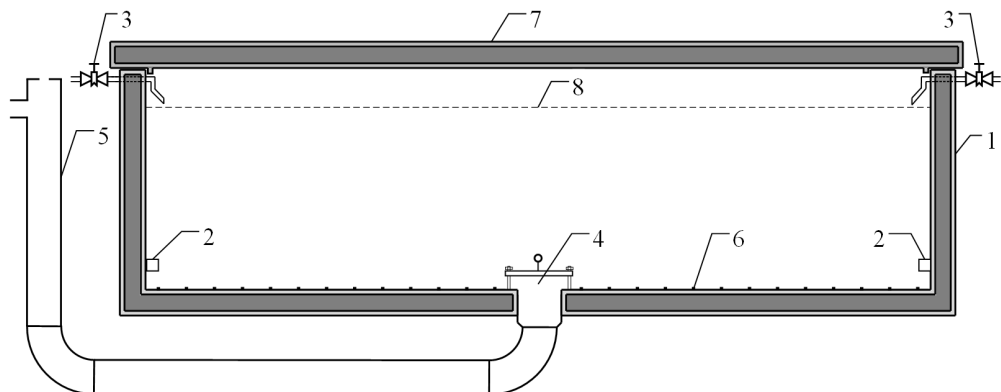


Рис. 6.2. Схема бассейна для содержания камчатских крабов:

- А – вид сверху; Б – вид сбоку: 1 – емкость изотермическая; 2 – аэратор; 3 – кран подачи воды; 4 – сток с защитной сеткой; 5 – гофрированная сливная труба; 6 – микрорельеф дна; 7 – держатель-фиксатор сливной трубы; 8 – крышка светонепроницаемая; 9 – уровень воды

под углом, обеспечивающим создание циркуляционного течения. Оно способствует концентрации остатков корма и продуктов жизнедеятельности крабов у центрального сливного отверстия, улучшая тем самым среду содержания.

Предусмотрен аэратор в виде перфорированных трубок, расположенных по периметру емкости. Система сброса воды состоит из приемка, накрытого защитной решеткой, сливного трубопровода из нержавеющей материала (пластик) и шланга для регулирования уровня воды и при необходимости ее экстренного слива. Дно емкости имеет темный цвет и выполнено рельефным. Наличие рельефа дна обеспечивает необходимое сцепление конечностей краба с дном, что характерно для естественных условий обитания, снижает хаотичное беспокойное перемещение особей и позволяет повысить эффективность кормления.

Замкнутые системы водоиспользования. В нашей стране накоплен большой положительный опыт создания и эксплуатации промышленных бассейновых комплексов аквакультуры, в том числе и с замкнутым водоиспользованием как отечественного, так и зарубежного производства [Жигин, 2003, 2011, 2018]. Имеющиеся научно-технические разработки вполне применимы и в марикультуре [Жигин, 2008].

Важным, востребованным и наиболее быстро развивающимся направлением является создание компактных бассейновых комплексов с замкнутым водоиспользованием вдали от морского побережья в

целях приема и передержки без кормления различных промысловых гидробионтов с последующей их реализацией потребителям, обеспечивая круглогодичное предложение продукции.

К таким объектам передержки можно отнести и камчатского краба. При этом его передержка характеризуется относительно коротким периодом, отсутствием процесса линьки особей, что в свою очередь, позволяет содержать ракообразных при более высокой плотности посадки, рассчитывая ее не только на площадь дна, но и на объем емкости.

Для предпродажной передержки наиболее рационально использовать модульные системы с пластиковыми лотками или каркасными бассейнами (рис. 6.3), так как они сравнительно компактны, что снижает затраты на занимаемую площадь, упрощает их транспортировку и монтаж. Бассейны не разделяются по категориям, но высаживаемых особей желательно сортировать по размерам.

Вместе с тем биологические особенности камчатского краба подразумевают ряд технологических трудностей при осуществлении его содержания в УЗВ, обусловленных требованиями низкой температуры (4–10 °С) и высокой солености воды (30–35‰).

Известно, что основа любых УЗВ – блок регенерации воды, главным элементом которого является система биологической очистки. Ее использование позволяет осуществить процессы диссимилиации азотсодержащих соединений (белков, аминокислот, мочевины), минерализации и нитрификации бактериями, обитающими в толще воды и на загрузочном материале биофильтра. Работу систем очистки оборотной воды принято оценивать по уровню минеральных форм азота в воде (аммония, нитритов, нитратов).



Рис. 6.3. Циркуляционная установка «Кастелана» производства Adriatic Sea International Srl, применяемая для предпродажного содержания гидробионтов (ООО «Ла Маре», г. Москва)

Известно, что процессы биологической очистки значительно замедляются в морской воде по сравнению с пресной, а снижение температуры воды еще более тормозит скорость протекания процесса биологического окисления накопленных загрязнений.

Исследования по влиянию морской воды на эффективность утилизации загрязнений в сооружениях механической и биологической очистки воды проводили специалисты ВНИРО [Верещагин, 1990] и ВНИИПРХ [Киселев, 1999]. Впоследствии нами была разработана и испытана первая опытно-промышленная УЗВ для содержания взрослых особей камчатского краба с общим объемом бассейнов 60 м³ [Ковачева и др., 2005б].

Опыт создания и эксплуатации УЗВ с морской водой выявил ряд особенностей, которые необходимо учитывать при разработке промышленных рыбоводных систем по выращиванию объектов марикультуры. В частности, концентрация растворенного в воде кислорода при одних и тех же условиях ниже в морской воде, чем в пресной на 20–27% [Стикни, 1986; Сандер, 2002].

Другим важным фактором является сочетание показателей рН и аммонийного азота. В основном рН морской воды колеблется в диапазоне 8,1–8,3, что резко увеличивает риск аммиачного отравления по сравнению с пресной водой, часто имеющей рН 7,0. Это происходит из-за того, что щелочные значения рН увеличивают относительное содержание очень токсичного неионизированного аммиака в водной среде при прочих равных условиях в 18 раз [Ведемейер и др., 1981; Уитон, 1985; Стикни, 1986 и др.].

С другой стороны, в морской воде по сравнению с пресной при одинаковом рН и концентрации аммонийного азота количество неионизированного аммиака меньше в среднем на 25–28%. Имеются данные, что токсичность нитритов в морской воде значительно ниже, чем в пресной, поэтому они представляют меньшую угрозу для морских гидробионтов. При этом в морской воде отмечен рост токсичности нитратов [Спотт, 1983].

Положительным моментом щелочного значения рН морской воды является отсутствие ее закисления, которое в пресноводных УЗВ иногда приводит к стрессу и заболеваниям гидробионтов [Ведемейер и др., 1981]. Кроме того, способность озона при рН более 7 окислять токсичный аммоний через нитриты в нитраты [Сандер, 2002] предполагает возможность применения озонирования не только для дезинфекции, но и для очистки морской воды. Так, немецким исследователям благодаря применению озонирования удавалось поддерживать концентрацию нитритов на уровне 0,15 мг/л при соотношении рыбы и морской воды 1:10 [Rosental, Westernhagen, 1976].

Известно, что оптимальным рН для развития и жизнедеятельности нитрифицирующих бактерий является диапазон 6,5–7,5 [Спотт, 1983; Проскураков, Шмидт, 1997]. Таким образом, реакция морской воды не является оптимальной для бактерий активного ила сооружений биоочистки.

Соленость среды так же отрицательно отражается на работе сооружений биологической очистки воды, снижая их эффективность. Пресноводные простейшие активного ила погибают при увеличении солености с 3 до 40 г/л в течение 96–24 часов [Проскураков, Шмидт, 1997].

Исследованиями ВНИИПРХ определены количественные параметры влияния различной солености на эффективность утилизации растворенных органических загрязнений и соединений азота в аппаратах биоочистки [Киселев, 1999]. Установлено, что скорость окисления органических загрязнений при солености 12, 24 и 36‰ была ниже соответственно на 10–15%, 25–30% и 40–45%, по сравнению с пресной водой. Скорость изъятия аммонийного азота также снижалась с повышением солености воды, однако степень влияния данного фактора была несколько меньше. Эффект очистки уменьшался постепенно на 5–8, 10 и 20%, соответственно.

В этой связи перевод биофильтра с пресной воды на морскую (или обратно) требует постепенного перехода. С необходимостью адаптации нитрифицирующих бактерий к соленой воде с повышенным рН связан и более длительный период «созревания» биофильтра в морской УЗВ: при 20°C он растягивается до 2 месяцев по органическим загрязнениям и до 3 месяцев – по соединениям азота [Верещагин, 1990; Киселев, 1999], против 20–25 суток в пресноводных системах. Кроме того, сам процесс нитрификации в УЗВ с морской водой протекает медленнее, чем с пресной [Kuhl, Mann, 1962].

Морская вода оказывает влияние и на результаты других способов водоподготовки. Так, в морских по сравнению с пресноводными УЗВ эффективнее использование в качестве метода очистки оборотной воды флотации, что способствует удалению белковых соединений до их разложения [Сандер, 2002]. Продувая через загрязненную воду воздух и переводя органические вещества в пену, можно удалить до 40% органики [Павлов, 1992].

Характерной особенностью эксплуатации морских УЗВ является тенденция к росту солености за счет испарения воды. В этой связи следует постоянно осуществлять контроль и корректировку солености воды. При наличии естественного источника морской воды эта проблема легко решается.

В случае отсутствия такого источника необходимо иметь запас искусственно приготовленной морской воды, что требует определенных затрат и дополнительных емкостей. В целях снижения затрат систему можно пополнять пресной водой до требуемой солености. Например, имея верхнюю норму уровня солености морской воды 38‰, можно долить около 15% пресной воды от общего объема системы и получить соленость на уровне нижней нормы – 32‰. Вместе с тем вопрос: как часто можно обойтись подпиткой пресной водой остается открытым.

До недавнего времени мнения специалистов о возможности использования биоочистки в низком диапазоне температур (4–10 °С) колебались от сдержанно-осторожного до полного отрицания такой возможности, так как известно, что оптимальная температура жизнедеятельности нитрифицирующих бактерий составляет 25 °С, а одной из главных причин, нарушающих их жизнедеятельность, является резкое изменение температуры воды [Турский, Филиппов, 1967; Возная, 1979; Проскураков, Шмидт, 1997].

Проблема заключается в том, что и длительность пускового периода (то есть время развития, роста и накопления биоценоза активного ила биоочистки) также зависит от температуры воды. В частности, было установлено, что при снижении температуры очищаемой воды с 20 до 4–5 °С скорость нитрификационных процессов в погружных биофильтрах уменьшалась с 1100 до 200 мг/м² аммонийного азота в сутки [Марковцев, Брегман, Пржеменецкая и др., 1987], т.е. в 5,5 раза. Кроме того, при снижении температуры ниже 10 °С необходимо особенно тщательно следить за эксплуатацией биофильтров, так как в этих условиях очень тяжело восстанавливать работу биопленки [Яковлев, Воронов, 1975].

Однако, все авторы, изучавшие работу УЗВ при низких температурах оборотной воды, указывают на замедление процесса биоочистки, но не на его полное отсутствие. Очевидно, что процессы биологической очистки воды могут протекать и при низкой температуре.

Некоторые специалисты считают единственной альтернативой биологической очистке в холодноводных УЗВ физико-химические методы, предполагающие использование флотации, ионообменных материалов, активированного угля, природных цеолитов. Вместе с тем известно, что пеноотделители (флотаторы) снижают количество микроэлементов в морской воде [Куликова, Демьянова, Куприянов и др., 1984], что может нарушить ее качественный состав. Этим же недостатком обладают другие физико-химические методы очистки воды (ионообмен, адсорбция и др.). Кроме того, соленость снижает погло-

щающую способность адсорбентов и полностью сводит на нет применение ионообменных материалов [Спотт 1983; Wang Yu Pei, 1992; Сандер, 2002].

Не следует забывать, что используемые при этом материалы могут оказаться токсичными для выращиваемых гидробионтов. Кроме того, такие материалы достаточно дороги и требуют периодической регенерации. Так, например, для очистки 1 л воды необходим 1 г активированного угля, при условии, что его замена происходит каждые 1–2 месяца [Степанов, 1986]. Поэтому, если в относительно небольших системах аквариумного типа применение физико-химических методов может быть оправдано, то в масштабах промышленного выращивания гидробионтов это достаточно дорогое и трудоемкое мероприятие.

Помимо этого, известно, что снижение температуры воды замедляет не только скорость протекания процессов биоочистки, но и скорость химических реакций, физических процессов. В частности, установлено, что при снижении температуры заметно падает сорбционная способность цеолитов [Тулупов и др., 1997, 1998].

По всей видимости, физико-химические методы очистки воды могут быть использованы в качестве вспомогательных к основному – биологическому, но не могут его заменить.

Опыт эксплуатации морских замкнутых систем аквакультуры в столь низком диапазоне температур очень ограничен. Поэтому интерес к использованию биоочистки оборотной воды в этих условиях вполне оправдан и актуален. В связи с этим появилась необходимость проведения специальных исследований для создания технологического регламента эксплуатации УЗВ с холодной морской водой.

На рис. 6.4 показаны общий вид и принципиальная схема циркуляционных установок, использовавшихся специалистами в аквариальной ВНИРО для воспроизводства и содержания особей камчатского краба разных возрастных групп и отработки параметров эксплуатации УЗВ с искусственной морской водой при низких температурах.

Наиболее длительным и проблематичным этапом в рассматриваемых условиях является пусковой период системы биоочистки. Для ее запуска в работу крайне важно правильно провести стартовый период, так как оптимальная температура для жизнедеятельности бактерий основных нитрифицирующих родов *Nitrobacter* и *Nitrosomonas* лежит в диапазоне 24–26 °С, а требуемая для содержания камчатских крабов – 4–10 °С. В системах, предусматривающих кормление ракообразных комбикормами, необходимо еще более тщательное проведение стартового периода, поскольку корм является основным источником загрязнений в УЗВ.

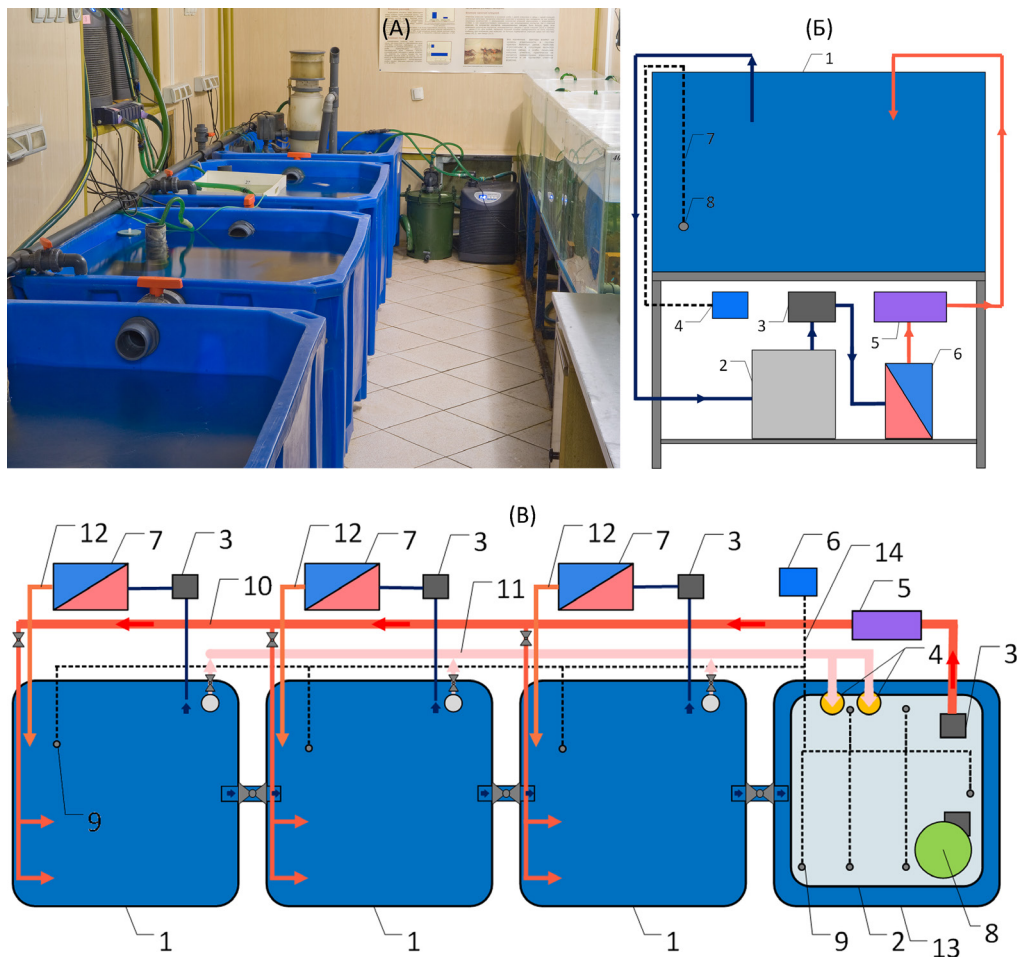


Рис. 6.4. Опытные установки ВНИРО с замкнутой системой водоиспользования:
 А – общий вид; Б – схема установки объемом 200 л;
 В – схема установки общим объемом 2 м³.

Условные обозначения для (Б): 1 – емкость 200 л; 2 – комбинированный фильтр с функцией механической и биофильтрации; 3 – насос; 4 – компрессор; 5 – УФ-стерилизатор; 6 – блок терморегуляции (с функцией нагрева и охлаждения); 7 – воздуховод; 8 – распылитель.

Условные обозначения для (В): 1 – емкость 2 м³; 2 – биофильтр; 3 – насос; 4 – механический фильтр; 5 – УФ-стерилизатор; 6 – компрессор; 7 – блок терморегуляции (с функцией нагрева и охлаждения); 8 – флотатор; 9 – распылитель; 10 – водопровод рециркуляционной системы; 11 – рециркуляционный коллектор; 12 – водопровод термостатирования; 13 – накопительная емкость; 14 – воздуховод

Результаты исследований показали, что период запуска биофильтра с новой пластмассовой загрузкой составляет 75–80 суток при температуре воды 8–13 °С (в установках с пресной теплой водой этот период занимает 14–20 суток). При этом кинетика азотных соединений (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^-), характерная для процесса формирования биоценоза тепловодных биофильтров, сохранялась, но была растянута во времени (рис. 6.5). Низкая температура оборотной морской воды значительно замедляла рост биомассы бактерий-нитрификаторов, особенно бактерий *Nitrobacter*.

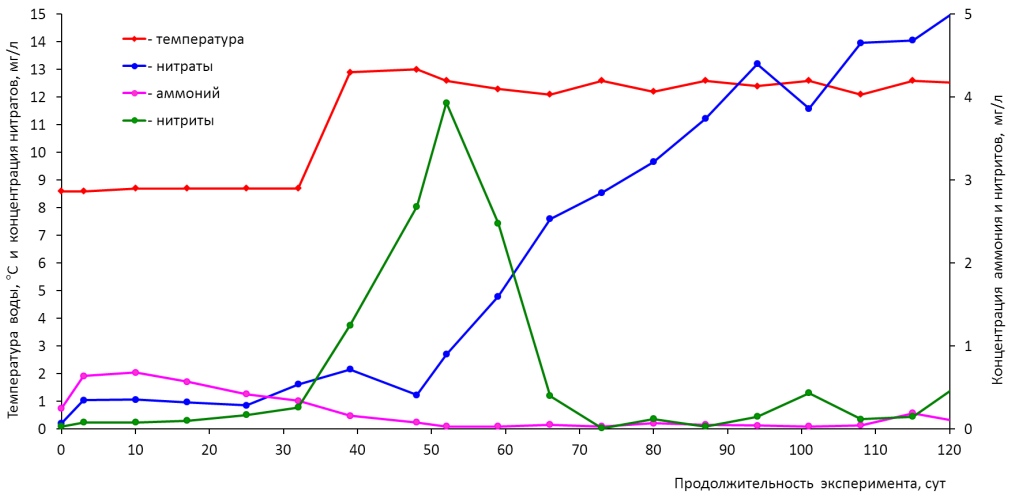


Рис. 6.5. Динамика температуры и концентрации соединений азота в пусковой период биофильтра

При дальнейшей эксплуатации установки после выхода биофильтра на рабочий режим процесс нитрификации протекал устойчиво, и окисление аммония проходило до конечного продукта – нитратов. В практике аквакультуры для поддержания допустимого уровня нитратов принято периодически производить частичную подмену воды в системах циркуляции.

Другая серия проведенных исследований показала, что продолжительность пускового периода процесса нитрификации в биофильтрах холодноводных морских экспериментальных установок зависит не только от температуры воды, но и типа наполнителя. В качестве загрузочного материала испытаны три типа наполнителя для биофильтра: пластиковые «биошары», коралловая крошка и керамзит (рис. 6.6).

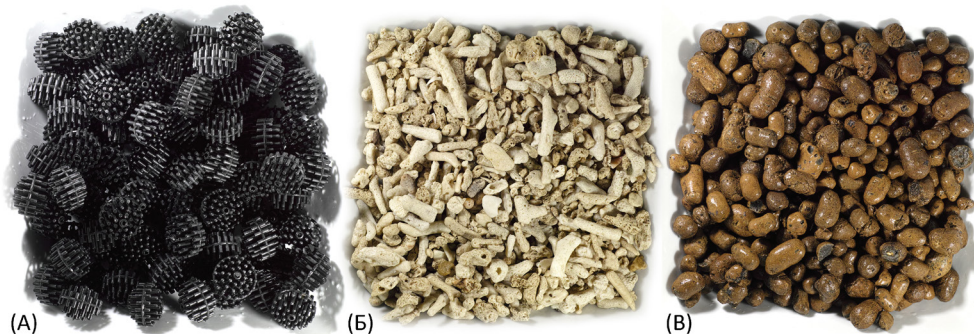


Рис. 6.6. Испытанные наполнители: А – пластиковые «биошары», Б – коралловая крошка, В – керамзит

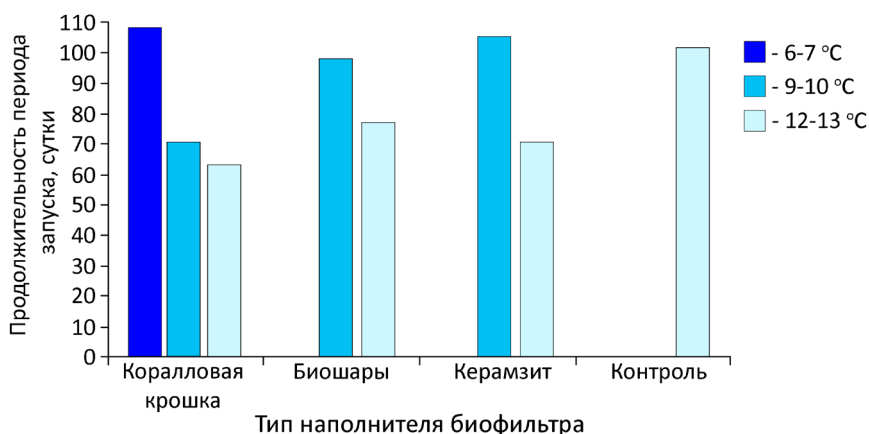


Рис. 6.7. Общая продолжительность стартового периода биологической очистки

В биофильтрах с коралловой крошкой стартовый период (выход на рабочий режим) завершился за 108, 70 и 63 суток при температуре воды 6–7, 9–10 и 12–13 °C соответственно (рис. 6.7). Биофильтры с пластиковыми «биошарами» и керамзитом при 6–7 °C не вышли на рабочий режим. Стартовый период биофильтров с «биошарами» завершился за 98 и 77 суток при 9–10 °C и 12–13 °C соответственно, с керамзитом – за 105 и 70 суток. В контроле, который представлял собой УЗВ с емкостью без загрузки, процесс нитрификации был зафиксирован только при 12–13 °C на 108 сутки исследований. Таким образом, коралловая крошка фракции 10–20 мм наилучшим образом показала себя в качестве наполнителя нитрифицирующего биофильтра по скорости выхода на рабочий режим при низких температурах воды [Тырин и др., 2007; Тырин и др., 2009].

В целях сокращения продолжительности пускового периода аппаратов биологической очистки установок для выращивания гидробионтов при низких температурах воды разработан способ ускоренного вывода биофильтров на рабочий режим (патент РФ № 2304881). Способ предусматривает ежедневное внесение хлорида аммония до начала выращивания гидробионтов из расчета на предполагаемую их биомассу с учетом температуры среды, до стабилизации гидрохимического режима, при этом, адаптируя метод для камчатского краба, можно рекомендовать внесение хлорида аммония по следующей схеме:

- 1 день – 1 мг на 1 кг предполагаемой биомассы гидробионтов;
- со 2 по 5 день – 5 мг на 1 кг предполагаемой биомассы гидробионтов;
- с 6 по 10 день – 10 мг на 1 кг предполагаемой биомассы гидробионтов;
- с 11 по 20 день – 20 мг на 1 кг предполагаемой биомассы гидробионтов;
- на 21 день – 40 мг на 1 кг предполагаемой биомассы гидробионтов.

При этом температуру воды до стабилизации гидрохимического режима поддерживают в диапазоне 28–30 °С, а затем ее доводят до температуры выращивания гидробионтов. В диапазоне от 28 до 18 °С ее снижают в течение 24–48 часов, а при температуре ниже 18 °С снижение продолжают по 1 °С в сутки.

В результате общая продолжительность пускового периода биоочистки сокращается в три раза (с 3 до 1 месяца), в конце пускового периода качество оборотной воды соответствует требованиям нормативов [Жигин и др., 2005].

Несмотря на то, что лучшие результаты по выращиванию личинок камчатского краба получены при использовании естественной морской воды, экспериментальными работами [Kovatcheva, 2001; Ковачева, 2000, 2002а, 2002б и др.] показана принципиальная возможность их получения и выращивания в условиях УЗВ с применением биологической очистки оборотной искусственной морской воды. По нашему мнению, несмотря на длительный период выхода на рабочий режим, замедленное реагирование на колебания температуры воды и биомассы гидробионтов, методу биологической очистки при низких температурах морской воды как самому дешевому, технологичному и эффективному по-прежнему нет полноценной альтернативы [Жигин, 2007, 2011].

Рассматривая другие технологические аспекты эксплуатации холодноводных морских УЗВ, следует отметить, что снижение температуры оборотной воды имеет и положительные стороны для со-

держатся объектов. Значительно увеличивается растворимость кислорода в воде на фоне снижения его потребления гидробионтами. Нет необходимости в оксигенации воды, так как для ее насыщения кислородом до 100% вполне достаточно обычных средств аэрации.

При снижении температуры с 25 до 5 °С доля токсичного неионизированного аммиака уменьшается в 4,7 раза – с 0,56 до 0,12% [Ведемейер и др., 1981]. Падает токсическое действие загрязняющих веществ [Сандер, 2002].

Как уже отмечалось ранее, замкнутые системы водоиспользования для содержания камчатского краба могут применяться в удаленных от моря районах или при неудовлетворительном экологическом состоянии морской акватории. Их принципиальные схемы могут отличаться в зависимости от выполняемых функций и других особенностей эксплуатации.

Вопрос охлаждения циркулирующей воды в замкнутых системах также имеет свои особенности. Известно, что при эксплуатации промышленных циркуляционных систем температура оборотной воды, как правило, соответствует температуре воздуха в помещении. В этой связи поддерживать низкую температуру воды в теплом помещении достаточно проблематично. Это требует повышенных энергозатрат, ведет к обильной конденсации влаги на всех элементах установки, приводит к сырости и коррозии оборудования. Чтобы избежать таких негативных проявлений рекомендуется выполнить тщательную теплоизоляцию бассейнов и трубопроводов.

Современные серийно выпускаемые охладители циркулирующей воды, в отличие от водонагревателей, достаточно дороги, а их производительность не превышает 5 м³/час. Аппараты большей производительности могут быть изготовлены по индивидуальному заказу, но их удельная стоимость при этом значительно возрастает.

Вместе с тем существует большое количество серийно выпускаемого относительно недорогого оборудования для охлаждения воздуха. В этой связи можно размещать холодноводные УЗВ в теплоизолированных охлаждаемых помещениях. Это значительно снижает капитальные и эксплуатационные затраты по сравнению с использованием проточных водоохладителей. При этом следует признать некомфортность условий работы обслуживающего персонала в таких холодных помещениях, поэтому в качестве альтернативы можно предложить совмещение двух вышеназванных подходов: снизить температуру в помещении до относительно приемлемой (например, 10–15 °С) и понизить температуру воды еще ниже до требуемого уровня за счет проточных водоохладителей.

В целом эксплуатация морских УЗВ является более высоким технологическим уровнем по сравнению с пресноводными и проточными установками. Особенности морских холодноводных УЗВ следует учитывать при создании и эксплуатации промышленных циркуляционных систем марикультуры.

6.2 Экспресс-метод визуальной оценки жизнеспособности по двигательным реакциям

Высокая смертность товарных особей камчатского краба при содержании в искусственных условиях во многом обусловлена несоблюдением технологии вылова, последующей транспортировки, приемки и сортировки краба на суше [Шагинян, 2009; Загорский, 2013]. Одним из наиболее важных аспектов, обеспечивающих успех содержания и транспортировки взрослых особей камчатского краба, является проведение оценки их жизнеспособности на всех этапах технологических операций. Для решения этих вопросов необходима методика, позволяющая быстро и без применения сложных приборов выполнить оценку жизнеспособности большого количества особей. Одним из возможных подходов является использование для этой цели поведенческих реакций крабов.

Возможность оценки жизнеспособности по поведению особей, наличию или отсутствию у них определенных двигательных реакций исследована для многих видов ракообразных. Например, на Аляске оценивали жизнеспособность нескольких видов крабов, включая камчатского, по их способности перевернуться в нормальное положение из положения абдоменом вверх. Таким образом, ученые исследовали влияние на организм ракообразных возможных видимых и скрытых повреждений при подъеме с глубины в ходе промысла [Stevens, 1990], а также влияние отрицательных температур [Warrenchuk, Shirley, 2002]. Однако такой способ продемонстрировал невысокую точность. Во всех работах большая часть крабов, получивших положительную оценку, действительно выживала, но и большое количество особей, которые не могли перевернуться, также оставались живыми.

Гораздо более показательна оценка на основании простых рефлекторных двигательных реакций, которую можно проводить вне воды. Такие реакции, как движение антенн, конечностей ротового аппарата и глазных стебельков в ответ на прикосновение являются произвольными рефлексам и позволяют дать более объективную оценку жизнеспособности ракообразных [Stoner, 2012].

Разные формы такой оценки давно используются при коммерческой реализации ракообразных. Например, жизнеспособные омары после транспортировки или передержки должны двигать конечностями, реагировать на касание глазных стебельков и совершать движения абдоменом при взятии в руки [Spanoghe, Bourne, 1997; Paterson et al., 2005].

Подобная оценка встречается в целом ряде научных работ. Б.Г. Стивенс [Stevens, 1990] использовал спонтанные движения конечностей, скорость реакции клешней и реакцию на раздражение ротового аппарата камчатского краба для оценки жизнеспособности по трехбалльной шкале: живой и активный; слабый и умирающий; мертвый.

Похожая трехбалльная оценка описана для камчатского краба сотрудниками ТИПРО [Самойлова, 2003], а также для норвежского лобстера [Castro et al., 2003]. Однако методики оценки по трехбалльной шкале, предложенные для камчатского краба, не отличаются достаточной точностью.

Для отдельных видов ракообразных, например, для крабов *Chaceon quinquedens* [Tallack, 2007] и *Cancer pagurus* [Barrento et al., 2009; Woll et al., 2010], разработаны пятибалльные системы оценки на основе нескольких (от четырех до шести) двигательных реакций. Такой способ позволяет шире классифицировать общее состояние и жизнеспособность особей, выделив из них более и менее активных.

В качестве определяющих признаков в разных исследованиях выбраны следующие показатели: движение конечностей ротового аппарата, реакция при нажатии на абдомен, напряжение и движение ног, агрессивное поведение и попытки защититься, реакция на раздражение глазных стебельков, скорость реакции клешней и др. [Stoner, 2012].

С. Барренто [Barrento et al., 2009] и А.К. Волл [Woll et al., 2010] продемонстрировали взаимосвязь между биохимическими изменениями гемолимфы краба *Cancer pagurus* и предложенными ими индексами жизнеспособности на основе двигательных реакций.

Эффективность оценки по внешним признакам была продемонстрирована в эксперименте А.К. Волла et al. [Woll et al., 2010]. Оценивали жизнеспособность крабов *Cancer pagurus* после экспозиции на воздухе, после чего помещали их в воду и фиксировали смертность в течение следующих двух дней. Результаты показали, что из числа активных крабов отход составил 1%, среди ослабленных – умерли 18%, а среди умирающих – 39%.

Экспериментальные работы и опыт профессионалов, связанные с продажей и транспортировкой живых ракообразных, показывают, что

оценка жизнеспособности по наблюдению двигательных реакций может быть весьма эффективной. Однако не существует универсального набора показателей, и их выбор должен осуществляться индивидуально для каждого вида.

Нами была разработана простая, но надежная система отбора жизнеспособных крабов для транспортировки и содержания в искусственных условиях [Загорский, 2013; Загорская и др., 2014]. Разработанный экспресс-метод визуальной оценки хотя отличается меньшей точностью, чем комплексная оценка, проводимая по основным физиологическим и биохимическим показателям, но позволяет определить жизнеспособность крабов в любых условиях без каких-либо технических приспособлений и сложных анализов.

Разработанный нами способ оценки жизнеспособности камчатского краба учитывает как произвольные рефлекторные реакции организма, например, движение скафагнатид и движение конечностей ротового аппарата в ответ на раздражение, так и более сложные двигательные реакции – попытки передвигаться. Для оценки краба помещают на ровную поверхность вне воды и на протяжении одной минуты наблюдают наличие или отсутствие определенных двигательных реакций: попытки перемещаться, движения ходильных конечностей (переопод), самостоятельное движение антенн, движение конечностей ротового аппарата при раздражении и движения скафогнатида. Каждому более высокому баллу соответствовало наличие одной новой двигательной реакции (табл. 6.1). Наличие всех пяти реакций наблюдается у наиболее жизнеспособных крабов, получающих высшую оценку по пятибалльной шкале, а наиболее ослабленные особи сохраняли минимальные проявления двигательных реакций и получали низшую оценку. Этот способ позволяет более точно разделить крабов по степени их активности (жизнеспособности) и может иметь широкое применение на всех этапах технологического процесса, связанного с выловом, содержанием и реализацией камчатского краба в живом виде.

На борту краболовного судна или при приемке краба на береговом бассейновом комплексе с помощью визуальной оценки по двигательным реакциям можно быстро отобрать крабов для дальнейшей передержки. При подготовке к транспортировке метод поможет отобрать только наиболее активных и жизнеспособных особей, что благоприятно отразится на выживаемости крабов в пути. Средний балл крабов, допущенных к транспортировке, не должен быть ниже 4.

Таблица 6.1

Критерии визуальной оценки жизнеспособности крабов по двигательным реакциям

Двигательная реакция	Оценка в баллах*				
	I	II	III	IV	V
Попытки передвигаться	-	-	-	-	+
Двигательная активность конечностей	-	-	-	+	+
Двигательная активность антенн	-	-	+	+	+
Двигательная активность члеников ротового аппарата при раздражении	-	+	+	+	+
Двигательная активность скафогастида	+	+	+	+	+

* + наличие реакции; – отсутствие реакции.

6.3 Индивидуальная идентификация

Проблематика мечения гидробионтов уже долгие годы обсуждается в научных кругах. При этом важность вопроса сложно переоценить: популяционная экология, гидробиология, этология, ихтиология, ресурсные исследования, аквакультура – эти и многие другие направления научно-производственной деятельности требуют устойчивой, надежной, но в тоже время простой методологии идентификации особей [Broderick, Godley, 1999]. При выполнении ряда работ с камчатским крабом в первую очередь при длительном содержании и проведении экспериментов также важной является индивидуальная идентификация особей. Чаще всего эта задача решается мечением.

С развитием технологий методы мечения становятся все более высокотехнологичными, однако наиболее эффективными по-прежнему остаются инвазивные методы. При этом в зависимости от степени инвазивности применение методов искусственного мечения может стать причиной как непродолжительной стрессовой реакции организма животного, так и пролонгированного негативного эффекта вплоть до гибели особи. Особенно это важно при проведении лабораторных исследований при имитации естественных условий среды, где основная задача экспериментатора – снизить негативное воздействие условий содержания.

В этой связи для мечения камчатского краба лучше использовать неинвазивный метод закрепления пластиковой метки на конечностях особи с помощью пластикового хомута (рис. 4.3). Однако глав-

ной проблемой мечения ракообразных является регулярная линька особей, когда метки данного типа сбрасываются вместе с экзвием. Данный механизм роста ракообразных делает малоэффективными и большинство других методов мечения. В результате при работе с линяющим крабом часто возникает проблема определения принадлежности старого карапакса при одновременной линьке в бассейне или ловушке нескольких особей. Приходилось прибегать к весьма субъективным признакам (микрповреждения, примерные размеры и т.п.). Все это осложняет, а порой ставит под сомнение корректность экспериментального процесса при работе с большими группами ракообразных в период линьки. В результате актуальной является разработка альтернативного подхода к индивидуальной идентификации особей камчатского краба. Все это заставило нас обратиться к разработке метода определения индивидуальной идентификации по фенотипическим маркерам, позволяющего различать особей между собой в течение длительного промежутка времени.

Методы идентификации животных по естественным фенотипическим маркерам давно применяются при экологических исследованиях млекопитающих [Grellier et al., 2003], птиц [Scott, 1978], пресмыкающихся [Broderick, Godley, 1999], рыб [Castro, Rosa, 2005]. Известны методы индивидуальной идентификации для некоторых видов ракообразных: по окраске карапакса у креветки, по расположению шипов на карапаксе у краба-стригуна [Gosselin et al., 2007].

В результате изучения морфологических элементов покровов взрослых особей камчатского краба нами найден способ быстрой и точной идентификации [Васильев и др., 2012, 2014]. Сравнение фотографий карапакса разных особей показало, что число и общий план расположения крупных остроконечных шипов постоянны для большинства из них. По-видимому, число и расположение крупных шипов являются признаком, неподверженным существенной индивидуальной изменчивости, и характерны для вида в целом или его отдельных популяций. В отличие от крупных шипов число и взаимное расположение белых бугорков, а также структура и пигментация кутикулы карапакса имеют ярко выраженный индивидуальный характер. На карапаксе крабов между шипами имеются своеобразные рисунки из небольших бугорков белого цвета.

На срединном щитке абдомена также расположены несколько групп крупных и мелких шипов. Как расположение белых бугорков и острых шипов на карапаксе, так и число, относительный размер и расположение шипов на срединном щитке абдомена формируют индивидуальный узор, сохраняющийся после линьки особи.

Сравнение между собой фотографий крабов до и после линьки показало, что все структуры экзuvia, имеющие индивидуальный характер, ретранслируются на новые покровы после линьки, сохраняя взаимное расположение (рис. 6.8 А, Б).

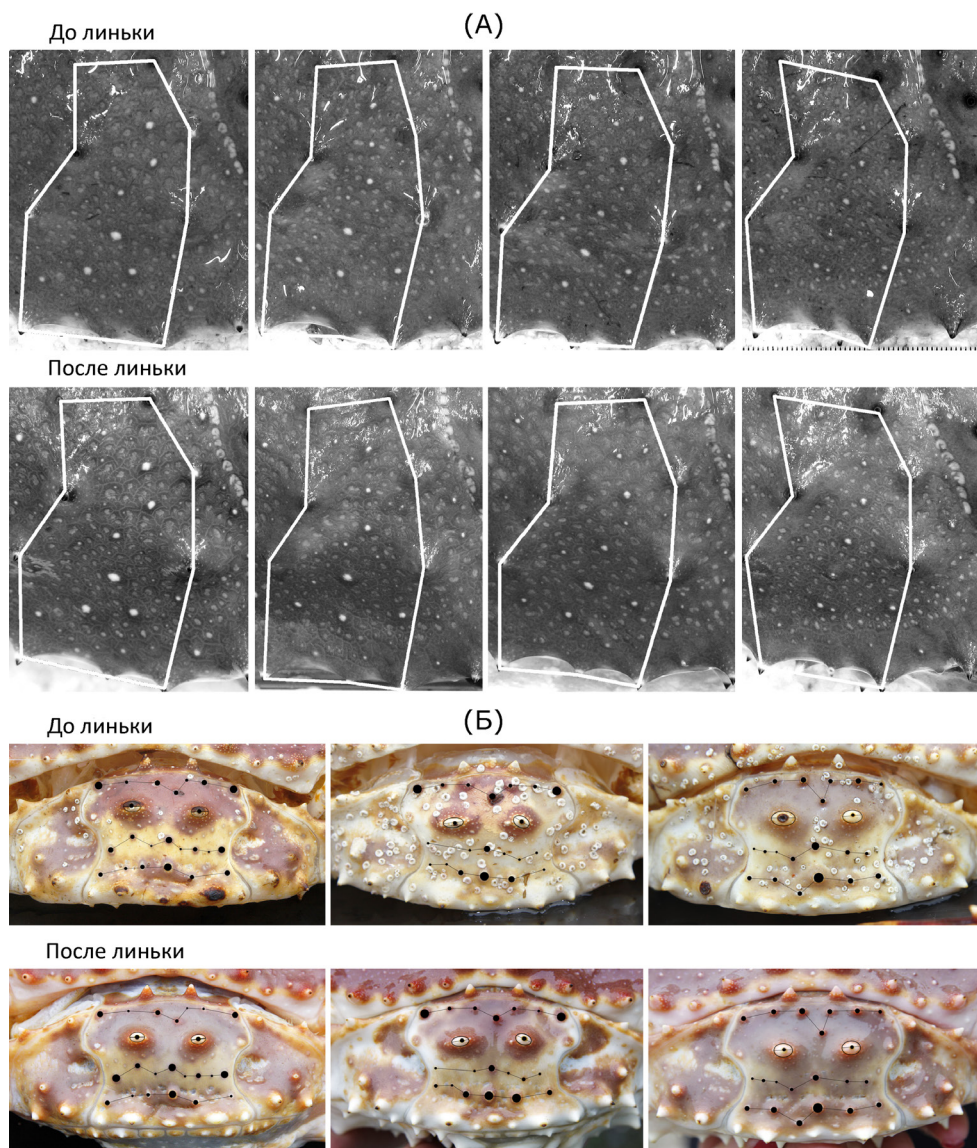


Рис. 6.8. Сохранение рисунка взаимного расположения белых бугорков на карапаксе самцов (А) и шипов срединных щитков абдомена самок (Б) после линьки

6.4. Плотность посадки и температура содержания

Одним из наиболее значимых показателей, определяющих эффективность процесса передержки камчатских крабов в искусственных условиях, является величина биомассы в бассейне. При этом основные результаты передержки – выживаемость, травматизм, жизнеспособность [Шагинян, 2009].

Наблюдения за поведением взрослых особей камчатского краба показали, что их агрессивность в межличинный период невелика и проявляется в основном при конкуренции за пищу [Борисов и др., 2007]. У крабов практически отсутствует выраженная агрессия между особями в группе, характерная для многих других видов десятиногих ракообразных. Смертность в результате каннибализма в межличинный период отсутствовала. При увеличении плотности содержания с 10 до 30 кг/м² существенного возрастания агрессивности особей не наблюдалось.

Большую часть времени крабы в бассейнах были малоактивны. Двигательная активность повышалась в ночное время, но агрессивность между особями 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). По-видимому, именно конкуренция за пищу может приводить к нанесению особями повреждений друг другу. Однако число таких травм было незначительно, а случаев каннибализма с летальным исходом в экспериментах, где не было зафиксировано линек, не наблюдалось. Также не наблюдалось случаев увеличения агрессии и каннибализма при совместном содержании крабов, различающихся в три-четыре раза по массе тела, по сравнению с одноразмерными по массе группами.

Двухнедельные эксперименты по влиянию плотности содержания и температуры воды (2, 6 и 10 °С) на жизнеспособность крабов массой от 2,0 до 2,5 кг при содержании без кормления в проточных бассейнах объемом по 2 м³ показали, что при посадке из расчета 30 кг/м² количество особей, получивших максимальную оценку жизнеспособности (5 баллов) при трех протестированных температурных режимах, составило от 90 до 100%. В то же время при удельной биомассе 60 кг/м² количество особей, получивших максимальную оценку жизнеспособности (5 баллов), уменьшилось и варьировало от 75 при 10 °С, до 80% при 2 °С. Также отмечено, что при данной удельной биомассе в бассейнах возросло количество особей с оценкой 4 балла: от 10% при 2 °С до

20% при 10 °С. Помимо этого, при температурах 6 °С и 10 °С появились особи (5%) с меньшей оценкой (3 балла). Результаты, полученные при плотности содержания 90 кг/м² показали, что при 2 °С доля особей с оценкой 3 балла возрастала с 17 до 50% с ростом температуры воды, а количество особей с наивысшей оценкой, соответственно, резко снижалось с 13 до 35% (рис. 6.9). Важно при этом отметить, что абиотические факторы среды во всех вариантах опыта были одинаковы и соответствовали благоприятным условиям содержания. Особей с оценкой жизнеспособности в 2 и 1 балл не отмечалось, а выживаемость крабов во всех бассейнах составила 100%.

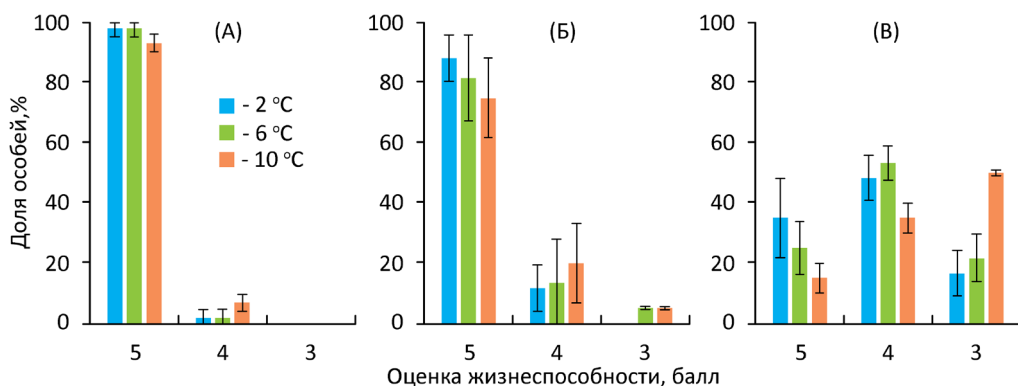


Рис. 6.9. Сравнительная оценка жизнеспособности крабов в зависимости от температуры воды и удельной биомассы: А – 30 кг/м²; Б – 60 кг/м²; В – 90 кг/м²

В процессе наших наблюдений были выработаны параметры для передержки камчатских крабов в бассейнах в зависимости от температуры воды и водообмена (табл. 6.2). В качестве лимитирующего фактора принят уровень растворенного в воде кислорода не ниже 3–4 мг/л в воде, вытекающей из емкостей.

Существенной разницы в уровне травматизма и активности крабов в этих условиях не наблюдали. Вышеуказанные параметры актуальны для активных, здоровых крабов в межлиночный период. В период линьки плотность посадки крабов в бассейнах должна быть существенно ниже, определяется отдельно и зависит от степени сформированности их новых покровов и готовности к линьке.

Следует отметить, что повышенная плотность посадки затрудняет визуальный контроль состояния крабов в бассейнах и не дает возможности своевременно выявлять ослабших или погибших особей.

Таблица 6.2

Рекомендуемая максимальная биомасса краба в зависимости от температуры воды и проточности в бассейнах, кг/м²

Температура воды, °С	Время полной смены воды	
	за 1 час	за 2 часа
1–3	95–100	80–85
3–5	90–95	75–80
5–8	85–90	70–75
8–10	75–80	60–65

Определенный интерес представляют данные эксперимента, в котором определялось изменение концентрации растворенного в воде кислорода при отсутствии в бассейне водоподачи и аэрации (рис. 6.10). Результаты, во-первых, позволяют оценить потребление крабами кислорода в зависимости от температуры и плотности содержания, а, во-вторых, спрогнозировать допустимое время нахождения крабов в бассейне при остановке работы основных систем (например, отключении электричества).

Наши данные (табл. 6.3) показали, что при увеличении температуры воды с 2 до 6 °С увеличивалось потребление особями кислорода из-за повышения их активности. Однако с увеличением биомассы потребление кислорода заметно снижалось, что указывает на угнетение жизнедеятельности.

Таблица 6.3

Влияние величины биомассы камчатского краба на потребление кислорода при разной температуре воды, мг/кг в час

Температура воды, °С	Биомасса крабов в бассейне, кг/м ³		
	50	100	150
2,0–2,5	15,00	13,75	10,83
5,7–6,3	27,00	18,50	15,70
9,6–10,1	18,50	15,50	13,00

Дальнейшее повышение температуры воды до 10 °С привело к существенному снижению потребления кислорода крабами и снижению



Рис. 6.10. Крабы в бассейнах для передержки после отключения водоподачи и аэрации

активности. При этом при увеличении плотности содержания потребление кислорода также уменьшалось.

Температура воды 10 °С не является характерной для условий обитания взрослых особей камчатского краба [Павлов, 2003]. Однако в искусственных условиях содержания такая температура допустима, но может оказаться критической при остановке водообмена.

Установлено, что при температуре воды 2,0–2,5 °С без водообмена и аэрации критическое падение концентрации растворенного кислорода – менее 4 мг/л [Тырин, Ковачева, 2012] – при биомассе камчатского краба в бассейне 150 кг/м³ наступало через 4 часа.

В бассейнах с биомассой 50 кг/м³ с аналогичными условиями содержание кислорода не опускалось ниже критических значений в течение 4 часов при всех температурных режимах. Даже при 10 °С через 4 часа концентрация растворенного кислорода составляла 6 мг/л, а ниже 4 мг/л она опустилась через 6 часов.

6.5. Корма и кормление

Основными кормовыми объектами камчатского краба являются бентосные беспозвоночные, такие как большинство видов моллюсков, ракообразных, полихет, иглокожих [Фенюк, 1945; Куличкова, 1955; Тарвердиева, 1976; Левин, 2001; Павлов, 2003; Brighth, 1967; Feder, Paul, 1981; Jewett, Feder, 1982]. Кроме того, крабы активно потребляют отходы рыбного промысла, доля которых достигает в некоторых случаях 60% объема желудка [Камчатский краб..., 2003]. Во время кормовых миграций крабы передвигаются от одного биотопа к другому, потребляя наиболее массовые виды. Их рацион варьирует в зависимости от собственного размера, а также стадии личиночного цикла. Так, например, по данным Д.Н. Логвинович [1945] камчатский краб, находясь в предличинном состоянии, потребляет в основном объекты с высоким содержанием кальция, такие как моллюски и иглокожие [Kovatcheva et al., 2006].

Одним из главных вопросов при длительном содержании камчатского краба в искусственных условиях является подбор оптимальных кормов и схем кормления. В отдельных экспериментах исследователи пытались определить величину рациона и его состав. Для кормления использовали моллюсков, иглокожих, полихет и асцидий [Логвинович, 1945]. Известны работы по содержанию крабов в садках у берегов Баренцева моря [Казаев, Плечкова, 1996]. В течение полугода кормление взрослых особей осуществляли в основном морскими ежами. Крабы охотно их потребляли, сохраняя активную жизнедеятельность.

При изучении суточного ритма питания камчатского краба отмечено два пика: в 3 и 13 часов, при этом наибольшее количество пищи потреблялось ночью [Тарвердиева, 1978]. Суточное потребление пищи половозрелыми крабами в искусственных условиях составляло от 0,17 до 1,13% массы тела в сутки [Марковцев и др., 1987].

Первые эксперименты по содержанию камчатского краба в искусственных условиях проводились с использованием естественных кормов (рыба, моллюски, иглокожие и др.), заготовка которых достаточно трудоемка.

Для пререкрутов и промысловых особей важно, чтобы корма содержали достаточно много белков, которые необходимы для полноценного роста крабов и наращивания мышечной массы ходильных конечностей [Ковачева, 2008].

В 1999 г. Институтом рыбного хозяйства и аквакультуры в г. Тромсе (Норвегия) предложено изготовление корма из кожных покровов рыб и желатина. В морских садках, закрепленных на глубине 3 м, в те-

чение пяти-восьми недель проводились испытания корма, различающегося по составу, соотношению протеина и жиров. Биохимический состав кормов был следующим: белки 19–23%, жиры 1–10%, углеводы 2–3%, влага 63–71%. При этом установлено оптимальное содержание жира в 3%. Мышечная ткань крабов, получавших искусственные корма, содержала 13–15% белка, 0,5–0,7% жира, 1,0–1,7% углеводов и 81–83% влаги. Такое соотношение не изменялось при использовании кормов различных типов. По окончании эксперимента качество мяса крабов было оценено по 18 параметрам: запах, эластичность, цвет, вкус, жесткость, сочность и др. Исследование показало, что мясо этих особей было аналогично по составу и товарным качествам мясу свежельвовленных промысловых крабов [Дамсгорд, 2000].

В работах по культивированию лобстеров в Норвегии [Kristiansen et al., 2004] на всех этапах использовали разработанные для ракообразных комбикорма в виде гранул цилиндрической формы. В основе рецептуры комбикормов была мука криля и прочих ракообразных в различных комбинациях с рыбной мукой. Встречаются работы, посвященные изучению эффективности комбикормов, их составу, усвояемости и утилизации [Simon, 2009].

В 2002–2004 гг. специалисты ПИНРО дорастивали крабов в садках в губе Кислая Баренцева моря. Крабов размещали в установленные на грунте каркасные садки объемом 5–10 м³. Масса особей в опытах колебалась от 2 до 6 кг. Для их кормления использовали кормовую рыбу, а также искусственные влажные желированные корма рецептуры ПИНРО [Мухина и др., 2004]. Последние оказались эффективнее. Авторами показано, что при содержании в садках и кормлении некондиционных крабов в течение 2,0–2,5 месяцев, наполнение конечностей мясом у большинства особей достигло 80–90%, что на 10–25% выше исходного уровня [Мухина, 2009]. Однако желированные корма являются весьма энергозатратными в производстве, хранении и трудоемки в использовании при докармливании в условиях бассейнового комплекса.

Нами проводились исследования по дорастиванию пререкрутов и некондиционных промысловых самцов камчатского краба до товарных размеров бассейновым способом на плавучей базе у побережья Баренцева моря в пос. Видяево [Ковачева и др., 2005а; Kovatcheva, 2005; Ковачева, 2006а] (рис. 6.11). В пластиковых бассейнах (2,0 x 2,0 x 0,7 м³), с непрерывной подачей морской воды с глубины восемь метров содержали 550 особей краба с шириной карапакса 130–149 мм при средней плотности пререкрутов 15,4 кг/м² (от 6 до 30 кг/м²). Учитывали поведение, травматизм и выживаемость камчатского краба.



Рис. 6.11. Экспериментальные бассейны с камчатским крабом на плавучей базе у побережья Баренцева моря (пос. Видяево)

В качестве корма использовали филе сельди и комбинированные корма оригинальной рецептуры, разработанные во ВНИРО в отделе биохимии и технологии рыб, беспозвоночных и водорослей. Кормление проводили ежедневно. При подборе рецептур в качестве источника белков использовали рыбный фарш (сельдь, путассу, треска, минтай), гонады рыб и рыбную муку. Содержание рыбного фарша в готовом продукте составляло от 62,5% до 68,5% сухой массы. Содержание белка в пересчете на сухую массу – 47–54%. В качестве источника минеральных элементов применяли водорослевую муку, муку из яичной скорлупы, костную муку и глюконат кальция. Источниками жира являлись рыбий жир и отходы переработки креветок [Ковачева, 2008].

Хеморецепторы крабов обладают высокой чувствительностью и специфичностью, благодаря чему крабы обнаруживают приманку или корм за сотни метров. В качестве аттрактантов использовали отходы от переработки беспозвоночных «Мидиум» и мидийный гидролизат, обладающие резким, привлекательным для крабов запахом. Этот препарат существенно повышал активность поедания корма, что позволяет рекомендовать его к использованию в качестве компонента специализированных кормов для краба [Подкорытова и др., 2005; Подкорытова и др., 2006].

Очевидно, в условиях бассейнового комплекса применение искусственных кормов неизбежно приводит к загрязнению водной среды и повышению микробиологического фона вследствие накопления органических остатков. В целях снижения этих негативных проявлений к используемым кормам предъявляется ряд требований. Корм должен обладать отрицательной плавучестью в морской воде, сохранять структуру и удерживать пищевые компоненты. Растворимые биологически активные вещества не должны вымываться водой в течение 6–8 часов. Распадаемость корма должна быть не менее 14–20 часов. С целью создания прочной структуры применяли агар пищевой, альгинат натрия пищевой, а также сушеные отходы от переработки водорослей. Данные химического состава и реологических свойств водорослевого остатка при получении альгината натрия показывают возможность использования его при производстве специализированных кормовых продуктов с регулируемым реологическими свойствами и повышенной питательной ценностью.

Наблюдения за питанием пререкрутов камчатского краба показали, что максимальное разовое потребление корма при температуре воды 5–7 °С составляло 1,2–1,6% массы тела в сутки, а минимальное зафиксированное время прохождения корма через пищеварительный тракт краба – 9 часов [Ковачева, 2005]. Выживаемость особей спустя 90 суток эксперимента составила 92,3%. В табл. 6.4 приведены данные по выживаемости в зависимости от размеров крабов.

Таблица 6.4

Выживаемость пререкрутов различных размерных групп и промысловых самцов камчатского краба

Показатели	Размерные группы*, мм						
	90+	100+	110+	120+	130+	140+	150+
Количество особей, на начало эксперимента, экз.	3	116	229	128	66	29	13
Количество особей, через 90 суток, экз.	3	110	217	118	59	24	11
Выживаемость, %	100	95	95	92	89	82	83

* размер по ширине карапакса.

В 2009–2011 гг. на бассейновом комплексе с проточной системой водоснабжения компании «Norway King Crab Production AS» (Норвегия) нами проведен ряд экспериментов по кормлению камчатского краба. Первую серию экспериментов проводили с 40 особями краба средней массой 2,99 кг при средней ширине карапакса 171 мм. Преобладали особи 3–1 стадии линьки, с наполненностью конечностей 80%.

Крабы содержались в бассейнах площадью 1,8 м² и объемом 0,9 м³ по 10 экз. в каждом (рис. 6.12). Плотность посадки составила 5,5 экз./м² (16,5 кг/м²). Крабы содержались в темноте, свет включали кратковременно на период кормления и чистки бассейнов.

До начала эксперимента крабы были выдержаны без кормления на протяжении 2-х суток. Кормление (филе мороженой сельди) осуществлялось один раз в сутки в восемь часов вечера. Особи в первые сутки после начала кормления потребляли до 2% филе сельди от собственной массы тела. В последующие 6 суток потребление корма постепенно снизилось до 0,45% от массы краба. Далее суточное потребление корма стабилизировалось в диапазоне 0,50–0,95% от массы особей.



Рис. 6.12. Экспериментальные бассейны с камчатским крабом (пос. Бугейнес, Норвегия)

Важным показателем при изучении закономерностей питания краба в искусственных условиях является определение скорости прохождения комбикорма через его пищеварительный тракт. Для исследований использовали гранулированный комбикорм на основе сельдевой муки. Наши исследования, проведенные на пяти особях средней массой 2,7 кг, и шириной карапакса 175 мм, показали, что время поиска корма и время его прохождения через пищеварительный тракт имеют значительные индивидуальные колебания. В среднем скорость поиска и потребления пищи крабами в эксперименте составила 100 минут, а минимальное время прохождения корма через пищеварительную систему 16–17 часов (рис. 6.13).

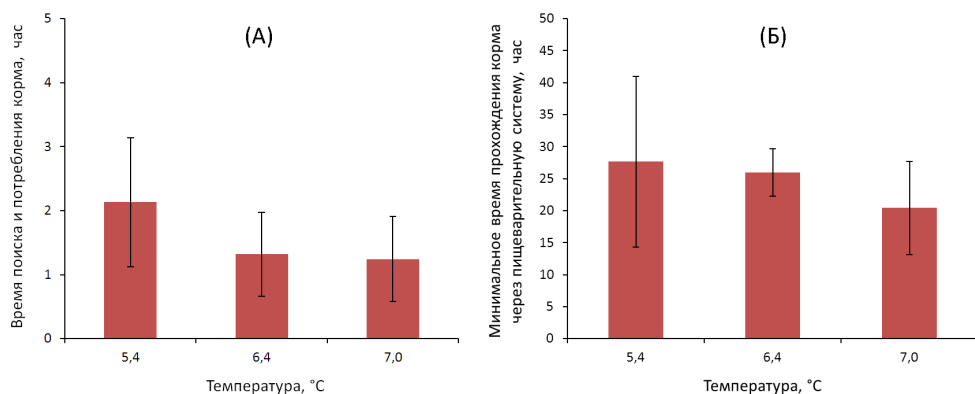


Рис. 6.13. Время поиска и прохождения комбикорма через пищеварительный тракт камчатского краба

Отмечено некоторое увеличение пребывания корма в пищеварительной системе краба при снижении температуры воды с 7,0 до 5,4 °C, а также увеличение времени поиска и потребления пищи, что закономерно связано со снижением физиологической активности особей.

Как показала практика марикультуры лососевых, наиболее эффективными являются сухие комбикорма, сбалансированные по составу, оптимальные по форме и размеру. Исходя из этого, актуальным является вопрос разработки сухих комбикормов, как наиболее технологичных с точки зрения хранения и использования для ракообразных при содержании в условиях садков и бассейнов [Бурлаченко, 2008], а также изучение их эффективности, определение оптимальной формы и состава гранул, разработка методов кормления.

В 2006 году специалистами NOFIMA [Siikavuopio et al., 2006] был разработан комбикорм для лобстеров [D'Abramo et al., 1997]. Его со-

став был взят за основу при разработке корма для взрослых крабов. Основным источником протеина в нем, как и для лососевых, являлась сельдевая мука [Schmidtsdorff, 1995]. Однако, несмотря на высокую эффективность данного источника протеина, этот компонент достаточно дорог. Для снижения себестоимости корма необходимо было заменить источник протеина на более дешевый аналог. Одним из таких аналогов может служить мука из остатков переработки атлантической семги (*Salmon salar*), в значительном количестве культивируемой в Норвегии. Продукция марикультуры лососевых только в Норвегии составляет около 1 млн тонн в год [Jobling et al., 2010], что дает возможность получать муку в необходимых для промышленного производства комбикормов объемах.

В этой связи нами совместно с норвежскими специалистами проведены эксперименты по использованию искусственных комбикормов для камчатского краба в процессе его длительного содержания [Васильев и др., 2011; James et al., 2013].

В экспериментах применялись комбикорма, изготовленные специалистами «NOFIMA» (г. Тромсе, Норвегия) для кормления ракообразных в искусственных условиях. Комбикорма представляли собой водостойкие, тонущие, гигроскопичные гранулы цилиндрической формы.

Изучали возможность частичной или полной замены в комбикормах сельдевой муки на лососевую. Варианты комбикорма отличались соотношением сельдевой и лососевой муки (табл. 6.5): 25%, 50%, 100% последней. В качестве контроля использовали комбикорм, источником протеина в котором являлась мука сельди.

В опыте использовали 370 самцов камчатского краба шириной карапакса от 150 до 170 мм и массой 2,0–2,5 кг. Крабы отлавливались с помощью крабовых ловушек в различных точках в районе пос. Бугейнеса (север Норвегии) в течение двух недель в конце февраля – начале марта. После отлова и транспортировки до берегового крабового комплекса крабов помещали в 300-литровые емкости для наблюдения. Как только особи линяли, их сразу перемещали в индивидуальные емкости до начала эксперимента. Таким образом, гарантировалось, что в последующем эксперименте использовались только перелинявшие особи. В апреле перелинявшие особи были случайным образом рассажены в 12 экспериментальных бассейнов (0,75 м в высоту, 1,5 м в диаметре). Таким образом, для каждого варианта эксперимента выполнено три повторности. Плотность посадки составила 25 особей на бассейн (14 экз./м²). Водообмен в емкостях – 0,8–0,9 м³/ч. Температура морской воды была равна температуре окружающей среды и постепенно повышалась с 2,0 до 7,5 °С в период исследования.

Таблица 6.5

Состав испытываемых кормов, %

Компонент	Доля замены сельдевой муки на лососевую			
	Контроль	Рацион 1-25%	Рацион 2-50%	Рацион 3-100%
Сельдевая мука	70,4	51,7	35,2	0
Лососевая мука	0	17,3	35,2	70,4
Креветочная мука	5,0	4,8	4,8	4,8
Рыбий жир	7,4	9,7	8,3	5,4
Соевый лецитин	0,6	0,5	0,5	0,5
Пшеничная мука	14,0	13,5	13,4	13,5
Витаминный комплекс	2,0	2,0	2,0	2,0
Минеральный комплекс	0,4	0,4	0,4	0,4
Бетафин	0,1	0,1	0,1	0,1
Инозитиол	0,03	0,03	0,03	0,03
Прочее	0,06	0,07	0,05	0,05

Наполненность по окончании эксперимента определялась как соотношение площади поперечного сечения мышечного пучка к площади поперечного сечения экзоскелета после варки конечностей (рис. 6.14). Площади поперечного сечения мышечного пучка и экзоскелета рассчитывались по формуле площади эллипса ($S = \pi HL$).

По прошествии 8 недель кормления крабов комбикормами выживаемость особей в опыте составила 95% и статистически значимо не отличалась по вариантам эксперимента. При этом наблюдалось статистически значимое увеличение наполненности мясом конечностей во всех вариантах опыта. Максимальные показатели прироста мышечной массы (10%) были в контроле и в варианте с заменой 25% сельдевой муки на лососевую. В этом опыте различия с контролем были незначительны (рис. 6.15). В вариантах с заменой 50 и 75% сельдевой муки прирост мышечной массы был ниже и в среднем составил около 8,5%. Таким образом, замена в составе комбикорма 25% сельдевой муки на лососевую при кормлении камчатского краба в процессе его длительного содержания позволяет снизить стоимость кормов без снижения прироста мышечной массы особей.



Рис. 6.14. Метод определения степени наполненности конечностей после их варки: H_1 – малый диаметр мышечных волокон; H_2 – малый диаметр разреза карапакса; L_1 – большой диаметр мышечных волокон; L_2 – большой диаметр разреза карапакса

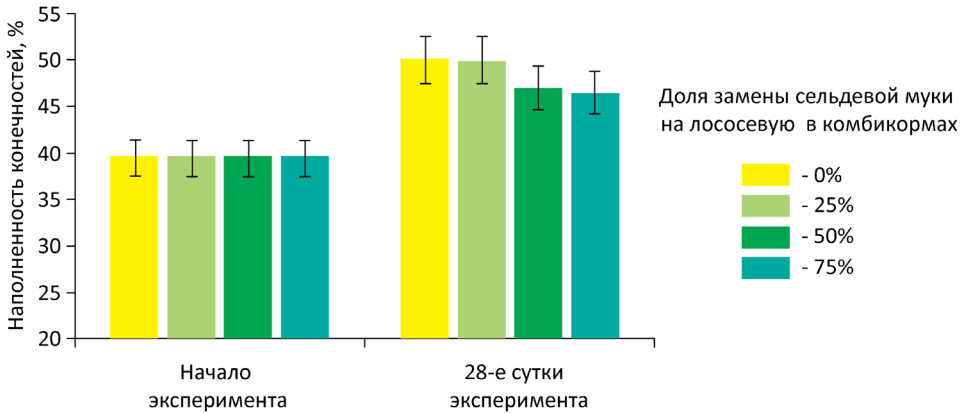


Рис. 6.15. Динамика наполненности конечностей крабов при кормлении различными комбикормами

Указанные экспериментальные работы были первым исследованием влияния промышленных комбикормов на увеличение содержания мяса взрослых самцов камчатских крабов после линьки в производственных масштабах. Наши исследования показали, что содержание крабов в неволе в течение 8 недель возможно без потерь и даже с повышением содержания мяса. Также установлено, что сель-

девая мука, используемая в корме «NOFIMA» для камчатских крабов, может быть частично замещена более дешевой лососевой мукой, без заметного снижения качества и содержания мяса.

6.6. Линька в искусственных условиях

Как уже отмечалось, неотъемлемой частью онтогенеза ракообразных является линька. Данный процесс обеспечивает изменение формы и увеличение размеров тела ракообразных, которые, как и другие членистоногие, обладают жестким кутикулярным панцирем [Павлов, 2003], а также требует координации многих физиологических факторов, таких как эпидермальная пролиферация и формирование кутикулы, восстановление аутомированных конечностей [Mukles et al., 1982]. Будучи контролируемой в основном гормональными процессами [Chang, 1985], линька ракообразных синхронизирована с внешними факторами среды [Матишов и др., 2008]. К наиболее важным факторам относятся: температура, соленость, давление, фотопериод, приливные циклы.

Близость в природной среде линьки взрослых особей камчатского краба обоих полов определяют по степени загрязненности панциря отложениями неорганических солей, в особенности покровов коксоподитов ходильных ног, окрашенных в коричневый и коричнево-черный цвета, обрастанию эпибионтами и желтому или темно-бурому цвету жабр. Кроме того, на нижних поверхностях коксоподитов, соприкасающихся с грунтом, появляется характерная насечка, представляющая собой глубокие царапины панциря, окрашенные в темно-коричневый цвет [Павлов, 2003]. Дополнительным признаком давности линьки у самок может служить стадия развития икры. Количество ежегодных линек изменяется с возрастом [Marukawa, 1933]. Крабы линяют через разные промежутки времени, что делает практически невозможным определение точного возраста особи и межлиночной стадии по размерам панциря [Левин, 2001].

Перед линькой раздувается abdomen, и краб замирает. В момент начала линьки в месте сочленения карапакса и abdomen тонкая пленка экзувия рвется. Через постепенно расширяющееся отверстие наружу протискивается тело краба в новом мягком панцире, совершая растягивание и сжатие конечностей [Виноградов, 1945; Иванов, 1955]. Непосредственно процесс сбрасывания старых покровов обычно у половозрелых особей занимает 4–10 минут. В результате линьки происходит полная смена всего хитинового покрова, включая покровы антенн, глаз, выстилку желудка (желудочная мельница) и задней кишки, а также хитиновые сухожилия мышц.

После линьки происходит значительное ослабление всего организма, особенно мускулатуры, по причине значительных энергозатрат. Также наблюдается поглощение тканями большого количества воды, за счет чего происходит расправление новых покровов [Stevens et al., 2001]. В течение нескольких недель после линьки сочленения ног очень слабы, из-за чего в процессе промысла недавно перелинявшие крабы часто травмируются, теряют части конечностей или конечности целиком. Панцирь краба еще долго остается эластичным, а мясо водянистым. Чтобы окрепнуть после линьки и начать питаться, взрослой особи камчатского краба требуется некоторое время. Продолжительность полного восстановления у взрослых особей камчатского краба составляет около месяца. После линьки новый панцирь оказывается совершенно чистым, свободным от животных-обрастателей и царапин. В дальнейшем он постепенно изнашивается, получая царапины, повреждения и стираясь в некоторых местах, обрастает эпибионтами, такими, как гидроидные полипы, мшанки, усонogie рачки-балаюсы, пиявки, губки и т.д. Изнашивание поверхности панциря особенно хорошо заметно на нижней поверхности ходильных ног, которые соприкасаются с грунтом при ходьбе [Павлов, 2003].

В промысловой практике, ориентируясь преимущественно на состояние покровов, у камчатского краба выделяют 4 межлиночные стадии [Левин, 2001], с подразделением 3-ей стадии на раннюю, основную и позднюю (табл. 6.6). Эта схема чаще всего хорошо соотносится с традиционным делением на межлиночные стадии на основании изменений, происходящих в эпидермальных и кутикулярных структурах (табл. 2.3).

Определение межлиночной стадии камчатского краба очень важно, в частности, для оценки их промыслового состояния в природе, физиологического состояния и жизнеспособности при культивировании. Стоит отметить, что описанные признаки не в полной мере подходят для камчатских крабов, содержащихся в искусственных условиях. В связи с этим может потребоваться их коррекция с учетом условий содержания. Кроме того, в искусственных условиях возникает необходимость в более точных указаниях на скорую линьку.

В описанной нами выше методике оценки жизнеспособности крабов по внешним признакам упор делается на наличие двигательных реакций краба [Загорский, 2013]. Однако при сортировке и отборе жизнеспособных особей для последующего их содержания необходимо учитывать еще ряд признаков, напрямую влияющих на выживаемость крабов: степень наполненности и «обводнения» конечностей, стадия зрелости кутикулярных покровов. Это связано с тем, что недавно прошедшие линьку в море крабы могут быть чрезвычайно ак-

тивными и по разработанной классификации оценены высшим баллом, но при этом высок риск гибели таких особей при содержании и гарантирована высокая смертность при транспортировке. Именно по этой причине в послелиночный период (с апреля по июль) при транспортировке камчатского краба гибель его возрастает. Соответственно при проведении различных технологических операций, требующих оценки жизнестойкости особей, необходимо учитывать стадию линочного цикла и уделять особое внимание особям, которые находятся в предлиночном состоянии, и особям, недавно прошедшим линьку.

Таблица 6.6

Описание межлиночных стадий камчатского краба [Левин, 2001]

Линочная стадия	Описание
1	Соответствует стадии послелиньки. Крабы полиняли несколько дней назад, панцирь чистый, мягкий; при нажатии или сдавливании панцирь и ноги легко ломаются без хруста
2	Соответствует стадии послелиньки. Панцирь чистый, прочнее и несколько темнее, чем у крабов стадии 1. Мышечные ткани водянистые («пустой краб»). При поднятии за ногу или надавливании на панцирь они ломаются с хрустом
3 ранняя	Соответствует стадии межлиньки. Панцирь чистый и твердый, при надавливании слегка прогибается, коксоподиты белые, без царапин. Наполнение конечностей мышечной тканью слабое, не превышает 30%. При поднятии краба за мероподит (второй членик ходильной конечности) он слегка гнется, но не ломается
3 основная	Соответствует стадии межлиньки. Панцирь достиг максимальной прочности, на коксоподитах желтые и светло-бурые царапины, отмечаются поселения обрастателей. Шипы на внутренней части клешней и на панцире белые и острые. Наполнение конечностей мышечной тканью у некоторых особей достигает 90–95%
3 поздняя	Соответствует стадии межлиньки. Крабы линяли около года назад. Иногда отмечаются значительные обрастания, коксоподиты темно-бурые, нижняя поверхность ног покрыта почерневшими царапинами. Наполнение конечностей мышечной тканью у большинства особей максимальное – 90% и более
4 предлиночная	Соответствует стадии предлиньки. Нижняя поверхность тела исчерчена, верхняя покрыта обрастателями. Панцирь вновь сравнительно эластичен. К этой стадии относятся и крабы, имеющие очень старый панцирь, обросший различными видами животных. Наполнение конечностей слабое, не превышает 30–40%, мышечные ткани обводнены

В условиях аквакультуры прогноз готовности крабов к линьке необходим для планирования технологических операций. Обычно у камчатских крабов в Баренцевом море линька происходит в период с середины января по апрель. Данный период можно разделить на 3 важных для аквакультуры этапа:

- подготовка к линьке;
- линька;
- восстановление после линьки.

На начальной стадии первого этапа крабы по-прежнему остаются товарными и транспортабельными. По мере приближения к линьке панцирь теряет жесткость, а наполненность конечностей уменьшается. В этот период необходимо регулярно проводить сортировки крабов по следующим показателям:

- отказ от приема корма;
- размягчение панциря на конечностях;
- появление повреждений (трещин) на конечностях;
- снижение наполненности конечностей.

Также одним из косвенных признаков готовности крабов к линьке можно считать наличие свежих повреждений на их конечностях (рис. 6.16), являющихся следствием проявления агрессивных взаимодействий между особями.



Рис. 6.16. Повреждения конечностей крабов на активной стадии предлиночного периода

В процессе длительного содержания 450 самцов крабов, пойманных в районе Северного Варангера (Норвегия) в конце декабря 2009 года, нами были прослежены линочные процессы в бассейнах [Загорский, Васильев, 2012]. Исходная ширина карапакса составляла от 150 до 168 мм (средняя ширина – 157 мм) при массе 2,1–2,7 кг (в среднем – 2,4 кг).

Первый случай линьки был отмечен 19 января, последний – 31 марта. Таким образом, период линьки составил два месяца и две недели (72 суток). Особи, линявшие в январе, стали жертвами каннибализма. В этой связи следует отсаживать в отдельные бассейны готовящихся к линьке крабов.

Наиболее интенсивно крабы линяли в феврале, особенно в его второй половине, когда в среднем за сутки линяло 2,2 особи. В марте темпы линьки значительно снизились. Максимальное количество крабов, полинявших за одни сутки, отмечено 29 января – 6 экз.

Прирост ширины карапакса перелинявших особей колебался от 10 до 27 мм и составил в среднем 19 мм (12,1%). Прирост массы особей варьировал от 0,38 до 1,22 кг, в среднем – 0,83 кг (34,7%).

Из 110 содержащихся крабов, приступивших к линьке, гибель составила 4,5% (5 экз.). Еще 6 крабов (5,5%) не смогли самостоятельно освободить конечности от старого панциря, и им была оказана помощь. При этом все они получили повреждения или деформацию конечностей. В процессе линьки 12 крабов (10,9%) потеряли конечности. Различные повреждения (отсутствие дактилоподитов ходильных конечностей или сквозные повреждения в карапаксе) были отмечены еще у 8 крабов (6,6%). В результате из 110 крабов успешно (без каких-либо повреждений) полиняли 83 особи (75,5%).

В другом эксперименте за период подращивания (95 суток) с использованием искусственных кормов рецептуры ВНИРО отмечено 190 случаев линьки. Изменения массы и ширины карапакса пререкрутов после линьки показаны на рис. 6.17 и 6.18. Не все перелинявшие крабы достигли промысловой ширины карапакса 150 мм. Наибольшее количество крабов, достигших промыслового размера после линьки, наблюдалось среди особей с шириной карапакса 140 мм (табл. 6.7).

В целом, по итогам двух проделанных наблюдений можно отметить, что в обоих случаях доля погибших особей камчатского краба после процесса линьки в среднем составляла 10%. Низкая смертность в обоих случаях была достигнута отсадкой линяющих особей в отдельные бассейны.

В группах, состоявших из перелинявших особей, крабы были слабо агрессивны по отношению друг к другу, активно питались, случаев каннибализма и нанесения повреждений зарегистрировано не было.

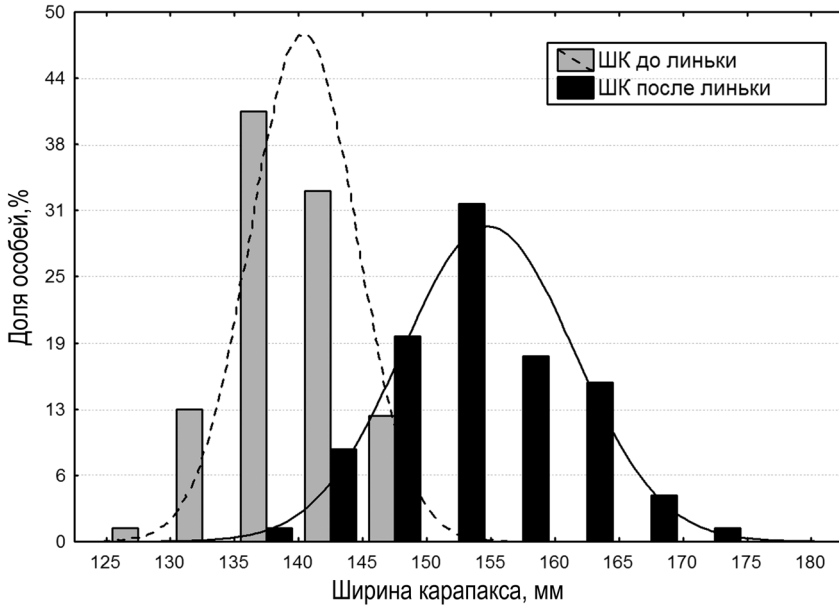


Рис. 6.17. Изменение ширины карапакса (ШК) пререкрутов в результате линьки

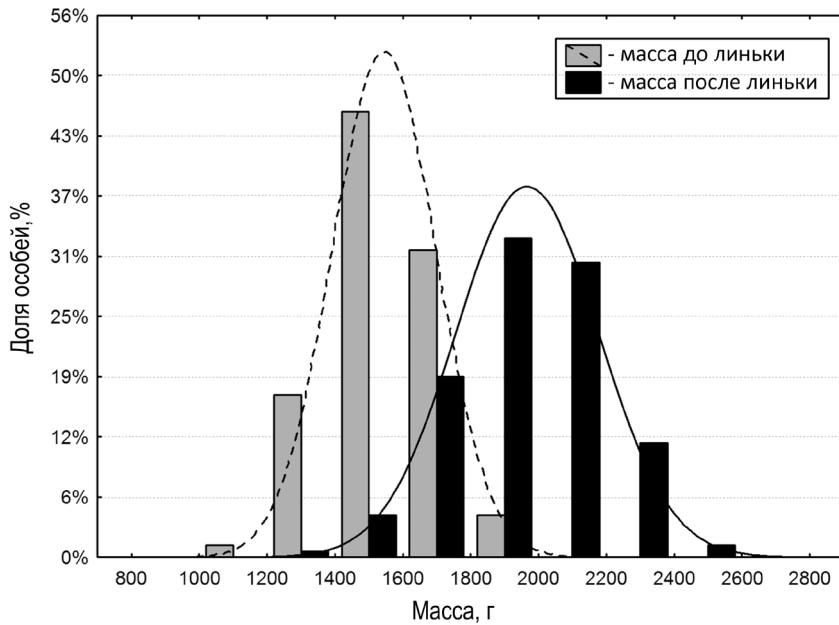


Рис. 6.18. Изменение массы пререкрутов в результате линьки

Таблица 6.7

Количество пререкрутов разных размерных групп, достигших промыслового размера после линьки

Размерные группы до линьки (ШК, мм)	Кол-во перелинявших крабов, экз.	Кол-во крабов достигших 150 мм после линьки, экз.	Доля особей, достигших 150 мм после линьки, %
130-134	4	3	75
135-139	72	45	62,5
140-144	62	58	93,5
145-149	30	29	96,6
Всего	168	135	80,4

Таким образом, проблема каннибализма при содержании взрослых особей может быть решена или путем их индивидуального содержания в период линьки, или путем пересадки особей, находящихся в предлиночном состоянии, в отдельные емкости.

В период массовой линьки камчатских крабов необходимо проводить комплекс мероприятий, направленных на минимизацию их гибели:

1. Раз в две недели проводить сортировку всех имеющихся в бассейнах крабов. Особей, готовящихся к линьке, отсаживать в отдельные бассейны.

2. Два раза в сутки проводить осмотр емкостей на предмет наличия особей с раздутым абдоменом. Таких особей отсаживать в отдельный бассейн на линьку.

3. Полинявших особей в течение суток индивидуально выдерживать после линьки в том же бассейне.

4. Через две недели после посадки в накопительный бассейн проводить полный биоанализ всех крабов и их пересадку в бассейн для откорма. К этому времени панцирь у всех особей достаточно затвердевает.

Необходимо отметить, что масштабные работы по проведению линьки в искусственных условиях не являются экономически целесообразными, так как технология дорацивания крабов еще недостаточно отработана и далека от совершенства. Кроме того, повышенная хрупкость покровов в первые недели после линьки вынуждает использовать низкие плотности посадки крабов. Агрессивность питающихся особей в отношении линяющих требует проведения регулярных сортировок и отсадки линяющих особей.

6.7. Транспортировка

Для транспортировки живых ракообразных разработаны различные методы, направленные на повышение выживаемости и сохранение их хорошего состояния, например, упаковка в охлажденные опилки или мешковину, погружение в особые емкости и т.д. В некоторых случаях, например, при перевозке морских креветок, используются анестетики, но во многих странах, таких, как США, их применение запрещено.

Ракообразные очень чувствительны к условиям содержания, плохо переносят прямой солнечный свет. Некоторые существующие регламенты затрагивают перевозку живых крабов (АРЕС, 1999; Codex Alimentarius 1983). В соответствии с ними предварительная передержка осуществляется в бассейнах с циркулирующей или проточной морской водой при температуре 2–10 °С. Для хранения живых крабов также могут быть использованы плавучие и донные садки. Перед перевозкой температуру тела медленно снижают вне воды при контролируемой влажности 70% (Codex Alimentarius, 1983) и упаковывают особей между слоями влажной древесной стружки или бумаги (АРЕС, 1999).

Перед транспортировкой камчатских крабов необходимо провести их сортировку по жизнеспособности на основе описанной выше балльной оценки с учетом линочной стадии. При этом существует ряд показателей, при наличии которых особь к транспортировке не допускается:

- мягкие покровы (краб до или после линьки);
- вздутый abdomen (указывает на близкую линьку);
- свежие серьезные механические повреждения карапакса и конечностей, часто сопровождаемые истечением гемолимфы;
- повреждение гепатопанкреаса, вызванного сдавливанием или ударом: такой краб не только погибнет, но и может привести к гибели других особей при совместном содержании в замкнутой емкости;
- обморожение жабр, которое приводит к некрозу жаберных тканей и возможной гибели;
- обширный некроз покровов на карапаксе или конечностях.

По результатам сортировки особей с негативным или условно положительным прогнозом помещают в отдельные бассейны. Остальных размещают в бассейнах комплекса для последующего мониторинга их состояния, снижения стрессовой нагрузки после вылова и доставки и, при необходимости, для мечения.

Взвешивание и упаковку живых крабов в контейнеры для отправки потребителям осуществляют при низких температурах в оснащенной системой кондиционирования помещении (рис. 6.19).



Рис. 6.19. Цех упаковки живого камчатского краба на комплексе «Norway King Crab» в п. Бугейнес, Норвегия

При отправке коммерческих партий камчатских крабов необходимо учитывать массу стекающей с особей воды. Установлено, что при выдерживании крабов на воздухе в течение 60 минут масса стекающей с одной особи воды составляла от 20 до 60 г.

При более длительном пребывании крабов в воздушной среде (36 часов) масса стекающей воды составляет от 20 до 100 г (то есть практически вода стекает в первый час) (рис. 6.20).

Для транспортировки целесообразно использовать пенопластовые контейнеры, вмещающие четырех особей массой от 1,7 до 2,5 кг, или трех крабов массой от 2,5 до 4,0 кг. При наличии особей свыше 3,7 кг возможно помещать их в один контейнер с особями меньшего размера (2,5–2,8 кг).

Поскольку, как правило, перевозку живых крабов осуществляют из отдаленных от потребителей прибрежных регионов с помощью авиaperевозок, надо учитывать, что в багажном отсеке самолета температура находится в пределах от 12 до 20 °С, а в местах назначения еще выше. Для охлаждения воздушной среды внутри контейнеров применяют пакеты с замороженным гелем в мягкой оболочке из пищевого полиэтилена «Gel Ice». Эти пакеты хорошо зарекомендовали себя при температуре окружающего воздуха до 30 °С. Для поддержания температуры внутри контейнера на уровне 5 °С рекомендуем использовать указанное в табл. 6.8 количество пакетов «Gel Ice».

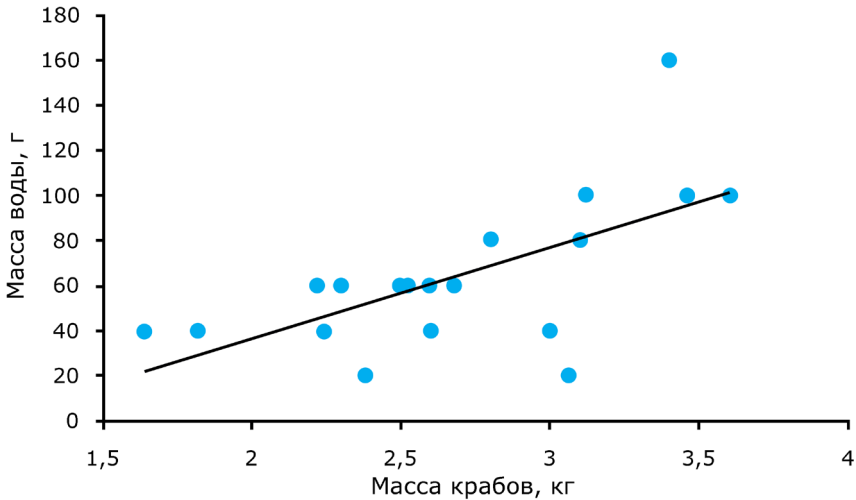


Рис. 6.20. Масса воды, стекающей с крабов при длительной (36 часов) экспозиции на воздухе

Таблица 6.8

Рекомендации по использованию пакетов «Gel Ice» при транспортировке камчатского краба в живом виде

Время в пути, ч	Максимальная температура окружающего воздуха, °С	Количество пакетов «Gel Ice», шт.	Положение пакетов «Gel Ice» в контейнере
До 12	до +20	1	1 наверху
	свыше +20	2	1 внизу, 1 наверху
12-24	до +20	2	1 внизу, 1 наверху
	свыше +20	3	2 внизу, 1 наверху
24-48	до +20	3	2 внизу, 1 наверху
	свыше +20	4-5	2 внизу, 2-3 наверху

На дне контейнера размещают 1-2 пакета «Gel Ice» в зависимости от длительности транспортировки и температуры воздуха в пути. Затем дно выстилается пленкой, на которую кладется сухой лист белого плотного поролон. Он хорошо впитывает и удерживает влагу, обладает достаточной теплоизоляцией для защиты крабов от обморожения при контакте с пакетом «Ice Gel», имеет хорошие защитные свойства. После этого крабов укладывают абдоменом (брюшной стороной) вниз. Особей до 2,5 кг можно укладывать поперек коробки, передней стороной к боковой стенке. Крупных крабов можно укладывать с наклоном (рис. 6.21).



Рис. 6.21. Укладка крабов в транспортные контейнеры

Каждого краба накрывают влажным материалом. Важно, чтобы материал покрывал всего краба целиком. Если одного листа недостаточно и какая-то часть краба остается непокрытой, необходимо использовать дополнительный материал. Одна из важнейших функций материала – защита от травм о шипы других особей, поэтому толщина прослойки между крабами должна обеспечивать эту защиту. Помимо этого, подвижность особей должна быть ограничена, чтобы исключить их перемещения внутри контейнера, поэтому все имеющиеся внутри контейнера свободные места нужно заполнять материалом.

Количества используемого материала должно быть достаточно, чтобы надежно защитить особей от обморожения, исключив возможное соприкосновение с укладываемыми сверху охлаждающими брикетами.

Закрывая крышку контейнера важно не повредить крабов, если они не полностью в него поместились. Но в тоже время желательно чтобы между крышкой и верхним слоем материала не оставалось свободного пространства. Перевозку контейнеров осуществляют только в горизонтальном положении (рис. 6.22).

Параметром, способным отразить успех транспортировки той или иной партии краба, служит визуальная экспресс-оценка жизнеспособности выборки особей (рис. 6.23).



Рис. 6.22. Автомобиль для транспортировки контейнеров с крабом компании «Norway King Crab»

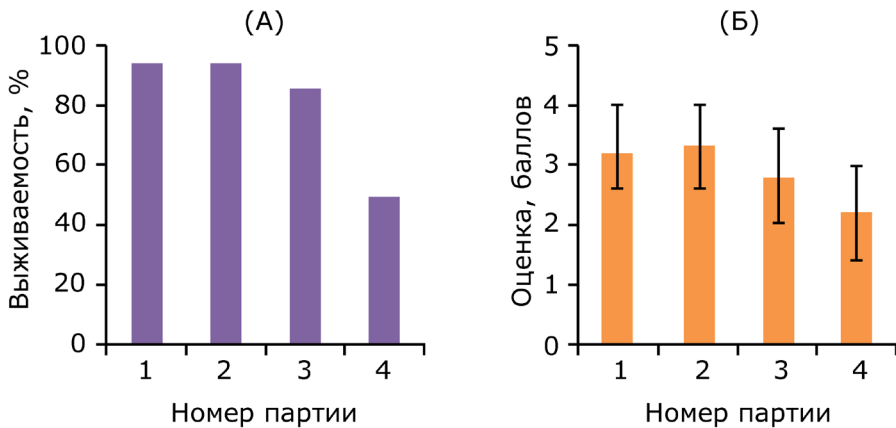


Рис. 6.23. Соотношение выживаемости крабов при транспортировке (А) со средним баллом оценки по внешним признакам (Б)

Выживаемость крабов при транспортировке в различные сезоны года. Анализ результатов коммерческих поставок живого камчатского краба из Норвегии в Брюссель (15 часов) и в Москву (среднее время в пути 30 часов) показал, что средняя выживаемость варьирует в течение года (рис. 6.24).

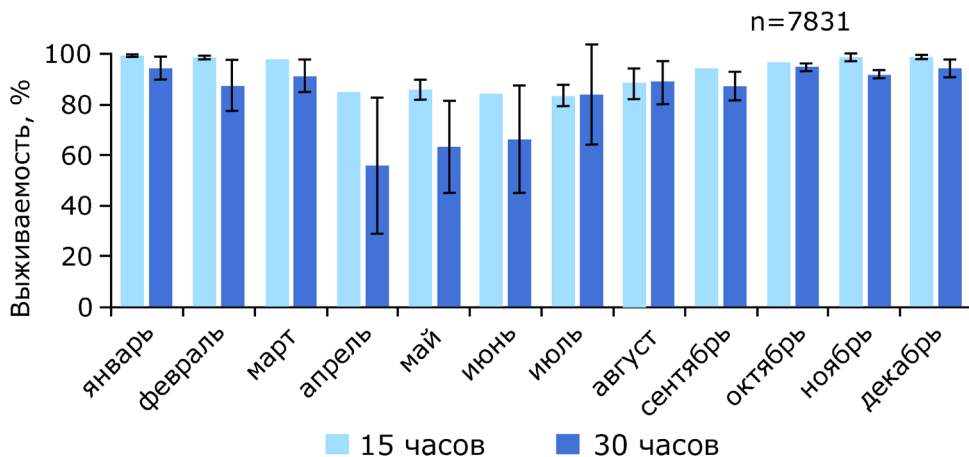


Рис. 6.24. Среднемесячная выживаемость крабов при 15- и 30-часовой транспортировке в течение года

В обоих вариантах продолжительности транспортировки высокая выживаемость отмечена с января по март и с октября по декабрь (в среднем от 97% при 15-часовой транспортировке, до 87% при 30-часовой). Существенное снижение выживаемости до 56–70% наблюдали при 30-часовой транспортировке в апреле-июне. В июле-сентябре выживаемость в ходе транспортировки постепенно увеличилась до 78–95%.

При промысле камчатского краба в Варангер-фьорде (Норвегия) уже в начале марта в ловушки начинают попадать недавно перелинявшие крабы. К середине апреля крабы, полинявшие в конце января – начале февраля, составляют больше половины улова. По-видимому, резкое снижение выживаемости крабов в апреле связано с изменением физиологического состояния особей после массовой линьки, которая проходит в Баренцевом море в начале года. Несмотря на то, что каждый раз при доставке крабов из моря для продажи в живом виде отбирают только особей с наиболее окрепшим панцирем, отсутствием повреждений и лучшим содержанием мяса в конечностях, среднее наполнение конечностей мясом с апреля по начало июля составляет 60–75%. Наполнение конечностей мясом выше 80% камчатские крабы приобретают к началу августа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Перспективы развития Мировой добычи ракообразных, согласно большинству прогнозов, довольно ограничены. С середины 1990-х гг. количество вылавливаемых гидробионтов остается относительно стабильным – в пределах 4–5 млн тонн. При этом многие дикие популяции ракообразных постоянно подвергаются интенсивной эксплуатации и зачастую находятся в депрессивном состоянии.

Одним из примеров является неустойчивая величина запасов камчатского краба, постоянно находящихся под прессом интенсивного промысла, который невозможно наращивать бесконечно. Стало очевидно, что помимо традиционных мер регулирования численности естественных популяций камчатского краба, необходимо принятие дополнительного комплекса мер, включающих превентивную проработку вариантов эффективного восстановления популяций в случае катастрофического снижения величины запаса методами марикультуры.

Накопленные знания и проведенный в книге анализ собственных и литературных данных по развитию аквакультуры камчатского краба стали предпосылкой для разработки эффективной технологии заводского воспроизводства вида в условиях береговых комплексов как с прямоточным, так и с замкнутым водоиспользованием. Экспериментальными работами сотрудников ВНИРО (с 2002 по 2017 гг.) показана принципиальная возможность эффективного получения и выращивания личинок и молоди камчатского краба в искусственных условиях с последующим выпуском в естественную среду обитания в целях пополнения природных популяций.

Выращивание краба в аквариальных условиях дало возможность детально изучить его рост и развитие на всех этапах раннего онтогенеза.

Благодаря открывшимся при этом возможностям впервые удалось подробно описать морфологию и поведение презоза камчатского краба, которая линяет на стадию зоза I в течение нескольких минут или десятков минут после вылупления. Дополнена схема для определения стадий зоза камчатского краба, изучены особенности поведения и питания личинок на разных стадиях в зависимости от ряда абиотических и биотических факторов.

Выявленные функциональные особенности морфологии личинок камчатского краба использованы при подборе величины кормовых частиц, способов кормления и конструктивных особенностей установок для культивирования. Поддержание оптимальных температур при культивировании (7–8 °С) позволило сократить время прохождения планктонной стадии зоза до 30–35 суток. Экспериментально разработаны рекомендации по оптимизации условий выращивания камчатского краба с целью существенного повышения его выживаемости на личиночных стадиях по сравнению с природными условиями.

Установление взаимосвязей между пищевым поведением и личинным циклом на ранних стадиях постэмбрионального онтогенеза явилось одним из ключевых моментов для понимания динамики процессов развития камчатского краба.

Одним из ключевых биотехнических этапов является момент перехода зоза на стадию глаукотоз, связанный с оседанием их на субстраты, что потребовало провести поиск оптимального типа субстратов, времени их установки, расположения, освещенности и других факторов.

Изучение поведения, морфологический анализ пищедобывательного аппарата, строения пищеварительной системы глаукотоз, данных динамики азотного обмена и потребления кислорода однозначно подтвердило, что камчатский краб на этой стадии не питается. При содержании без пищи глаукотоз благополучно проходит процесс линьки и превращается в молодь.

Как показали исследования, за первый год жизни молодь камчатского краба проходит 6–7 линек, прирост по ширине карапакса за стадию составляет от 25 до 45%. В первый год жизни молоди ширина карапакса увеличивается в 4,7 раза. Выполненные наблюдения позволили описать изменения, происходящие во внешней морфологии молоди в первые два года жизни, и выделить критерии, позволяющие идентифицировать их первые стадии.

Важнейшим условием успешного содержания и выращивания личинок и молоди камчатского краба в аквакультуре является полноценное кормление. Авторами монографии проведен комплекс всесто-

ронних исследований по пищевым предпочтениям различных видов кормов естественного и искусственного происхождения, динамике потребления и усвоения корма на разных стадиях развития. По результатам исследований как в аквариальных условиях, так и в бассейновых комплексах в качестве наиболее эффективного и технологического корма для личинок рекомендованы науплии артемии.

В книге много внимания уделено проблеме снижения каннибализма, особенно на ранних стадиях онтогенеза. За счет подбора искусственного освещения, рационов и режима кормления, улучшения качества воды, оптимизации ее циркуляции удалось увеличить плотность посадки одновозрастных личинок в выростных бассейнах в 2 раза, т.е. до 100 экз./л, против рекомендованной ранее зарубежными авторами.

В результате проведенных исследований разработаны схема и биотехника получения молоди камчатского краба и ее выпуска в природную среду. Их преимущества заключаются в элиминации влияния хищников, обеспечении полноценного питания особей, снижении смертности краба на ранних стадиях в десятки раз, создании оптимальных температурных условий и сокращении продолжительности развития личинок в 2 раза, выпуске молоди краба на экологически оптимальных участках природных акваторий.

Разработанная технология прошла успешную апробацию на побережьях Баренцева и Японского морей, в ходе которой на экспериментальных бассейновых комплексах получено и выпущено в естественную среду более миллиона экземпляров молоди камчатского краба, выращенных в искусственных условиях.

Наблюдения за выпущенной в естественную среду молодью камчатского краба показали ее высокую выживаемость, что позволило опровергнуть предположения некоторых зарубежных авторов о возможной массовой гибели искусственно полученной молоди после выпуска в естественную среду. Исследования подтвердили, что заводское воспроизводство камчатского краба является перспективным методом восстановления и поддержания численности природных популяций вида.

В силу востребованности практикой большое внимание в книге уделено вопросам содержания, доращивания и транспортировки камчатского краба в целях его поставки потребителям в живом виде. Установлено, что одним из наиболее важных аспектов, обеспечивающих успех в решении данных задач, являются оценка и мониторинг физиологического состояния товарных особей на всех этапах технологических операций.

Углубленные исследования с применением методик, позволяющих выполнить оценку состояния особей по биохимическим и гематологическим показателям, использование неинвазивной пульсометрии (метод фотоплетизмографии), определение жизнеспособности особей по поведенческим реакциям сделали возможным выработку оптимальных биотехнических решений по содержанию и транспортировке камчатского краба.

Нами впервые изучена сердечная активность камчатского краба в условиях стресса, связанного с выловом, транспортировкой и экспозицией на воздухе. Полученные результаты по динамике частоты сердечных сокращений и стресс-индекса самцов при различных стрессорных воздействиях: вылов, адаптация к бассейновому содержанию, хендлингу, динамике температуры воды, изменениям солёности, кормлению стали основой оптимизации технологии воспроизводства, содержания, транспортировки и доращивания камчатского краба.

Для определения жизнеспособности крабов в любых условиях без каких-либо технических приспособлений и сложных анализов разработан простой, но надёжный экспресс-метод отбора крабов для транспортировки и содержания в искусственных условиях. В основе метода заложена пятибалльная визуальная оценка как произвольных рефлекторных реакций организма, так и более сложных – двигательных.

В книге особое внимание уделено разработке методов индивидуальной идентификации особей в целях использования при выращивании в искусственных условиях. Изучение морфологических элементов покровов взрослых особей камчатского краба показало, что число и общий план расположения крупных остроконечных шипов имеют ярко выраженный постоянный индивидуальный характер и сохраняются после линьки на новом экзувии, что позволяет быстро и точно провести идентификацию особей.

Впервые в производственных масштабах выполнены экспериментальные работы по использованию промышленных комбикормов разного состава на увеличение наполненности конечностей взрослых самцов камчатских крабов после линьки. Исследования показали возможность содержания крабов в неволе в течение 8 недель без потерь массы и даже с повышением содержания мяса в конечностях.

В книге рассмотрены вопросы технического обеспечения разработанной технологии искусственного воспроизводства и содержания камчатского краба на всех стадиях жизненного цикла. Авторами монографии разработан бассейновый модуль для содержания икряных самок, выращивания личинок и молоди камчатского краба.

Полученные количественные показатели выделения аммонийного азота были использованы для расчета системы биологической очистки воды в УЗВ при содержании камчатского краба. Изучены особенности работы сооружений подготовки и биологической очистки морской воды при низких (4–8 °С) температурах. Показано, что, несмотря на длительный период выхода на рабочий режим, замедленное реагирование на колебания температуры воды и биомассы гидробионтов, методу биологической очистки в рассматриваемых условиях УЗВ, как самому дешевому, технологичному и эффективному, по-прежнему нет полноценной альтернативы.

В монографии систематизированы и обобщены литературные данные, проведен глубокий анализ собственных многолетних экспериментальных исследований авторов по культивированию камчатского краба на ранних стадиях жизненного цикла как в условиях УЗВ, так и береговых комплексов, а также методам транспортировки и передержки товарных особей в искусственных условиях. Полученные результаты исследований и их элементы могут быть адаптированы для разработки и развития технологий аквакультуры других видов крабов и крабидов.

Искусственное воспроизводство и культивирование крабов в будущем могут стать важными направлениями достижения устойчивого состояния запасов ценных промысловых видов и их рациональной эксплуатации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова Е.Н., Ковачева Н.П. 2010. Прижизненное определение физиологического статуса десятиногих ракообразных (Crustacea: Decapoda) по гематогоческим показателям // Успехи физиологических наук. Т. 41. № 2. С. 51–67.

Алексеев Д.О., Буяновский А.И., Бизиков В.А. 2017. Принципы построения единой стратегии регулирования промысла крабов и крабоидов в морях России // Вопросы рыболовства. Т. 18. № 1. С. 21–41.

Альтов А.В., Воробьева Н.К., Мухина И.Н. 2005. Результаты опытных работ по культивированию камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в прибрежных водах Баренцева моря // Материалы 7-й Всероссийской конф. по промысловым беспозвоночным. М.: ВНИРО. С. 256.

Анохина В.С., Семенова Н.М. 2004. Устройство для содержания и транспортировки живых гидробионтов // Заявка на получение патента РФ № 2004117963 с приоритетом от 15.06.2004.

Баканев С.В. 2009. Динамика популяции камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в Баренцевом море (опыт моделирования). Дисс. ... док. биол. наук. Мурманск. 155 с.

Баканев С.В. 2003. Личинки камчатского краба в прибрежных районах и крупных заливах Мурмана // Камчатский краб в Баренцевом море. Мурманск: Изд-во ПИРО. С. 78–87.

Баканев С.В., Кузьмин С.А. 1999. Первые результаты исследований распределения личинок камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в Баренцевом море // Рыбохозяйственные исследования мирового океана. Тр. Международной научной конференции. Владивосток: Дальрыбвтуз. Т. 1. С. 99–101.

Беренбойм Б.И. 2006. Российско-норвежское сотрудничество в области изучения промысловых беспозвоночных (К 30-летию СРНК) // Рыбн. хоз-во. № 1. С. 59–60.

Борисов Р.Р. 2020. Постэмбриональный онтогенез морфо-функциональной организации и поведения десятиногих ракообразных (Crustacea: Decapoda) объектов аквакультуры. Дисс. ... докт. биол. наук 03.02.10 – гидробиология М.: ВНИРО. 395 с.

Борисов Р.Р., Ковачева Н.П. 2003. Стадия презоеа камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* // Материалы междунар. симпоз.: Холодноводная аквакультура: старт в 21 век. М.: ФГНУ «Росинформагротех». С. 180–181.

Борисов Р.Р., Ковачева Н.П., Паршин-Чудин А.В. 2012. Управление пространственным распределением десятиногих ракообразных (отр. Decapoda) при культивировании в искусственных условиях // Рыбное хозяйство. № 3. С. 84–89.

Борисов Р.Р., Ковачева Н.П., Никонова И.Н., Печёнкин Д.С., Лузгин С.Е. 2016. Криветка травяной чилим *Pandalus latirostris* Rathbun, 1902, как потенциальный объект аквакультуры // Труды ВНИРО. Т. 161. С. 169–180.

Борисов Р.Р., Кряхова Н.В. 2011. Влияние лецитотрофного питания на рост и развитие личинок гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* // Онтогенез. Т. 42. № 3. С. 178–182.

Борисов Р.Р., Паршин-Чудин А.В., Ковачева Н.П. 2012. Роль освещенности и положения субстрата в процессе оседания глаукотоз камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (Decapoda: Lithodidae) // Биология моря. Т. 38. № 5. С. 89–94.

Борисов Р.Р., Ковачева Н.П., Паршин-Чудин А.В. 2004. Аквариальные наблюдения за ростом молоди камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы V научной конференции. Петропавловск-Камчатский: Изд-во «Камчатпресс». С. 164–167.

Борисов Р.Р., Эпельбаум А.Б., Кряхова Н.В., Ковачева Н.П. 2005. Каннибализм у камчатского краба на ранних стадиях развития при выращивании в искусственных условиях // Материалы 2-й Междунар. конф. «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки». М.: ВНИРО. С. 120–122.

Борисов Р.Р., Эпельбаум А.Б., Кряхова Н.В., Тертицкая А.Г., Ковачева Н.П. 2007. Каннибализм у камчатского краба при выращивании в искусственных условиях // Биология моря. Т. 33. № 4. С. 267–271.

Бродский С.Я. 1981. Річкові раки // Фауна України. Київ: Наукова думка. Т. 26. Вып. 3. 210 с.

Бурлаченко И.В. 2008. Актуальные вопросы безопасности комбикормов в аквакультуре рыб // М.: ВНИРО. 183 с.

Ван Х. 1937. Некоторые сведения о запасах камчатского краба в районе островов Хоккайдо и Сахалин // Журнал рыболовства. № 515. С. 291–294.

Васильев Р.М., Загорский И.А., Борисов Р.Р., Ковачева Н.П. 2012. Изучение возможности идентификации особей камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) по фенотипическим признакам // Тез. докл. Всеросс. конф. мол. ученых и спец., посв. 90-летию со дня постр. первого НИС «Персей». Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 45–51.

Васильев Р.М., Загорский И.А., Борисов Р.Р., Ковачева Н.П. 2014. Способ индивидуальной идентификации особей камчатского краба // Патент РФ № 2520035 С1, МПК А01К61/00. Опубликовано 20.06.2014. Бюл. № 17.

Васильев Р.М., Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., Джеймс Ф., Сииковоипо С. 2011. Эффект замещения источника протеина в искусственных кормах на наполненность конечностей камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*). Аквакультура Европы и Азии: Реалии и перспективы развития и сотрудничества // Материалы международной научно-практической конференции / Под ред. А.И. Литвиненко. Тюмень: ФГУП Госрыбцентр. С. 39–40.

Ведемейер Г.А., Мейер Ф.П., Смит Л. 1981. Стресс и болезни рыб // М.: Легкая и пищевая промышленность. 128 с.

Верещагин Г.В. 1990. Об ускорении созревания биофильтров в морском аквариуме с системой оборотного водоснабжения / Актуальн. пробл. рыбохоз. науки в творчестве молодых ученых // Сб. науч. тр. ВНИРО. М. С. 87–90.

Виноградов Л. Г. 1941. Камчатский краб // Владивосток: Изд-во ТИНРО. 94 с.

Виноградов Л.Г. 1945. Годичный цикл жизни и миграции краба в северной части западнокамчатского шельфа // Изв. ТИНРО. Т. 19. С. 3–54.

Виноградов Л.Г. 1947. Десятиногие ракообразные Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 25. С. 67–125.

Виноградов Л.Г. 1968. Камчатское стадо крабов // Природа. №7. С. 43–50.

Виноградов Л.Г. 1946. О географическом распространении камчатского краба // Изв. ТИНРО. Т. 22. С. 195–232.

Виноградов Л.Г. 1969. О механизме воспроизводства запасов камчатского краба (*Paralithodes camtschatica*) в Охотском море у западного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. Т. 65. С. 337–344.

Виноградов Л.Г. 1970. О расположении и связях популяций камчатского краба *Paralithodes camtschatica* (Til.) в пределах его видового ареала // Сб. научн. тр.: Основы биологической продукции океана и ее использование. М.: Наука. С. 201–205.

Виноградов Л.Г., Нейман А.А. 1969. Донное население шельфа восточной части Охотского моря и некоторые черты биологии камчатского краба // Океанология. Т. 9, № 2. С. 329–340.

Виноградов Л.Г., Родин В.Е. 1971. Состояние запасов камчатского краба в восточной части Берингова моря по результатам советских исследований в 1967 г. // Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М.: Наука. С. 207–217.

Возная Н.Ф. 1979. Химия воды и микробиология. // М.: Высшая школа. 341 с.

Галкин Ю.И. 1982. Изменение гидрологического режима, естественное воспроизводство и культивирование камчатского краба у Западной Камчатки // Материалы XIV Тихоокеанского научн. конгр. «Фауна и гидробиология шельфовых зон Тихого океана». Сек. Морская биология. Владивосток: ДВНЦАН СССР. Вып. 4. С. 29–34.

Галкин Ю.И. 1959. О причинах сокращения численности камчатского краба у западного побережья Камчатки // Рыбн. хоз-во. № 4. С. 9–12.

Галкин Ю.И. 1963. О продолжительности межличиночного периода у камчатского краба // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 5. С. 763–766.

Герасимова О.В., Кузмин С.А. 1997. Предложения к управлению запасом камчатского краба в Баренцевом море // Сб. научн. тр.: Исследования промысловых беспозвоночных в Баренцевом море. Мурманск: ПИНРО. С. 59–64.

Гребницкий Н.А. 1880. Исследование морской фауны Великого океана в Авачинской губе // Изв. Вост. Сиб. отд. ИРГО. Т. 2. №1–2. С. 38–55.

Григорьева Н.И., Федосеев В.А. 2000. О воспроизводстве камчатского краба в южном Приморье // Вестник ДВО РАН. № 1. С. 68–73.

Дамсгорд Б. 2000. Поведение и рост искусственно выращенного в Норвегии камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) // Марикультура в прибрежной зоне северных морей. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 19–26.

Желтоножко О.В., Желтоножко В.В., Левин В.С. 2000. Отработка технологии получения личинок для восстановления численности камчатского краба *Paralithodes camtschatica* на шельфе восточной Камчатки // Оптимизация использования морских биоресурсов и комплексное управление прибрежной зоной Баренцева моря. Тез. докл. регион. семинара посвященного 45-летию Первой научной сессии Мурман. биолог. станции, 30 ноября 1999. Мурманск: ММБИ. С. 26–28.

Жигин А.В. 2011. Замкнутые системы в аквакультуре // М.: Изд-во РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева. 664 с.

Жигин А.В. 2007. О возможности использования биоочистки в УЗВ при низких температурах воды // Материалы и доклады междунар. науч.-практ. конф.: Рациональное использование пресноводных экосистем – перспективное направление реализации национального проекта «Развитие АПК», 17–19 декабря 2007 г. / ГНУ ВНИИР. М.: Изд-во Россельхозакадемии. С. 158–161.

Жигин А.В. 2008. Особенности водной морской среды в аспекте создания циркуляционных установок марикультуры // Рыбпром. № 3–4. С. 66–67.

Жигин А.В. 2018. Рыбоводные установки в аквакультуре. Учебное пособие // М.: ЭйПиСиПабблишинг. 296 с.

Жигин А.В. 2003. Установки с замкнутым водоиспользованием в аквакультуре // Рыбн. хоз-во. Сер. Пресноводная аквакульт., обзорн. информ. ВНИЭРХ. М. Вып. 1. 66 с.

Жигин А.В., Ковачева Н.П., Калинин А.В. 2005. Способ подготовки аппаратов биоочистки рыбоводных установок с системой оборотного водоснабжения для выращивания гидробионтов. Патент РФ № 2304881 от 27.08.2007 г.; заявка № 2005136417/12(0406652) от 24.11.2005 г. Россия. МПК А01К63/04, А01К 61/00.

Загорская Д.С., Загорский И.А., Ковачева Н.П. 2014. Оценка физиологического состояния камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в процессе транспортировки и передержки // Вестник Государственной полярной академии. № 1(18). С. 40–41.

Загорская Д.С., Загорский И.А., Ковачева Н.П. 2017. Биохимические показатели как критерии оценки физиологического состояния камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Decapoda, Lithodidae) в процессе транспортировки // Вопросы рыболовства. № 18(1). С. 85–92.

Загорский И.А. 2011. Основные методы транспортировки камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* на дальние расстояния // Рыбное хозяйство. № 5. С. 52–54.

Загорский И.А. 2013. Физиологические основы жизнедеятельности камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в условиях транспортировки // Дисс. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 114 с.

Загорский И.А., Васильев Р.М. 2012. Линька камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в искусственных условиях на побережье Баренцева моря // Современные проблемы и перспективы рыбохозяйственного комплекса: Материалы третьей научно-практической конференции молодых ученых ФГУП «ВНИРО» с международным участием. М.: Изд-во ВНИРО. С. 26–29.

Загорский И.А., Ковачева Н.П., Васильев Р.М., Хаугаи Е., Руд С. 2009. Транспортировка живого камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на дальние расстояния // Сборник тезисов 14-го Российско-норвежского симпозиума по рыболовству «Камчатский краб в Баренцевом море и его воздействие на экосистему Баренцева моря». М.: Изд. ВНИРО. С. 50–51.

Закс И.Г. 1936. Биология и промысел краба (*Paralithodes*) в Приморье // Вестн. ДВФ АН СССР. Т. 18. С. 49–80.

Закс И.Г. 1998. Обзор исследований по камчатскому крабу *P. camtschatica* и смежным видам *Paralithodes* // Рыбное хозяйство. Сер. Аквакультура: обзорная информация. Вып. 7. М.: ВНИЭРХ. С. 1–23.

Золотова З.К. 2000. Мировая аквакультура на рубеже столетий: статистика и прогнозы // Актуальн. вопр. преснов. аквакульт.: Сб. науч. тр. М.: ВНИИПРХ. Вып. 75. С. 23–37.

Зубкова Н.А. 1964. Опыт содержания камчатского краба в аквариуме // Тр. ММБИ. Мурманск. Вып. 5(9). С. 105–113.

Иванов А.В. 1955. Промысловые водные беспозвоночные // М.: Сов. наука. 352 с.

Иванов Б.Г. 2001. Десятиногие ракообразные (Crustacea, Decapoda) Северной Пацифики как фонд для интродукции в Атлантику: интродукция возможна, но целесообразна ли? // Сб. научн. тр.: Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России / Ред. Б.Г. Иванов. М.: ВНИРО. С. 32–74.

Иванов Б.Г., Соколов В.И. 2003. Смертность крабов в ловушках: камчатский краб у Западной Камчатки // Вопросы рыболовства. Т. 4. № 1(13). С. 116–134.

- Иванов П.Ю., Щербакова Н.В.** 2005. Опыт и проблемы выращивания камчатского краба в контролируемых заводских условиях // Изв. ТИНРО. Т. 143. С. 305–326.
- Казаев А.П.** 1995. Влияние температуры воды и солености на развитие камчатского краба // Рыбное х-во, Сер. Аквакультура: информ. пакет «Аквакультура: проблемы и достижения» / М.: ВНИЭРХ. Вып. 3. С. 3–22.
- Казаев А.П., Плечкова Е.К.** 1996. К биологии камчатского краба и акклиматизации его в водах Баренцева моря // Рыбное х-во, Сер. Аквакультура: информ. пакет «Аквакультура: проблемы и достижения» / М.: ВНИЭРХ. Вып. 1–2. С. 3–17.
- Камчатский краб** в Баренцевом море (результаты исследований ПИНРО в 1993–2000 гг.). Мурманск: Изд-во ПИНРО. 2001. 198 с.
- Камчатский краб** в Баренцевом море // Изд. 2-е перераб. и доп. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. 383 с.
- Карпевич А.Ф.** 1998. Акклиматизация гидробионтов и научные основы аквакультуры // Избранные труды. Т. 2. М.: Изд-во ВНИРО. 870 с.
- Карпевич А.Ф., Богорад Г.Д.** 1940. Потребление корма креветкой *Leander abspersus* // Зоол. журн. Т. 20. Вып. 1. С. 134–137.
- Киселев А.Ю.** 1999. Биологические основы и технологические принципы разведения и выращивания объектов аквакультуры в установках с замкнутым циклом водообеспечения. Дисс. ... докт. биол. наук: 03.00.10. М. 262 с.
- Клитин А.К.** 2003. Камчатский краб (*Paralithodes camtschaticus*) у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала. М.: Изд-во ФГУП «Нацрыбресурсы». 253 с.
- Клитин А.К.** 1996а. Камчатский краб шельфовой зоны о. Сахалин (Литературный обзор, история промысла, пространственная и функциональная структура популяций) // Вестн. Сахалин. музея. № 3. С. 324–342.
- Клитин А.К.** 2002. Распределение и развитие личинок камчатского краба у Юго-Западного побережья Сахалина // Тр. СахВНИРО. Т. 4. С. 212–228.
- Клитин А.К., Низяев С.А.** 1999. Особенности распространения и жизненной стратегии некоторых промысловых видов дальневосточных крабидов в районе Курильских островов // Биол. моря. Т. 25. № 3. С. 221–228.
- Ковачева Н.П.** 2008. Аквакультура ракообразных отряда Decapoda: камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* и гигантская пресноводная креветка *Macrobrachium rosenbergii*. М.: Изд-во ВНИРО. 239 с.
- Ковачева Н.П.** 2002а. Биотехнология искусственного воспроизводства камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в системе с замкнутым циклом водоснабжения // Сб. материалов научно-практической конференции «Прибрежное рыболовство – 21 век» 19–21 сентября 2001 г. Южно-Сахалинск. Тр. СахНИРО. Т. 3. С. 300–308.
- Ковачева Н.П.** 2000. Воспроизводство камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) с использованием искусственной морской воды в аппаратах типа «Акватрон» // Рыбное х-во, сер. Мариккультура, анализ. и реферат. информ. М.: ВНИЭРХ. Вып. 4. С. 14–26.
- Ковачева Н.П.** 2006а. Искусственное воспроизводство и культивирование морских и пресноводных ракообразных отряда Decapoda // Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 53 с.
- Ковачева Н.П.** 2002б. Искусственное разведение камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* как способ восстановления численности природных популяций: биотехнологические аспекты // Материалы 1-й Междунар. конф. «Морские прибреж-

ные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки». М. С. 18–21.

Ковачева Н.П. 2006б. Камчатский краб – новый объект культивирования на побережье Баренцева моря // Материалы 7-й Всероссийской конф. по промысловым беспозвоночным. М.: ВНИРО. С. 284–286.

Ковачева Н.П. 2005. Камчатский краб как новый объект марикультуры // ЭИ ВНИЭРХ. Сер.: Марикультура. М. 40 с.

Ковачева Н.П. 2001. Способ выращивания посадочного материала пресноводной креветки // Патент РФ № 2165143. Россия. Бюлл. № 11.

Ковачева Н.П., Александрова Е.Н. 2010. Гематологические показатели как индикаторы физиологического состояния декапод: камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* и речных раков родов *Astacus* и *Postastacus*. М.: Изд-во ВНИРО. 92 с.

Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., Васильев Р.М., Лебедев Р.О. 2008. Устройство для получения личинок камчатского краба. Патент 76547 Россия, МПК А01К61/00. / № 2007146940/22. Заявл. 20.12.2007. Оpubл. 27.09.2008.

Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., Жигин А.В., Калинин А.В., Эпельбаум А.Б. 2004. Опыт содержания производителей, получения потомства и подращивания молоди камчатского краба в замкнутых системах / Мат. 2-ой Межд. науч.-прак. конф.: Человек и животные, 13–14 мая 2004 года // Астрахань: ИД «Астраханский университет». С. 203–205.

Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., Кряхова Н.В., Лебедев Р.О., Паршин-Чудин А.В., Назарцева М.Ю., Морозова Е.Ф., Крючкова А.Б., Масленников С.И. 2012. Достижения искусственного воспроизводства камчатского краба на Дальневосточном и Северном рыбохозяйственном бассейнах // Рыбное хозяйство. № 3. С. 63–66.

Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., Печёнкин Д.С., Никонова И.Н., Тырин Д.В., Чертопруд Е.С. 2017. Развитие, рост и выживаемость искусственно выращенной молоди камчатского краба (Decapoda, Lithodidae) в природе // Рыбное хозяйство. № 5. С. 83–88.

Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., Кряхова Н.В., Лебедев Р.О., Паршин-Чудин А.В., Тырин Д.В., Печёнкин Д.С., Чертопруд Е.С. 2018. Технологическая схема и биотехнические показатели индустриального выращивания молоди камчатского краба в аквакультуре // Труды ВНИРО. Т. 172. С. 172–183.

Ковачева Н.П., Борисов Р.Р., Печёнкин Д.С., Никонова И.Н., Чертопруд Е.С., Лузгин С.Е. 2015а. Ранний онтогенез синего и камчатского крабов в искусственных и естественных условиях // Рыбное хозяйство. № 5. С. 68–75.

Ковачева Н.П., Васильев Р.М., Лебедев Р.О., Паршин-Чудин А.В. 2008. Устройство для содержания камчатского краба // Патент РФ № 73159, МПК А01К61/00. Опубликовано 20.05.2008. Бюлл. № 29.

Ковачева Н.П., Калинин А.В., Ткаченко В.П., Паршин-Чудин А.В. 2005а. Содержание и дорращивание камчатского краба в бассейнах с проточной системой водоснабжения // Материалы II Междунар. конф. «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки». М.: ВНИРО. С. 151–153.

Ковачева Н.П., Калинин А.В., Эпельбаум А.Б., Борисов Р.Р. 2006. Культивирование камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) // Труды Межд. форума по проблемам науки, техники и образования. Т. 2. М.: Академия наук о земле. С. 126–129.

Ковачева Н.П., Калинин А.В., Эпельбаум А.Б., Борисов Р.Р., Лебедев Р.О. 2005б. Культивирование камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815). 1. Особенности раннего онтогенеза. Бионормативы и рекомендации по искусственному воспроизводству // М.: Изд-во ВНИРО. 76 с.

Ковачева Н.П., Кряхова Н.В., Борисов Р.Р. 2015б. Стратегия кормления камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) на ранних стадиях развития в искусственных условиях // Тр. ВНИРО. 2015б. Т. 153. С. 179–188.

Ковачева Н.П., Лебедев Р.О., Паршин-Чудин А.В., Загорский И.А., Борисов Р.Р., Кряхова Н.В. 2010. Успешный опыт искусственного воспроизводства камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* на побережье Баренцева моря // Рыбное хозяйство. № 4. С. 70–73.

Ковачева Н.П., Масленников С.И., Борисов Р.Р., Кряхова Н.В. 2011. Опыт искусственного воспроизводства камчатского краба в Приморье // Тез. докл. 4-ой Межд. науч.-практ. конф.: Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки. Южно-Сахалинск. С. 178–179.

Ковачева Н.П., Холодкевич С.В., Васильев Р.М., Загорский И.А., Иванов А.В., Корниенко Е.Л. 2009. Оценка физиологического состояния японского краба в условиях марикультуры методом неинвазивного контроля его кардиоактивности в реальном времени // Изв. ТИНРО. Т. 157. С. 197–205.

Ковачева Н.П., Холодкевич С.В., Васильев Р.М., Иванов А.В., Загорский И.А., Корниенко Е.Л. 2008. Оценка функционального состояния камчатского краба в режиме реального времени по его кардиоактивности // Вопросы рыболовства. Т. 9. № 2(34). С. 513–517.

Ковачева Н.П., Эпельбаум А.Б. 2003. Рост камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на ранних стадиях онтогенеза в искусственных условиях и в естественной среде // Донные экосистемы Баренцева моря: Труды ВНИРО / Под ред. В.И. Соколова. М.: Изд-во ВНИРО. Т. 142. С. 135–143.

Корниенко Е.С. 2005. Морфология предзона веерного краба *Pachycheles stevensii* (Decapoda: Anomura: Porcellanidae), полученных в лабораторных условиях / Е.С. Корниенко // Биология моря. Т. 30. № 1. С. 62–65.

Корниенко Е.С., Корн О.М. 2005. Культивирование в лабораторных условиях и особенности морфологии личинок японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonicus* (De Naan) // Известия ТИНРО. Т. 143. С. 35–51.

Корниенко Е.С., Корн О.М. 2004. Морфологические особенности личинок водорослевого краба *Pugettia quadridens* (Decapoda: Majidae) из северо-западной части Японского моря // Биология моря. Т. 30. № 6. С. 462–472.

Корниенко Е.С., Корн О.М. 2010. Определитель личинок крабов инфраотряда Brachyura северо-западной части Японского моря // Владивосток: Дальнаука. 221 с.

Кочнев Ю.Р., Галимзянов К.Г. 1986. Особенности созревания и плодовитости некоторых промысловых видов крабов в Сахалино-Курильском районе // Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным. М. Ч. 1. С. 59–61.

Кряхова Н.В., Борисов Р.Р., Ковачева Н.П. 2006. Зависимость роста и выживаемости мальков камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* от температуры, качества корма и наличия укрытий. // Сб. материалов Межд. конф. «Современное состояние популяции крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами». Мурманск. С. 55–58.

Кряхова Н.В., Борисов Р.Р., Ковачева Н.П. 2011. Апробация кормов для личинок камчатского краба // Тезисы докладов 4-ой Межд. науч.-практ. конф. Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки. Южно-Сахалинск. С. 182–183.

Кряхова Н.В., Борисов Р.Р., Ковачева Н.П. 2012. Изучение возможности лецитотрофного питания у личинок камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) // Тезисы докладов Всеросс. Межд. Конф. Мол. Ученых и спец., посв. 90-летию со дня постр. первого НИС «Персей». Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 126–130.

Кряхова Н.В., Загорский И.А., Борисов Р.Р., Печёнкин Д.С., Ковачева Н.П. 2013. Влияние субстратов на рост и развитие глаукотэ камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* // Матер. докл. 2-й межд. науч. конф. «Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб». Санкт-Петербург: ФГБНУ «ГосНИОРХ». С. 214–218.

Куватани Ю. 1989. Культивирование камчатского краба и приморского гребешка в Японии // Биология моря. № 1. С. 66–71.

Кузнецов В.В. 1964. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей // М.: Наука. 242 с.

Кузьмин С.А. 2000. Биология, распределение и динамика численности краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) в Баренцевом море: Автореф. Дис. Канд. биол. наук. М. 24 с.

Кузьмин С.А., Гудимова Е.Н. 2002. Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла // Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН. 236 с.

Кузьмин С.А., Дворецкий А.Г., Илющенко А.М. 2004. Особенности репродуктивной биологии камчатского краба в Баренцевом море // Докл. Междунар. семин. «Проблемы репродукции и раннего онтогенеза гидробионтов». Мурманск: ММБИ КНЦ РАН. С. 64–66.

Кулеш В.Ф. 2010. Состав пищи и пищевая избирательность пресноводных креветок в аквакультуре (обзор) ГРЭС // Весті БДПУ. № 3. С. 21–28.

Куликова Н.И., Демьянова Н.И., Куприянов В.С. 1984. Выращивание личинок кефали в замкнутой системе // Рыбное хозяйство. № 11. С. 29–31.

Куличкова В.А. 1955. Питание камчатского краба в весенне-летний период у берегов Камчатки и Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 43. С. 21–43.

Лаврентьев М.М. 1969. Численность самок камчатского краба у западного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. Т. 65. С. 378–381.

Левин В.С. 2001. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*: биология, промысел, воспроизводство // СПб.: Ижица. 198 с.

Левин В.С., Желтоножко О.В. 2000. О перспективах восстановления численности камчатского краба на Камчатке с применением экстенсивных и интенсивных способов воспроизводства // Докл. второй камчатской областной науч.-практ. конф. «Пробл. охраны и рациональн. использ. биоресурсов Камчатки» / Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 42–48.

Логвинович Д.Н. 1945. Аквариальные наблюдения за питанием камчатского краба. Материалы по биологии, промыслу и обработке камчатского краба // Изв. ТИНРО: Владивосток. Т. 19. С. 79–97.

Лысенко В.Н. 2005. Размер и возраст наступления половозрелости у самок камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* на западнокамчатском шельфе // Известия ТИНРО. Т. 143. С. 128–130.

Лысенко В.Н., Гайдаев В.Э. 2005. Рост камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в северной части западнокамчатского шельфа // Известия ТИНРО. Т. 143. С. 119–127.

Макаров Р.Р. 1966. Личинки креветок, раков-отшельников и крабов западно-камчатского шельфа и их распределение // М.: Наука. 164 с.

Макаров Р.Р. 1964. Распределение пелагических личинок камчатского краба у западного побережья Камчатки // Рыбн. хоз-во. № 7. С. 23–27.

Марковцев В.Г., Брегман Ю.Э., Пржеменецкая В.Ф. и др. 1987. Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей // М.: Агропромиздат. 192 с.

Масленников С.И. 1998. Технология крабового фермерства на акватории дальневосточных морей // Дальний Восток России: экономика, инвестиции, конъюктура. № 1. С. 34–38.

Масленников С.И., Кашин И.А., Левин В.С. 1999. Промысел и воспроизводство камчатского краба у берегов Приморья // Вестник ДВО РАН. Владивосток. № 3. С. 100–106.

Матишов Г.Г., Зензеров В.С., Емелина А.В., Муравейко В.М. 2008. Устойчивость камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* Баренцева моря к температурному фактору // ДАН. Т. 420. № 4. С. 571–573.

Матюшкин В.Б. 2000. Биология камчатского краба на ранних стадиях онтогенеза // Докл. науч. семина. «Виды вселенцы в Европейских морях России». Мурманск: ПИНРО. С. 42–48.

Матюшкин В.Б. 2001. Ранняя молодь камчатского краба // Сб. науч. тр.: Камчатский краб в Баренцевом море (результаты исследований ПИНРО в 1993–2000 гг.). Мурманск: ПИНРО. С. 82–87.

Матюшкин В.Б. 2003. Ранняя молодь камчатского краба в районах Западного Мурмана // Камчатский краб в Баренцевом море. 2-е изд., доп. и перераб. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 140–152.

Матюшкин В.Б., Ушакова М.В. 2002. Особенности личиночного цикла камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) и рака-отшельника (*Pagurus pubescens*) в фьордовых водах западного Мурмана // Сб. научных трудов ПИНРО «Биоресурсы и аквакультура в прибрежных районах Баренцева и Белого морей». Мурманск: Изд-во ПИНРО. 206 с.

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 распространенность и экологическая обусловленность: критическая переоценка существующих схем // Тр. ИО АН СССР. Т. 105. С. 214–248.

Моисеев С.И., Горянина С.В., Моисеева С.А. 2011. Сравнительные исследования структуры и концентрации гемоцианина в гемолимфе камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) из Баренцева и Охотского морей // Известия ТИНРО. Т. 165. С. 216–230.

Моисеев С.И., Моисеева С.А. 2014. Изменение показателей гемолимфы у синего краба *Paralithodes platypus* вызывает стресса, вызываемого ловушечным промыслом // Вопр. рыболовства. Т. 15. № 3. С. 189–208.

Моисеев С.И., Моисеева С.А. 2019. Исследования доминирующих промысловых видов крабов Охотского моря осенью 2018 г. и весной 2019 г. // Труды ВНИРО. Т. 177. С. 204–214.

Мухина И.Н. 2009. Специфичность и состав корма для подращивания камчатского краба в прибрежных водах Баренцева моря. // Сб. тез. 14-го Российско-норвежского симп. по рыболовству. Изд. ВНИРО. С. 55.

Мухина И.Н., Мухин В.А., Воробьева Н.А., Колечкин Ю.В. 2006. Способ приготовления эластичного мороженого корма для крабов. Патент 2277798С2 Россия, МПК А23К1/10 / № 2004113310/13, заявл. 29.04.2004; опубл.: 20.06.2006.

Навозов-Лавров Н.П. 1927. Материалы по этиологии и по промыслу краба в зал. Петра Великого // Производительные силы Дальнего Востока. Хабаровск – Владивосток, 1927 / Владивосток: Животный мир. Вып. 4. С. 181–211.

Накадзава К. 1912. Изучение камчатского краба о-ва Хоккайдо // Зоол. журнал. Т. 24. С. 1–13.

Орлов Ю.И. 1994. Акклиматизация промысловых крабов в Северо-Восточной Атлантике: обоснование и первые результаты // Рыбное х-во, сер. Аквакультура: обзорная информация. М.: ВНИЭРХ. Вып. 1. С. 55.

Орлов Ю.И. 1995. Акклиматизация промысловых крабов: характеристика объектов вселения // Рыбное хозяйство. Сер. Аквакультура: обзорная информация. М.: ВНИЭРХ. Вып. 4. С. 1–40.

Орлов Ю.И. 1996. К биологии камчатского краба и акклиматизации его в водах Баренцева моря // Рыбн. хоз-во. Сер. Аквакультура: информ. пакет. «Аквакультура: проблемы и достижения». М.: ВНИЭРХ. Вып. 1–2. С. 3–19.

Орлов Ю.И. 1963. О биотехнике вселения промысловых крабов в Баренцево море // Сб. научн. тр.: Акклиматизация водных организмов. М.: Главрыбвод, ЦПАС. С. 50–68.

Орлов Ю.И. 1962. О проблеме акклиматизации промысловых крабов в Баренцевом море // Тр. Всесоюзного гидробиологического общества. М. Т. XII. С. 400–409.

Орлов Ю.И. 1998. Трансокеаническое переселение промысловых крабов // Рыбное хоз-во, сер. Аквакультура: информ. пакет. Аквакультура: проблемы и достижения. М.: ВНИЭРХ. Вып. 3. С. 24–32.

Орлов Ю.И., Карпевич А.Ф. 1999. О вселении промысловых крабов в Баренцево море (Доклад на 50-й сессии ИКЕС, Копенгаген, 1962г.) // Рыбное хоз-во, сер. Аквакультура: информ. пакет. Аквакультура: проблемы и достижения. М.: ВНИЭРХ. Вып. 4. С. 9–12.

Павлов В.Я. 2003. Жизнеописание краба камчатского *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815). М.: Изд-во «Москва». 110 с.

Павлов Д.А. 1992. Устройство для инкубации при оборотном водоснабжении // Рыбное хозяйство. № 11–12. С. 27–30.

Павлов В.Я. 2007. Изучение аллометрии карапакса камчатского краба с помощью программы Adobe Photoshop // Труды ВНИРО. Т. 147. С. 108–118.

Переладов М.В. Некоторые особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на прибрежных мелководьях Баренцева моря // Тр. ВНИРО. Т. 142. С. 103–119.

Переладов М.В. 2005. Особенности распределения и поведения камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) в прибрежной зоне Баренцева моря. Автореферат диссертации кандидата биологических наук. М.: ФГУП «ВНИРО». 24 с.

Подкорытова А.В., Вафина Л.Х., Чимиров Ю.И., Ковачева Н.П. 2006. Специализированные кормовые продукты на основе полисахаридов водорослей и отходов их

переработки // Материалы науч.-практ. конф. «Пищевая и морская биотехнология: проблемы и перспективы». Калининград. С. 93–95.

Подкорытова А.В., Ковачева Н.П., Иголкина Л.А., Вафина Л.Х. 2005. Обоснование использования отходов переработки водорослей, их полисахаридов и твердого остатка мидийного гидролизата при получении специализированных кормовых продуктов // Матер. V Межд. науч.-практ. конф. «Производство рыбных продуктов: проблемы, новые технологии, качество» Светлогорск. С. 170–174.

Проскуряков В.А., Шмидт Л.И. 1997. Очистка сточных вод в химической промышленности. // Л.: Химия. 464 с.

Проссер Л., Браун Ф. 1967. Сравнительная физиология животных // М.: «Мир». 572 с.

Ржавский А.В., Переладов М.В. 2003. Питание краба *Paralithodes camtschaticus* на мелководье Варангер-фьорда (Баренцево море): изучение содержимого желудочно-кишечного тракта и визуальные наблюдения // Донные экосистемы Баренцева моря. М.: Изд-во ВНИРО. Т. 142. С. 120–131.

Родин В.Е. 1985. Пространственная и функциональная структура популяций камчатского краба // Изв. ТИНРО. Владивосток: ТИНРО. Т. 110. С. 86–97.

Родин В.Е., Лаврентьев М.М. 1974. К изучению воспроизводства камчатского краба у западной Камчатки // Сб. научн. тр.: Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: Наука, 1974. С. 65–66.

Родин В.Е., Мясоедов В.И. 1982. Биологическая характеристика популяции камчатского краба (*Paralithodes camtschatica* Tilesius) в северо-западной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 106. С. 3–10.

Румянцев Л.Е. 1945. Миграция краба у южной части западного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 19. С. 55–70.

Румянцев В.Д. 1974. Речные раки Волго-Каспия // М.: Пищевая промышленность. 86 с.

Самойлова Н.С. 2003. Методические рекомендации по определению видового состава и возможности возвращения в среду обитания крабов и других морских биоресурсов, добытых с нарушениями Правил рыболовства или незаконным путем (дополненные и иллюстрированные) // Гос. ком. Рос. Федерации по рыболовству, ФГУП «ТИНРО-Центр». Владивосток. 54 с.

Сандер М. 2002. Техническое оснащение аквариума // М.: Астрель, АСТ. 256 с.

Сенников А.М., Матюшкин В.Б. 1996. Распределение и трофическое значение камчатского краба на ранних стадиях онтогенеза в прибрежье Мурмана // Биопромысловые и экономические вопросы мирового рыболовства. Вып. 3–4. С. 20–26.

Сенников А.М., Матюшкин В.Б. 2013. Долгосрочные изменения в составе прибрежных группировок камчатского краба Западного Мурмана // Биологические ресурсы промысла у берегов Мурмана: сб. науч. тр. Мурманск. С. 32–44.

Сенников А.М., Матюшкин В.Б. 2015. Влияние нелегальной добычи и запрета промысла на камчатского краба губы Ура Баренцева моря в 2001–2004 гг. // Пром. беспозвоночные. VIII Всерос. науч. конф. по промысловым беспозвоночным. Мат. докл. Калининград: КГТУ. С. 93–95.

Сенников А.М., Шацкий А.В. 2002. Промыслово-биологическая характеристика урагубской группировки камчатского краба // Сб. научн. тр.: Биоресурсы и аквакультура в прибрежных районах Баренцева и Белого морей. М. С. 98–109.

Слизкин А., Сафронов С. 2000. Промысловые крабы прикамчатских вод // Петропавловск-Камчатский: Изд-во «Северная пачифика». 180 с.

Соколов В.И. 2003. Распределение и некоторые особенности биологии массовых видов десятиногих ракообразных (Crustacea, Decapoda) в губе Териберка Баренцева моря // Сб. научн. тр.: Донные экосистемы Баренцева моря. / Ред. Соколов В.И. М.: ВНИРО. Т. 142. С. 77–91.

Соколов В.И., Ковачева Н.П. 2005. Камчатский краб Баренцева моря: изучение и воспроизводство // Рыбн. хоз-во. № 2. С. 60–62.

Соколов В.И., Ковачева Н.П. 2004. Состояние запасов камчатского краба в Баренцевом море. Перспективы промысла и развития промышленной аквакультуры // Рыбн. ресурсы. № 6. С. 40–42.

Соколов В.И., Милютин Д.М. 2006. Некоторые особенности поведения камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius 1851) в прибрежной зоне Баренцева моря в летний период // Зоол. журн. 85(1). С. 28–37.

Соколов В.И., Штрик В.А. 2003. Биоценотический анализ донного населения прибрежной зоны губы Териберка Баренцева моря и возможность его применения для оценки воздействия камчатского краба на экосистемы // Сб. научн. тр.: Донные экосистемы Баренцева моря / Ред. Соколов В.И. М.: ВНИРО. Т. 142. С. 6–24.

Состояние промысловых ресурсов Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна. Материалы к прогнозу общего вылова гидробионтов на 2020 год // Издание (№ 13) Отдел бассейновых промысловых прогнозов и регулирования промыслов (ТИНРО). Владивосток. 2020.

Спотт С. 1983. Содержание рыбы в замкнутых системах // М.: Легкая и пищевая промышленность. 192 с.

Степанов Д. 1986. Основы фильтрации и регенерации воды // Рыбоводство. № 3. С. 37–39.

Степанов Д.Н., Смирнов Б.П. 1999. Пилотная установка для получения посадочного материала камчатского краба // Рыбное хозяйство: Сер. Аквакультура: Информпакет «Аквакультура: проблемы и достижения». М.: ВНИЭРХ. Вып. 2. С. 10–14.

Тарвердиева М.И. 1976. Питание камчатского краба *Paralithodes camtschatica*, крабов-стригунов *Chionoecetes opilio* и *Ch. bairdi* в юго-восточной части Берингова моря // Биология моря. № 1. С. 41–48.

Тарвердиева М.И. 1974. Распределение и питание мальков камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* у западного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. Т. 99. Вып. 5. С. 54–62.

Тарвердиева М.И. 1978. Суточный ритм питания камчатского краба / Биология моря. № 3. 1978. С. 91–95.

Тертицкая А.Г., Борисов Р.Р., Ковачева Н.П. 2006б. Агрессивное поведение в разновозрастных группах красного болотного рака (*Procambarus clarkii*) при содержании в искусственных условиях // Тез. докл. VII Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным. Мурманск, 2006. М.: ВНИРО. С. 300–302.

Тертицкая А.Г., Борисов Р.Р., Ковачева Н.П. 2006а. Агрессивное поведение в разновозрастных группах гигантских пресноводных креветок (*Macrobrachium rosenbergii*) при содержании в искусственных условиях // Тез. докл. VII Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным. Мурманск, 2006. М.: ВНИРО. С. 298–300.

Тулупов Р.М., Ильин А.И., Шестерин И.С., Шахмурзов М.М. 1997. Природные цеолиты – адсорбенты токсикантов в рыбоводстве // Вестник ветеринарии. № 1. С. 80–88.

Тулупов Р.М., Шахмурзов М.М., Шестерин И.С. 1998. Природные цеолиты – экологический щит рыбоводства // Нальчик: Энтропос. 102 с.

Турский Ю.И., Филиппов И.В. 1967. Очистка производственных сточных вод. Л.: Химия. 332 с.

Тырин Д.В. 2011. Биотехнические основы содержания камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* и американского омара *Homarus americanus* в установках с замкнутым водоиспользованием // Дисс. ... канд. с.-х. наук. М.: Изд-во ВНИРО. 141 с.

Тырин Д.В., Ковачева Н.П. 2012. Содержание камчатского краба и американского омара в УЗВ // Докл. межд. науч.-практ. конф. М.: ГНУ ВНИИР. С. 301–303.

Тырин Д.В., Ковачева Н.П., Жигин А.В. 2010. Влияние температуры воды на уровень выделения аммонийного азота камчатским крабом и американским омаром // Рыбпром. № 4. С. 86–89.

Тырин Д.В., Ковачева Н.П., Жигин А.В. 2013. Содержание морских холодноводных ракообразных в установках с замкнутым водоиспользованием // Вопросы рыболовства. Т. 14. № 3(55). С. 478–486.

Тырин Д.В., Ковачева Н.П., Назарцева М.Ю. 2009. Влияние температуры воды и типа наполнителя на запуск биофильтра в холодноводных установках с замкнутым циклом водообеспечения для содержания ракообразных // Сб. тр. ВНИРО к 100-летию со дня рождения профессора А.Ф. Карпевич. М.: Изд. ВНИРО. Т. 148. С. 131.

Тырин Д.В., Ковачева Н.П., Нестерова Л.А., Назарцева М.Ю. 2007. Выбор наполнителя биофильтра в установках с замкнутым циклом водообеспечения для содержания морских холодноводных ракообразных // Материалы междунар. науч.-практ. конф.: Рациональное использование водных экосистем – перспективное направление реализации национального проекта «Развитие АПК». М.: ГНУ ВНИИР. С. 225–230.

Уитон Ф. 1985. Техническое обеспечение аквакультуры // М.: Агропромиздат. 528 с.

Ушакова М.В. 2001. Особенности личиночного цикла камчатского краба *Paralithodes camtschatica* и рака – отшельника *Pagurus pubescens* в прибрежных водах Западного Мурмана в 2000 г. // Матер. Межд. научн. конф. «Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем». Апатиты, 2001. С. 257–248.

Федосеев В.Я., Баранова Н.А. 1996. Гистоморфологическая характеристика гонад камчатского (*Paralithodes camtschatica*) и синего (*Paralithodes platypus*) крабов в нерестовый период. Владивосток: Тихоокеан. научн.-исслед. рыбохоз. центр. ВНИЭРХ. № 1292-рх 96. 13 с.

Федосеев В.Я., Григорьева Н.И. Воспроизводство камчатского краба *Paralithodes camtschatica* в заливе Посыета // Материалы II Регион. конф. студентов и аспирантов по актуальным проблемам морской биологии, экологии, биотехнологии. Владивосток: ДВГУ, 1999а. С. 153–154.

Федосеев В.Я., Григорьева Н.И. 2001а. Культивирование камчатского краба *Paralithodes camtschatica* (Tilesius, 1815) в заливе Посыета (залив Петра Великого, Японское море) // Изв. ТИНРО. Т. 128. № 2. С. 495–500.

Федосеев В.Я., Григорьева Н.И. 2001. Способ воспроизводства крабов (варианты). Патент 2174750 Россия, МПК⁷ А01К61/00. / № 98114577/13. Заявл. 20.06.2000, опубл. 20.10.2001.

Федосеев В.Я., Григорьева Н.И. 1999б. Способы выращивания крабов на искусственных сооружениях // Докл. Междунар. научн.-практ. конф. «Прибрежное рыболовство XXI век». Южно-Сахалинск: СахНИРО. С. 119–120.

Федосеев В.Я., Родин В.Е. 1986. Воспроизводство и формирование популяционной структуры камчатского краба // Динамика численности промысловых животных Дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. С. 35–46.

Фенюк В.Ф. 1945. Анализ содержимого желудков камчатского краба // Изв. ТИНРО. Т. 19. С. 71–78.

Хмелева Н.Н., Голубев А.П. 1984. Продукция кормовых и промысловых ракообразных (генеративная и экзувиальная) // Мн.: Наука и Техника. 216 с.

Хмелева Н.Н., Кулеш В.Ф., Алехнович А.В., Гигиняк Ю.Г. 1997. Экология пресноводных креветок // Мн.: Беларуская навука. 254 с.

Холодкевич С.В., Иванов А.В., Корниенко Е.Л., Куракин А.С. 2007. Способ биологического мониторинга окружающей среды (варианты) и система для его осуществления. Патент РФ № 2308720 С1, МПК G01N 33/18 (2006.01); G01N 21/17 (2006.01). Бюл. изобр., 2007 г. № 29.

Холодкевич С.В. 2007. Биоэлектронный мониторинг уровня токсичности природных и сточных вод в реальном времени // Экологическая химия. В. 16. № 4. С. 223–232.

Холодкевич С.В., Шумилова Т.Е., Федотов В.П. 2000. О возможности биоманипулирования путем использования популяции речного рака в качестве регулятора первичной продукции в пресноводном гидробиоценозе. / Тр. Экологического конгресса «Новое в экологии и безопасности жизнедеятельности». Ч. 2 // СПб. С. 389–392.

Хуфтаммер М.К., Кузьмин С.А., Ольсен С. 1997. Исследования камчатского краба, акклиматизированного в Северо-Восточной Атлантике // Рыбное хозяйство. Сер. Аквакультура: обзорная информация. М.: ВНИЭРХ. Вып. 8. С. 3–14.

Цукерзис Я.М., Шаштоякс И.А., Тамкявичене Е.А., Мицкенене Л.М. 1977. Каннибализм у широкопалого рака // Тр. АН Литовской ССР. Серия В. Т. 3. Вып. 79. С. 97–103.

Челбуков В.П. 2000. Морской музей – океанариум // ТИНРО – 75 лет (от ТОНС до ТИНРО-Центра): Сб. статей. Владивосток. С. 296–300.

Шагинян Э.Р. 2009. Методические рекомендации по определению видового состава крабов и возможности их возвращения в среду обитания в прикамчатских водах // Петропавловск-Камчатский: ФГУП КамчатНИРО. С. 15–22.

Шакула Л.А., Ковачева Н.П., Назарцева М.Ю., Тимофеева Ю.В. 2008. Выделение аммонийного азота камчатским крабом *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) на различных этапах жизненного цикла при культивировании. // Тез. докладов Третьей Межд. науч.-практич. конф. «Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки». Владивосток, ТИНРО-Центр. С. 271–272.

Эпельбаум А.Б. 2002. Афагия глаукотоз камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) // VI Всероссийская конф. по промысловым беспозвоночным: Тез. докл. М.: Изд-во ВНИРО. С. 67–69.

Эпельбаум А.Б. 2004. Питание камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) на ранних стадиях онтогенеза в искусственных условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 24 с.

Эпельбаум А.Б., Борисов Р.Р. 2006. Реакция на свет в раннем онтогенезе камчатского краба // Сборник материалов Междунар. конф. «Современное состояние популяции крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами». Мурманск. С. 113–116.

Эпельбаум А.Б., Ковачева Н.П. 2003. Исследование рационов личинок камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) при культивировании в установках с замкнутым циклом водоиспользования // Матер. межд. симпоз. «Холодноводная аквакультура: старт в 21 век». М.: ФГНУ «Росинформагротех». С. 182–183.

Яковлев С.В., Воронов Ю.В. 1975. Биологические фильтры // М.: Стройиздат. 136 с.

Aagaard A. 1996. In situ variations in heart rate of the shore crab *Carcinus maenas* in relation to environment factors and physiological condition // Marine Biology. V. 125. P. 765–772.

Abrunhosa F.A., Kittaka J. 1997a. 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* // Fisheries Science. Tokyo. V. 63. № 6. P. 923–930.

Abrunhosa F.A., Kittaka J. 1997b. Morphological changes in the midgut, midgut gland and hindgut during the larval and postlarval development of the red king crab, *Paralithodes camtschaticus* // Fisheries Science. Tokyo. V. 63. № 5. P. 746–754.

Anger K. 1983. Moulting cycle and morphogenesis in *Hyas araneus* larvae (Decapoda, Majidae), reared in the laboratory // Helgoländer wiss. Meeresunters. № 36. P. 285–302.

Anger K. 1987. The Do threshold: a critical point in the larval development of Decapod Crustaceans // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. № 108. P. 15–30.

Anger K. 1989. Growth and exuvial loss during larval and early juvenile development of the hermit crab *Pagurus bernhardus*, reared in the laboratory // Marine Biology. № 103. P. 503–511.

Anger K. 2001. The biology of decapod crustacean larvae // Crustacean Issue, Balkema Publ., Lisse. V. 14. 405 p.

Anger K., Dietrich A. 1984. Feeding rate and growth efficiencies *Hyas araneus* L. larvae (Decapoda: Majidae) reared in the laboratory // J. Exp. Biol. Ecol. V. 77. P. 169–181.

Anger K., Hayd L. 2010. Feeding and growth in early larval shrimp *Macrobrachium amazonicum* from the Pantanal, southwestern Brazil // Aquat. Biol. V. 9. № 3. P. 251–261.

APEC Fisheries Working Group. 1999. Air shipment of Live and Fresh Fish and Seafood Guidelines // First Coastal Corporation. Singapore. Access mode: http://www.nmfs.noaa.gov/trade/APEC_Air.pdf – Free. 184 p.

Baiesco M. 1967. Crustacea // Fauna republicii Romania. V. 4. № 5. 292 p.

Barrento S., Marques A., Vaz-Pires P., Nunes M.L. 2009. Live shipment of immersed crabs *Cancer pagurus* from England to Portugal and recovery in stocking tanks: Stress parameter characterization // ICES J. Mar. Sci. V. 67. P. 435–443.

Barria E.M., Pradenas M.A., Jara C.G. 2010. Effects of substratum and conspecific adults on the development and metamorphosis of *Acanthocyclus hassleri* (Brachyura: Bellidae) megalopae under laboratory conditions // Rev. Biol. Mar. Oceanogr. V. 45. № 3. P. 407–414.

Berkes F. 1975. Some aspects of feeding mechanisms of euphausiid crustaceans // Crustaceana. V. 29. № 3. P. 266–270.

Bernasconi C.J., Uglow R.F. 2011. Purineolytic capacity response of *Nephrops norvegicus* to prolonged emersion: an ammonia detoxification process // Aquat. Biol. V. 11. P. 263–270.

Bigford T.E. 1978. Effect of several diets on survival, development time and growth of laboratory-reared spider crab, *Libinia emarginata*, larvae // Fishery Bull. Natl. Mar. Fish. Serv. U.S. V. 76. P. 59–64.

- Blau S.F.** 1992. Kodiak kings in a SAK // Alaska's Wildlife. № 2. V. 24. P. 26–27.
- Blau S.F., Byersdorfer S.C.** 1994. Sausage-shaped artificial collector developed in Alaska to study young-of-the year red king crabs // Bull. Mar. Sci. V. 55. P. 113–118.
- 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* // Abstr. of the 9th Int. Conf. on Lobster Biology and Management. Bergen, Norway. P. 84–85.
- Bouvier L.** 1896. Sur la classification des Lithodines // Annales des sciences naturelles.- Zoologie. Ser. 8. T. 18. P. 72–77.
- Brick R.W.** 1974. Effects of water quality, antibiotics, phytoplankton and food on survival and development of larvae of *Scylla serrata* (Crustacea: Portunidae) // Aquaculture. V. 3. P. 231–244.
- Bright D.B.** 1967. Life histories of the king crab, *Paralithodes camtschatica*, and the tanner crab, *Chionoecetes bairdi*, in Cook Inlet, Alaska.-Ph.D. thesis, University of Southern California, Los Angeles, California. P. 1–265.
- Broderick A.C., Godley B.J.** 1999. Effect of tagging marine turtles on nesting behavior and reproductive success // Animal Behaviour. V. 58. P. 587–591.
- Brodersen C.C., Rounds P.M., Badcock M.M., Shirley T.C., Paul A.J.** 1990. Diet influences cannibalism in laboratory- held juvenile red king crabs (*Paralithodes camtschatica*) // Proc. Int. Symp. on King and Tanner Crabs. Alaska: Anchorage. P. 377–382.
- Calcagno J.A., Lovrich G.A., Thatje S. et al.** 2005. First year growth in the lithodids *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* reared at different temperatures // J. Sea Res. V. 54. № 3. P. 221–230.
- Campbell G.R., Fielder D.R.** 1987. Occurrence of a prezoaea in two species of commercially exploited portunid crabs (Decapoda, Brachyura) // Crustaceana. № 52(2). P. 202–206.
- Castro A.L.F., Rosa R.S.** 2005. Use of natural marks on population estimates of the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*, at Atol das Rocas Biological Reserve, Brazil // Environmental Biology of Fishes. V. 72. P. 213–221.
- Chang E.S.** 1985. Hormonal Control of Molting in Decapod Crustacea // American Zoologist. V. 25. P. 179–185.
- Chang E.S.** 1995. Physiological and biochemical changes during the molt cycle in decapod crustaceans: an overview // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. № 193. P. 1–14.
- Chang E.S.** 2005. Stressed-out lobsters: crustacean hyperglycemic hormone and stress proteins // Integ. Comp. Biol. V. 45. P. 43–50.
- Chang E.S., Chang S.A., Keller R., Reddy P.S., Snyder M.J., Spees J.L.** 1999. Quantification of stress in lobsters: Crustacean hyperglycemic hormone, stress proteins, and gene expression // Am. Zool. V. 39. P. 487–495.
- Chang S., Donald M.D.** 2011. Regulation of crustacean molting: A review and our perspectives / S. Chang, E. // General and comparative endocrinology. № 172. P. 323–330.
- Charmantier-Daures M., Vernet G.** 2004. Moulting, autotomy, and regeneration // The Crustacea. Traite zoologie. Leiden: Brill. V. 7. P. 161–255.
- Christiansen M.E., Costlow J.D.** 1982. Ultrastructural study of the exoskeleton of the estuarine crab *Rhithropanopeus harrisi*: effect of the insect growth regulator Dimilin (Diflubenzuron) on the formation of the larval cuticle // Marine Biology. № 66. P. 217–226.

Codex Alimentarius. 1983. Recommended International Code of Practice for Crabs // Codex Alimentarius Commission. – Updated up to the 35th Session of the Codex Alimentarius Commission. – 2012. – Access mode: <http://www.codexalimentarius.net/gsaonline/additives/details.html?id=124> – Free.

D'Abramo, L.R., Conklin, D.E., Akiyama D.M. 1997. Crustacean Nutrition // World Aquaculture Society. V. 6. 587 p.

Danford A.R., Hagerman L., Uglow R.F. 2002. Effects of emersion and elevated haemolymph ammonia on haemocyanin-oxygen affinity of *Cancer pagurus* // Mar. Biol. V. 141. P. 1019–1027.

DeFur P.L., Pease A., Siebelink A., Elfers S. 1988. Respiratory responses of blue crabs *Callinectes sapidus* to emersion // Comp. Biochem. Physiol. A. V. 98. P. 97–101.

Depledge M.H. 1984. Photoplethysmography – a non-invasive technique for monitoring heart beat and ventilation rate in Decapod Crustaceans // Comp. Biochem Physiol. V. 77A. P. 369–371.

Depledge M.H., Andersen B.B. 1990. A computer-aided physiological monitoring system for continuous, long-term recordings of cardiac activity in selected invertebrates // Biochem. Physiol., 1990. V. 96A. P. 474–477.

Dew C.B. 1990. Behavioral ecology of podding red king crab, *Paralithodes camtschatica* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 47. №10. P. 73–83.

Dillaman R.M., Roer R., Shafer T., Modla S. 2013. The Crustacean Integument: Structure and Function / Functional Morphology and Diversity. Natural History of Crustacea (Book 1) // Oxford University Press. P. 140–166.

Donaldson W.E., Beyersdorfer S.C., Pengilly D., Blau S.F. 1992. Growth of red king crab, *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815), in artificial habitat collectors at Kodiak, Alaska // J. Shellfish Res. V. 11. № 1. P. 85–89.

Donaldson W.E., Byersdorfer S., Blau S.F. 1991. Use of artificial collectors to study grows of small red king crab // J. Shellfish Res. V. 10. P. 305.

Drach P. 1939. Mue et cycle d'intermue chez les crustacés décapodes // Annls. Inst. Oceanogr. Monaco. V. 19. P. 103–391.

Drach P., Tchernigovtzeff C. 1967. Sur la methode de determination des stades d'intermue et son application generale aux crustacés // Vie Milieu. Ser. A, Biol. Marine. V. 18. P. 595–609.

Duffy E.J., Thiel M. 2007. Evolutionary ecology of social and systems: Crustaceans as model organisms // Oxford: Univ. Press. 502 p.

Ellington W.R. 1983. The recovery from anaerobic metabolism in invertebrates // J. Exp. Zool. V. 228. P. 431–444.

Elorza A. Dupré E. 1996. Determinación de los estados del ciclo de muda de la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis* Milne Edwards, 1837) // Invest. Mar. Valparaíso. V. 24. P. 67–76.

Epelbaum A.B., Borisov R.R., Kovatcheva N.P. 2006. Early development of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* from the Barents Sea reared in the laboratory: morphology and behavior // J. Mar. Biol. Ass. UK. V. 86. № 2. P. 317–333.

Epelbaum A.B., Borisov R.R., Kovatcheva N.P. 2007a. Ontogeny of light response in the early life history of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Anomura: Lithodidae) // Mar. Freshwater Behav. Phys. V. 40. № 1. P. 33–42.

Epelbaum A.B., Borisov R.R., Parshin-Chudin A.V., Kovatcheva N.P. 2007b. Russian study examines behavior of red king crab postlarvae // Glob. Aquacult. Advocate. V. 10. № 2. P. 82–83.

Epelbaum A.B., Borisov, R.R. 2006. Feeding behavior and functional morphology of the feeding appendages of red king crab *Paralithodes camtschaticus* larvae // Mar. Biol. Res. V. 2. № 2. P. 77–88.

Epelbaum A.B., Kovatcheva N.P. 2005. Daily food intakes and optimal food concentrations for red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) larvae fed *Artemia* nauplii under laboratory conditions // Aquaculture Nutrition. V. 11. № 6. P. 455–462.

Fanjul-Moles M.L. 2006. Biochemical and functional aspects of crustacean hyperglycemic hormone in decapod crustaceans: Review and update // Comp. Biochem. Physiol. C-Toxicol. Pharmacol. V. 142. P. 390–400.

Feder H.M., Paul A.J. 1981. Food of the king crab *Paralithodes camtschatica* and the dungeness crab *Cancer magister* in Cook Inlet, Alaska.-Proceedings of the National Shellfisheries Association. V. 70. P. 240–246.

Felder D.L., Martin J.W., Goy J.W. 1985. Patterns in early postlarval development of Decapods // Crustacean Issues 2; Larval Growth / A.M. Wenner (ed.). Rotterdam: Balkema. P. 163–225.

Felgenhauer B.E. 1992. External anatomy and integumentary structures // Microscopic Anatomy of Invertebrates. V. 10: Decapod Crustacea / F.W. Harrison, A.G. Humes (eds). New York: Wiley-Liss. P. 7–43.

Fitzgerald T.P., Forward R.B.J., Tankersley R.A. 1998. Metamorphosis of the estuarine crab *Rhithropanopeus harrisi*: effect of water type and adult odor // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 165. P. 217–223.

Floreto E.A.T., Prince, D.L., Brown, P.B., Bayer, R.C. 2000. The biochemical profiles of shell-diseased American lobsters, *Homarus americanus* // Aquaculture. V. 188. P. 247–262.

Fotedar S., Evans L. 2011. Health management during handling and live transport of crustaceans // J. Invert. Pathol. V. 106. P. 143–152.

Fotedar S., Evans L., Jones B. 2006. Effect of holding duration on the immune system of western rock lobster, *Panulirus Cygnus* // Comp. Biochem. Physiol. A. V. 143. P. 479–487.

Fotedar S., Tsvetnenko E., Evans L. 2001. Effect of air exposure on the immune system of the rock lobster *Panulirus Cygnus* // Mar. Freshw. Res. V. 52. P. 1351–1355.

Freese L.J., Babcock M.M. 1989. The utility of artificial substrate collection devices to determine time and location of red king crab (*Paralithodes camtschatica*) glaucothoe settling in Auke Bay, Alaska // Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs. Anchorage, Alaska, USA. P. 119–131.

Freeman J.A. 1993. The crustacean epidermis during larval development // The crustacean integument. Morphology and biochemistry / M. N. Horst, J. A. Freeman (eds), - Boca Raton, FL: CRC Press. P. 193–219.

Freeman J.A., Costlow J.D. 1980. The molt cycle and its hormonal control in *Rhithropanopeus harrisi* larvae // Roux's Archives of Dev. Biol. №74. P. 479–485.

Gao S., Zou D. 1994. Toxicity of nitrite to the larvae of *Penaeus penicillatus* // J. Oceanogr. Taiwan Strait. V. 13. № 3. P. 236–239.

Giménez A.V.F., Garcia-Carreño F.L., Del Toro M.A.N., Fenucci J.L. 2002. Digestive proteinases of *Artemesia longinaris* (Decapoda, Penaeidae) and relationship with molting // Comparative Biochemistry and Physiology B Biochemistry and Molecular Biology. № 132. P. 593–598.

Giomi F., Raicevich S., Giovanardi O., Pranovi F., DiMuro P., Beltramini M. 2008. Catch me in winter! Seasonal variation in air temperature severely enhances physiological

stress and mortality of species subjected to sorting operations and discarded during annual fishing activities // *Hydrobiologia*. V. 606. P. 195–202.

Golikov A.N., Skarlato O.A. 1973. Method for indirectly defining optimum temperatures of inhabitancy for marine cold blooded animals // *Mar. Biol.* V. 20. № 1. P. 1–5.

Gosselin T., Sainte-Marie B., Jean-Marie S. 2007. Individual identification of decapod crustaceans II: natural and genetic markers in snow crab (*Chionoecetes opilio*) // *Journal of crustacean biology*. V. 27. № 3. P. 399–403.

Grellier K., Hammond P.S., Wilson B., Sanders-Reed C.A., Thompson P. M. 2003. Use of photo-identification data to quantify mother calf association patterns in bottlenose dolphins // *Canadian Journal of Zoology*. V. 81. P. 1421–1427.

Guerao G., Abello P. 1996. Morphology of the prezoa and first zoea of the deep-sea spider crab *Anamathia rissoana* (Brachyura, Majidai, Pisinai) // *Scientia Marina* (Barcelona). V. 60. P. 245–51.

Gueraoa G., Rotlanta G., Anger K. 2010. Characterization of larval moulting cycles in *Maja brachydactyla* (Brachyura, Majidae) reared in the laboratory // *Aquaculture*. V. 302. Iss. 1–2. P. 106–111.

Harms J. 1992. Larval development and delayed metamorphosis in the hermit crab *Clibanarius erythropus* (Latreille) (Crustacea, Diogenidae) // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 156. P. 151–160.

Hartnoll R.G. 1985. Growth, sexual maturity and reproductive output // *Crustacean Issues* 3; Factors in adult growth / A. M. Wenner (ed.). Rotterdam: Balkema. P. 101–128.

Hartnoll R.G. 2001. Growth in Crustacea – twenty years on // *Hydrobiologia*. № 449 (1–3). P. 111–122.

Harvey A.W. 1993. Larval settlement and metamorphosis in the sand crab *Emerita talpoida* (Crustacea: Decapoda: Anomura) // *Mar. Biol.* V. 117. P. 575–581.

Hayd L.A., Anger K., Valenti W.C. 2008. The moulting cycle of larval Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* reared in the laboratory // *Nauplius*. V. 16. № 2. P. 55–63.

Hill B.J., Wassenberg T.J. 1992. Preferences and amount of food eaten by the prawn *Penaeus esculentus* over the moult cycle // *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*. № 43. P. 727–735.

Hoffman E.G. 1968. Description of laboratory-reared larvae of *Paralithodes platypus* (Decapoda, Anomura, Lithodidae) // *J. Fish. Res. Bd. Can.* № 3. V. 25. P. 439–455.

Holdich D.M. 2001. *Biology freshwater crayfish* // Blackwell Science, Oxford. 720 p.

Horst M. 1993. The crustacean integument. Morphology and biochemistry // M. Horst, J. Freeman (eds). CRC Press, Boca Raton, Florida. 231 p.

Hsu C.C. 1987. Spatial and temporal distribution patterns of female red king crabs in the southeastern Bering Sea // Ph.D. University of Washington. Seattle. 229 p.

Incze L.S., Paul A.J. 1983. Grazing and predation as related to energy needs of stage I zoeae of the tanner crab *Chionoecetes bairdi* (Brachyura, Majidae) // *Biol. Bull.* V. 165. P. 197–208.

Iyaparaj P., Ramassubburayan R., Navin Chandran M., Prakash S., Palavesam A. 2011. Biochemical changes in Rock lobster *Panulirus homarus* during live transportation process // *World Journal of Fish and Marine Sciences*. V. 3. P. 427–434.

Jewett S.C., Feder H.M. 1982. Food and feeding habits of the king crab *Paralithodes camtschatica* near Kodiak Island // *Alaska. – Marine Biology*. V. 66. P. 243–250.

James P., Vasilyev R., Siikavuopio S., Kovatcheva N., Samuelsen T. A., Mundheim H., et al. 2013. The effects of varying the percentage of herring versus salmon protein in

manufactured diets on the survival, meat content, hepatosomatic index and meat sensory quality of adult red king crab *Paralithodes camtschaticus* held in captivity // Aquaculture. V. 416–417. P. 390–395.

Jobling, M., Arnesen, A-M., Befey, T., Carter, C., Hardy, R., LeFrancois, N., Keefe, R., Koskela, J., Lamarre, S. 2010. The Salmonids (Family: Salmonidae) // Finfish Aquaculture. – P. 234–288.

Johnson I., Uglow R.F. 1985. Some effects of aerial exposure on the respiratory physiology and blood chemistry of *Carcinus maenas* (L.) and *Liocarcinus puber* (L.) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 94 P. 151–165.

Kaestner A. Invertebrate Zoology. V. III. Crustacea // New York Interscience Publ, 1980. 523 p.

Karinen J.F., Rice S.D. 1974. Effects of prudhoe bay crude oli on molting tanner crabs, *Chionoecetes bairdi* // Mar. Fish. Rev. V. 36. P. 31–37.

Kawai T. 1940. Culture of young-crab stages of the king crab *Paralithodes camtschaticus* // Ten-day report of Hokkaido Fisheries Experiment Station. V. 469. P. 143–144.

Kholodkevich S.V., Fedotov V.P., Kuznetsova T.V., Ivanov A.V., Kurakin A.S., Kornienko E.L. 2007. Fiber-optic remote biosensor systems for permanent biological monitoring of the surface waters quality and bottom sediments in the real time // International Council for the Exploration of the Sea, Helsinki, Finland. Access mode: <http://www.ices.dk/products/CMdocs/CM-2007/I/I-2007.pdf> – free. 15 p.

Kholodkevich S.V., Ivanov A.V., Kurakin A.S., Kornienko E.L., Fedotov V.P. 2008. Real time biomonitoring of surface water toxicity level at water supply stations // Journal of Environmental Bioindicators. V. 3. № 1. P. 23–34.

Konishi K., Quintana R. 1987. The larval stages of *Pagurus brachiomastus* (Thallwi, 1892) (Crustacea, Anomura) reared in the laboratory // Zoological Science. № 4. P. 349–365.

Kovatcheva N., Epelbaum A. 2003. Study on the early development of laboratory reared red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in a recycling water system. Extended Abstract and Short Communications, Aquaculture Europe 2003. Special publication № 33. P. 232.

Kovatcheva N.P. 2005. Crustacean cultivation in artificial conditions: Promising trends in aqua- and mariculture in Russia // Abstr. of contributions presented at North Pacific Marine Science Organization Fourteenth Annual meeting. Vladivostok. P. 69–70.

Kovatcheva N.P. 2001. Observations on rearing red king crab, *Paralithodes camtschaticus* zoea and glaucothoe in a recycling water system // Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics. Anchorage, Alaska, USA. P. 273–282.

Kovatcheva N.P. 2006. Red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) reproduction and cultivation in artificial conditions in Russia // B. G. Stevens (ed.) Proceedings of the Alaskan Crab Stock Enhancement and Rehabilitation Workshop, Kodiak, Alaska. Sea Grant Report. No. AK-SG-07–01. P. 8–18.

Kovatcheva N.P., Borisov R.R., Parshin-Chudin A.V., Lebedev R.O., Pechonkin D.S. 2013. Culture systems in the coastal complexes which are used in the process of red king crab artificial reproduction in Russia // LARVI'13-Fish & shellfish larviculture symposium, C.I. Hendry (Editor), Laboratory of Agruaculture &Artemia Reference Centr, Ghent University, Belgium. P. 223–226.

Kovatcheva N.P., Epelbaum A.B., Kalinin A.V., Borisov R.R. et al. 2006. Early life history stages of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) // Biology and culture. – Moscow: VNIRO Publishing. 116 p.

- Kruse G.H.** 1993. Biological perspective on crab management in Alaska // Proc. Int. Symp. Manag. Strat. Exploat. Popul. Alaska Sea Grant College Progr. Rpt. 93 – 02. Fairbanks: Univ. of Alaska. P. 355–384.
- Kuhl H., Mann H.** 1962. Modellversuche zum Stoffhaushalt in Aquarien bei verschiedenen Salzgehalt // Kiel Meeresforsch. №18. S. 89–92.
- Kurata H.** 1964. Larvae of decapods Crustacea of Hokkaido. 6. Lithodidae (Anomura) // Bulletin of the Hokkaido Regional Fisheries Research Laboratory. V. 29. P. 49–66.
- Kurata H.** 1959. Studies on the larva and postlarva of *Paralithodes camtschatica*. I. Rearing of the larvae, with special reference to the food of the zoea // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. V. 20. P. 76–83.
- Kurata H.** 1960a. Studies on the larva and postlarva of *Paralithodes camtschatica*. II. Feeding habits of the zoea // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. V. 21. P. 1–8.
- Kurata H.** 1960b. Studies on the larva and postlarva of *Paralithodes camtschatica*. III. The influence of temperature and salinity on the survival and growth of the larvae // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. V. 21. P. 9–14.
- Kurup N.G.** 1964. The intermolt cycle of an anomuran, *Petrolisthes cinctipes* Randall Crustacea-Decapoda // Biol. Bull. V. 127. P. 97–107.
- Kuzmin S.A., Olsen S.** 1994. Barents Sea king crab (*Paralithodes camtschaticus*). The transplantation experiments were successful. ICES CM. K: 12. 12 p.
- Lipcius W.F., Herrnkind W.F.** 1982. Molt cycle alterations behavior, feeding and diel rhythms of a decapod crustacean the spiny lobster *Panulirus argus* // Mar. Biol. V. 68. № 3. P. 241–252.
- Listerman L.R., Deskins J., Bradacs H., Cooper R.L.** 2000. Heart rate within male crayfish: social interactions and effects of 5-HT // Comparative Biochemistry and Physiology. V. 125A. P. 251–263.
- Loher T., Armstrong D.A.** 2000. Effects of habitat complexity and relative larval supply on the establishment of early benthic phase red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) populations in Auke Bay, Alaska // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 245. P. 83–109.
- Lorenzon S., Giulianini P.G., Libralato S., Martinis M., Ferrero E.A.** 2008. Stress effect of two different transport systems on the physiological profiles of the crab *Cancer pagurus* // Aquaculture. V.278. P. 156–163.
- Lorenzon S., Giulianini P.G., Martinis M., Ferrero E.A.** 2007. Stress effect of different temperatures and air exposure during transport on physiological profiles in the American lobster *Homarus americanus* // Comp. Biochem. A. V. 147. P. 94–102.
- Love D., Thomas R., Moles A. Bitter** 1996. Crab hemolymph studies: indications of host physiological condition / D. Love, R. Thomas, A. Moles // Alaska Sea Grant College Program, AK-SG-96-02. P. 449–611.
- Lyons C., Eckert G., Stoner A.W.** 2016. Influence of temperature and congener presence on habitat preference and fish predation in blue (*Paralithodes platypus* Brandt, 1850) and red (*P. camtschaticus* Tilesius, 1815) king crabs (Anomura: Lithodidae) // J. Crust. Biol. V. 36. Iss. 1. P. 12–22.
- MacIntosh R., Otto R., Fukuyama A.** 1979. Size at sexual maturity and incidence of partial clutches in female king crab (*Paralithodes camtschatica* and *P. platypus*) and Tanner crab (*Chionoecetes bairdi*, *C. opilio* and *C. bairdi* x *C. opilio*) in the southeastern Bering Sea in 1975–1979. Intern. Pacific. Fish. Comm. Document Ser. № 2245. 7 p.
- Magnum C.P.** 1992. Physiological aspects of molting in the blue crab *Callinectes sapidus*. // American Zoologist. № 32. P. 459–469.

Malmin Ø. 2008. Norwegian-Americans in the King Crab Fishery // Access mode: https://bora.uib.no/bitstream/handle/1956/2929/45431498.pdf;jsessionid=7DE42D84294609813781C88447C10515.bora-uib_worker?sequence=1 – free.

Mantelatto F.L.M. 2001. Natural feeding activity of the crab *Callinectes ornatus* (Portunidae) in Ubatuba Bay (São Paulo, Brazil): influence of season, sex, size and molt stage / F. L. M. Mantelatto, R. A. Christofoletti // Marine Biology. № 138. P. 585–594.

Marukawa H. 1933. Biological and fishery research on Japanese king crab, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // Journ. Imp. Fish. Exp. Stat. Tokyo. № 4. V. 37. 152 p.

Matsuura S., Takeshita K. 1990. Longevity of red king crab, *Paralithodes camtschatica*, revealed by long-term rearing study // Proc. Int. Symp. on King and Tanner Crabs. Anchorage, USA. P. 181–188.

Matsuura S., Takeshita K., Fujita H., Kawasaki S. 1972. Reproduction and fecundity of the female king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius), in the waters off western Kamchatka – II. Determination of the fecundity based on the counts of the ovarian eggs and of the spawned eggs attached to pleopod // Bull. Far Seas Fish. Res. Lab.. № 6. P. 169–190.

McLay C.L. 2015. Moulting and growth in Brachyura // The Crustacea, Treatise on Zoology – Anatomy Taxonomy, Biology. № 9(2). P. 245–316.

McMahon J.W. 1965. Some physical factors influencing the feeding behavior of *Daphnia magna* Straus. // Canad. J. Zool. № 4. V. 43. P. 603–611.

McMurray G., Vogel A.H., Fishman P.A. et al. 1986. Distribution of larval and juvenile red king crabs (*Paralithodes camtschatica*) in Bristol Bay // Outer Continental Shelf Environmental Assessment Program. Report No. 53. NOAA Office of Marine Pollution Assessment. Alaska Office, Anchorage, AK. P. 267–477.

Medesani D., Cervino C., Ansaldo M., Rodríguez E. 2011. Effects of parathion on cardiac rate, ventilator frequency and hemolymphatic gas levels in the estuarine crab *Neohelice granulata* (Decapoda, Brachyura) // J. of Toxicology and Environmental Health Sciences. V. 3(3). P. 74–79.

Midling, K.O., Aas K., Isaksen B., Pettersen, J., Joergensen S.H. 1998. A new design in transportation and net cage technology for live seafood and aquacultural purposes // ICES Council Meeting Theme session on Farming Marine Fish Beyond the Year 2000: Technological Solutions for Biological Challenges. – Copenhagen (Denmark). P. 7.

Mikami S. 2005. Moulting behaviour responses of bay lobster, *Thenus orientalis*, to environmental manipulation // New Zealand J. of Mar. and Fresh. Res. №39. P. 287–292.

Minagawa M., Murano M. 1993. Larval feeding rhythms and food consumption by the red frog crab *Ranina ranina* (Decapoda, Raninidae) under laboratory conditions // Aquaculture. V. 113. №3. P. 251–260.

Mohamed M.P., Devaraj M. 1997. Transportation of live finfishes and shellfishes // Transportation of live finfishes and shellfishes. V. 66. P. 43.

Morris S., Oliver S. 1999. Circulatory, respiratory and metabolic response to emersion and low temperature of *Jasus edwardsii*: simulation studies of shipping methods // Comp. Biochem. Physiol. A. V. 122. P. 299–308.

Mortensen A. 1995. King crab is the best crustacean prospect // Fish Farm. Intern. V. 22. № 9. P. 50–51.

Mortensen A., Damsgard B. 1996. Growth, mortality, and food preference in laboratory – reared juvenile king crab (*Paralithodes camtschaticus*) // High latitude crabs: biol., manag., econ. Alaska Sea Grant College Progr. Rpt. 96 – 02. Fairbanks: Univ. of Alaska. P. 665–674.

Mykles D.L., Skinner D.M. 1982. Crustacean muscles: atrophy and regeneration during molting., in Basic Biology of Muscles: A Comparative Approach, Twarog, B.M., Levine, R.J.C., and Dewey, M.M., Eds., Raven Press, New York. P. 337.

Nakanishi T. 1987. Rearing conditions of eggs, larvae, and postlarvae of king crab *Paralithodes camtschaticus* // Bull. Jpn. Sea Nat. Fish. Res. Inst.. V. 37. P. 57–161.

Nakanishi T., Kuwatani Y., Kahata H. 1974. The relationship between carapace length and body weight of the larvae and post larvae of *Paralithodes camtschaticus* // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.. V. 40. P. 32–37.

Nakanishi T., Naryu M. 1981. Some aspects of large-scale rearing of larvae and post-larvae of the king crab (*Paralithodes camtschatica*) // Bull. Japan Sea Reg. Fish. Res. Lab.. V. 32. P. 39–47.

Neufeld D.S., Cameron J.N. 1994. Mechanism of the net uptake of water in moulting blue crabs (*Callinectes sapidus*) acclimated to high and low salinities // J. of Experimental Biology. № 188. P. 11–23.

New M.B., Valenti, W.C. 2000. Freshwater prawn culture. The farming of *Macrobrachium rosenbergii* // Nottingham: Blackwell Sci.. 443 p.

O'Connor N.J. 1991. Flexibility in timing of the metamorphic molt by fiddler crab megalopae *Uca pugnator* // Mar. Ecol. Prog. Ser.. V. 68. P. 243–247.

Orensanz L.M., Armstrong J., Armstrong D., Hilborn R. 1998. Crustacean resources are vulnerable to serial depletion – the multifaceted decline of crab and shrimp fisheries in the Greater Gulf of Alaska // Reviews in Fish Biology and Fisheries. № 8. P. 117–176.

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.

Orlov Y.I., Karpevich A.F. 1965. On the introduction of the commercial crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) into the Barents Sea // J. Couns. Per. Int. Expl. de la Mer.. – V. 156. – P. 59–61.

Otto R.S. 1986. Management and assessment of Bering sea king crab stocks. In North Pacific workshop on stock assessment and management of invertebrates // G. S. Jamieson and N. Bourne, eds.. – Can. Spec. Pub. Fish. Aquat. Sci. 92. P. 195–227.

Otto R.S., MacIntosh R.A., Cumminskey P.A. 1990. Fecundity and other reproductive parameters of female red king crab (*Paralithodes camtschatica*) in Bristol Bay and Norton Sound // In Proceedings of the international symposium on king and Tanner crabs, Univ. Alaska Sea Grant Report 90–04, Anchorage, AK. P. 65–90.

Paterson B.D., Spanoghe P.T. 1997. Stress indicators in marine decapod crustaceans, with particular reference to the grading of western rock lobsters (*Panulirus cygnus*) during commercial handling // Mar. Freshw. Res.. – V. 48. P. 829–834.

Paterson B.D., Spanoghe P.T., Davidson G.W., Hosking W., Nottingham S., Jussila J., Evans L.H. 2005. Predicting survival of western rock lobsters *Panulirus cygnus* using discriminant analysis of haemolymph parameters taken immediately following simulated handling treatments // J. Mar. Freshw. – Res. 39. – P. 1129–1143.

Patterson L., Dick J.T.A., Elwood R.W. 2007. Physiological stress responses in the edible crab, *Cancer pagurus*, to the fishery practice of de-clawing // Mar. Biol.. – V. 152. – P. 265–272.

Paul A.J., Paul J.M. 1990. Breeding success of sublegal size male red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (Decapoda, Lithodidae) // J. Shellfish Res. – V. 9. – P. 29–32.

Paul A.J., Paul J.M. 1980. The effect of early starvation on later feeding success of king crab zoea // J. Exp. Mar. Biol. Ecol.. – №2. – V. 44–3. – P. 247–251.

Paul A.J., Paul J.M., Coyle K.O. 1989. Energy sources for first-feeding zoea of king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) (Decapoda: Lithodidae) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol.. – №1. – V. 130. – P. 55–70.

Pellegrini N.C. Gamba A. L. 1985. Larval development of *Petrolisthes tonsorius* Haig, 1960 under laboratory conditions (Decapoda, Porcellanidae) // Crustaceana. – №49(3). – P. 252–267.

Pirtle, J. L. 2012. Habitat structure influences the survival and predator–prey interactions of early juvenile red king crab *Paralithodes camtschaticus* / J.L. Pirtle, G.L. Eckert, A.W. Stoner // Marine Ecology Progress Series. – №465. – P. 169–184.

Pirtle J.L., Stoner A.W. 2010. Red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) early postsettlement habitat choice: Structure, food, and ontogeny // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – №393. – P. 130–137.

Powell G.C., Nickerson R.B. 1965a. Reproduction of king crabs, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // J. Fish. Res. Bd. Canada. – V. 22 – №1.- P. 101–111.

Powell G.C., Shafford B., Jones M. 1972. Reproductive biology of young adult king crabs *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) at Kodiak Island, Alaska // Proc. Natl. Shellfish Assoc.. – V. 63. – P. 77–87.

Regnault M. 1969. Etude expérimentale de la nutrition d'Hippolyte inermis Leach (Décapode, Natantia) au cours de son développement larvaire, au laboratoire // Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. – №54. – P. 749–764.

Reynolds J.D. 2002. Growth and reproduction. // Biology of Freshwater Crayfish. / Ed. Holdich D.M. Oxford: Blackwell Sci.. – Ch. 4. – P. 635–670.

Ridgway I.D., Taylor A.C., Atkinson R.J.A., Stentiford G.D., Chang E.S., Chang S.A., Neil D.M. 2006. Morbidity and mortality in Norway lobsters, *Nephrops norvegicus*: physiological, immunological and pathological effects of aerial exposure // J. Exp. Mar. Biol. Ecol.. – V. 328. – P. 251–264.

Rosental H., Westernhagen H. 1976. Fischeaufzucht im seewasserkreislaufunter Kombination biologischer und chemischer Aufbereitungsverfahren (Ozonisierung) // Arbeitendes Deutschen Fischverbandes. – № 19. – S. 208–218.

H.E. Saelzer, R. Qwintana, R. Quinones 1986. Larval development of *Petrolisthes granulatus* (Guerin, 1835) (Decapoda: Anomura: Porcellanidae) under laboratory conditions // J. of Crustacean Biology. – 1986. – N 6 (4). – P. 804–819.

Sato S. 1958. Studies on larval development and fishery biology of king crab, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.. – P. 102.

Sato S., Tanaka S. 1949. Study on the larval stage of *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). I. About morphological research // Hokkaido Fish. Exp. Stat. Res. Rep.. – №1. – V. 1. – P. 7–24.

Scott D.K. 1978. Identification of individual Bewick's swans by bill patterns In, B. Stonehouse (ed.), Animal Marking: Recognition Marking of Animals in Research // London: Macmillan. – P. 160–168.

Shelton R.G.J., Laverack M.S. 1970. Receptor hair structure in the lobster *Homarus gammarus* // J. of Experimental Marine Biology and Ecology. – №4. – P. 201–210.

Schmidt K., Tarling G.A., Plathner N., Atkinson A. 2004. Moults cycle related changes in feeding rates of larval krill *Meganyctiphanes norvegica* and *Thysanoessa spp.* // Marine Ecology Progress Series. – №281. – P. 131–143.

Schmidtsdorff W. 1995. Fish meal and fish oil – not only by-products, in: Ruiter, A. (Ed.) // Fish and fishery products, composition, nutritive properties and stability. CAB INTERNATIONAL. – Wallingford, U.K. – P. 347–376.

Shimizu J. 1939. Outline of the rearing experiment on king crab zoea // Hokkaido Prefectural Fisheries Experimental Station. Ten-day Report. – №327. – 408 p.

Shields J.D. 2017. Collection techniques for the analyses of pathogens in crustaceans // J. of Crustacean Biology. – V. 37. – P. 753–763.

Shirley S.M., Shirley T.C. 1989. Interannual variability in density, timing and survival of Alaskan red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, larvae // Marine Ecology Progress Series. – V. 54. – P. 51–9.

Siegel P.K. 1984. Food-induced size-specific molt synchrony of the sand crab, *Emertina analoga* (Stimpson) // Biol. Bull. – V. 167. – P. 579–589.

Skinner D.M. 1962. The structure and metabolism of a crustacean integumentary tissue during a molt cycle // Biol. Bull. – V. 123. – P. 635–647.

Skinner D.M. 1985a. Interacting factors in the control of the crustacean molt cycle // American Zoologist. – №25. – P. 275–284.

Skinner D.M. 1985b. Molting and regeneration // The Biology of the Crustacea 9; Integument, Pigments, and Hormonal / D. E. Bliss, L. H. Mantel (eds). – New York: Academic Press. – P. 43–146.

Smith S.G., Chang E.S. 2007. Molting and growth // The blue crab *Callinectes sapidus* / V. S. Kennedy, L. E. Cronin (eds.). – Maryland Sea Grant College, College Park, Maryland. – P. 197–254.

Somerton D.A. 1985. The disjunct distribution of blue king crab, *Paralithodes platypus*, in Alaska: Some hypotheses // Proc. Internat. symp. on King Crab. Alaska: Anchorage, Univ. Alaska sea grant rep.. – №85. – P. 13–21.

Spanoghe P.T., Bourne P.K. 1997. Relative influence of environmental factors and processing techniques on *Panulirus cygnus* morbidity and mortality during simulated live shipments // Mar. Fresh. Res.. – V. 48. – P. 839–844.

Speed S.R., Baldwin J., Wong R.J., Wells R.M.G. 2001. Metabolic characteristics of muscles in the spiny lobster, *Jasus edwardsii*, and responses to emersion during simulated live transport // Comp. Biochem. Physiol. A. – V. 128. – P. 435–444.

Stevens B.G. 2003. Settlement, substratum preference, and survival of red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) glaucothoe on natural substrata in the laboratory // J. Exp. Mar. Biol. Ecol.. – V. 283. – P. 63–78.

Stevens B.G. 1990. Survival of king and Tanner crabs captured by commercial sole trawls // Fish. Bull.. – V. 88. – P. 731–744.

Stevens B.G., Kittaka J. 1998. Postlarval settling behavior, substrate preference, and time to metamorphosis for red king crab *Paralithodes camtschaticus* // Mar. Ecol. Prog. Ser. – V. 167. – P. 197–206.

Stevens B.G., MacIntosh R.A. 1986. Analysis of Crab Data from the 1985 NMFS Survey of the Northeast Bering Sea and Norton Sound NWAFSC Processed Report 86–16, September, 1986. Kodiak, AK: USDOC, NOAA, NMFS, Northwest and Alaska Fisheries Center, Kodiak Facility.

Stevens B.G., Munk J.E. 1990. A temperature dependent growth model for juvenile red king crab *Paralithodes camtschaticus*, in Kodiak, Alaska // Proc. Internat. symp. on King and Tanner Crabs. / Shirley T.C. et al. (Ed.) Alaska: Anchorage. – P. 293–304.

Stevens B.G., Munk J.E., Cummiskey P.E. 2001. A study on the utility of log piling structures as artificial habitats for red king crabs and other fauna // A report for the U.S. Army Corps of Engineers. Alaska: Kodiak, AK, National Marine Fish. Service, Alaska Fish. Sci. center Kodiak Fish. Res. Center. – 44 p.

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 // Aquac. Res. – V. 39. – P. 390–397.

Stevens B.C., Lovrich C.A. 2014. King Crabs of the World: Species and Distributions // King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management / B.C. Stevens (ed.). – CRC Press. – P. 1–30.

Stevens B.G. 2012. Feeding rate of juvenile red king crabs, *Paralithodes camtschaticus*, in the laboratory: effects of temperature, size, molting, and feeding frequency // Polar Biology. – №35. – P. 1791–1799.

Stevens B.G., Swiney K.M. 2005. 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.. – V. 321. – P. 1–11.

Stevenson J.R. 1985. Dynamics of the integument // The Biology of Crustacea 9; Integument, Pigments, and Hormonal / D.E. Bliss, L.H. Mantel (eds). – New York: Acad. Press.. – P. 1–42.

Stoner A.W. 2009. Habitat-mediated survival of newly settled red king crab in the presence of a predatory fish: Role of habitat complexity and heterogeneity // J. of Experimental Marine Biology and Ecology. – №382. – P. 54–60.

Stoner A.W. 2012. Assessing stress and predicting mortality in economically significant crustaceans // Rev. Fish. Sci.. – V. 20. – P. 111–135.

Stoner A.W. Habitat-mediated survival of newly settled red king crab in the presence of a predatory fish: Role of habitat complexity and heterogeneity // J. Exp. Mar. Biol. Ecol.-2009.- V. 382.- P. 54–60.

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.

Strathman R.R. 1985. Feeding and nonfeeding larval development and life-history evolution in marine invertebrates // Annu. Rev. Ecol. Syst.. – V. 16. – P. 339–361.

Takeuchi I. 1962. On the distribution of zoeal larvae of king crab, *Paralithodes camtschatica*, in the southeastern Bering Sea in 1960 // Bulletin of the Hokkaido Regional Fisheries Research Laboratory. – V. 24. – P. 163–70.

Tallack S.M.L. 2007. Escape ring selectivity, bycatch and discard survivability in the New England fishery for deep-water red crab, *Chaceon quinque-dens* // ICES J. Mar. Sci.. – V. 64. – P. 1579–1586.

Taylor H.H., Waldron F.M. 1997. Respiratory responses to air-exposure in the southern rock lobster, *Jasus edwardsii* (Hutton) (Decapoda: Palinuridae) // Mar. Fresh. Res.. – V. 48. – P. 889–897.

Tertitskaya A., Borisov R., Kovatcheva N., Vasiliev R. 2007. Intraspecific predation in artificial populations of decapods // Abstr. of the annual meeting of the Aquaculture Europe, 2007. – Turkey: Istanbul. – P. 581.

Thorson G. 1964. Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of marine bottom invertebrates // Ophelia. – №1. – P. 167–208.

Thompson G.A., McLay C.L. 2005. Mating behaviour of *Heterozius rotundifrons* (Crustacea: Brachyura: Belliidae): is it a hard or soft shell mater? // Marine Freshwater Research. – №56. – P. 1107–1116.

Uno Y. 1971. Studies on the aquaculture of *Macrobrachium nipponense* (de Haan) with special reference to breeding cycle, larval development and feeding ecology // Mer.. – V. 9. – №2. – P. 123–128.

Van Herp, F. Bellon-Humbert C. 1978. Setal development and molt prediction in the larvae and adults of the crayfish, *Astacus leptodactylus* (Nordmann, 1842) // Aquaculture. – №14. – P. 289–301.

Vogan C., Rowley A.F. 2002. Effects of shell disease syndrome on the haemocytes and humoral defences of the edible crab, *Cancer pagurus* // Aquaculture. – V. 205. – P. 237–252.

Wallace W. Pertuit C.J., Hvatum A.R. 1949. Contribution to the biology of the red king crab (*Paralithodes camtschatica* Tilesius) // U.S. Fish and Wildlife Service, Fishery Leaflet. – V. 340. – P. 1–49.

Wang Y.P. 1992. Svichan lexue // Fish. Sci.. – V. 11. – №8. – P. 18–23.

Warrenchuk J.J., Shirley T.C. Effects of wind chill on the snow crab (*Chionoecetes opilio*) / Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management and Economics // Fairbanks, Alaska: University of Alaska Sea Grant, 2002. – P. 81–96.

Wear R.G. 1965a. Breeding cycles and prezoaea larvae of *Petrolisthes elongates* (Milne Edwards, 1837) (Crustacea, Decapoda) // Transactions of the Royal Society of New Zealand. – №5. – P. 169–175.

Wear R.G. 1965b. Pre-zoea larva of *Petrolisthes novaezelandiae* Filhol, 1885 (Crustacea, Decapoda: Anomura) // Transactions of the Royal Society of New Zealand. – №6. – P. 127–132.

Weber D.D. 1967. Growth of the immature king crab *Paralithodes camtschatica* (TILESIUS) // Int. North Pac. Fish. Comm.. – V. 21. – P. 21–47.

Williams C.L., Dillaman R.M., Elliott E.A., Gay D.M. 2003. Formation of the arthrodistal membrane in the blue crab, *Callinectes sapidus* // Journal of Morphology. – №256. – P. 260–269.

Williamson D.I. 1982. Larval morphology and diversity // The Biology of Crustacea 2; Embryology, Morphology and Genetics / L.G. Abele (ed). – New York: Academic Press. – P. 43–110.

Williamson D.I. 1969. Names of larvae in the Decapoda and Euphausiacea // Crustaceana. – №16. – P. 210–213.

Wespestad V.G., Livingston P.A., Reeves J.E. 1994. Juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) pradation on Bering Sea red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) larvae as a cause of recruitment variation // ICES CM.. – V. 10. – 17 p.

Wahle R., Fogarty M.J. 2006. Growth and development: understanding and modelling growth variability in lobsters // Lobsters: Biology, Management, Aquaculture and Fisheries / Phillips B. (ed.). – Oxford, UK.: Blackwell Publishing Ltd.. – P. 1–44.

Whiteley N.M., Taylor E.W. 1992. Oxygen and acid-base disturbances in the hemolymph of the lobster *Homarus gammarus* during commercial transport and storage // J. Crustacean Biol.. – V. 12. – P. 19–30.

Woll A.K., Larssen W.E., Fossen I. 2010. Physiological responses of brown crab (*Cancer pagurus* Linnaeus 1758) to dry storage under conditions simulating vitality stressors // J. Shellfish Res.. – V. 29. – P. 479–487.

Wolotira R.J., Sample T.M., Noel S.F., Iten C.R. 1993. Geographic and bathymetric distributions for many commercially important fishes and shellfishes off the coast of North America, based on research survey and commercial catch data, 1912–84 // NOAA Technical Memorandum NMFS-AFSC-6. – P. 109–151.

Yamasaki-Granados S., Ruíz-Fregozo M., Vega-Villasante F. Ruíz-Fregozo's M. 2012. Contributions to the biology of molting and growth of the longarm river prawn

Macrobrachium tenellum (Decapoda: Paleamonidae) in Mexico // Arch. Biol. Sci. Belgrade. – V. 64. – Iss. 2. – P. 651–658.

Yamaoka L.H. 1970. Chemistry of growth in crustaceans // Chemical Zoology 5; Arthropoda Part A / M.J. Florkin, B.T. Scheer (eds). – Academic Press. – P. 321–341.

Zagorskiy I.A., Kovatcheva N.P., Vasilyev R.M. 2009. Monitoring of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* physiological state in aquaculture conditions // Abstracts of contributions presented at Aquaculture Europe. – Trondheim, Norway. – P.156–158.

Zagorskiy I., Nemtseva D., Kovatcheva N., Vasiliev R. 2011. Assessment of physiological conditions of red king crab *Paralithodes camtschaticus* during live transportation // Abstracts of contributions presented at Aquaculture Europe. – Rhodes, Greece, 2011. – P. 93–95.

Zheng Y., Fang H. 1998. Technique for prevention and treatment of common disease in seed-rearing of river crab // Shandong fisheries Yantai. – №5. – V. 15. – P. 31–34.

Н.П. Ковачева, Р.Р. Борисов, А.В. Жигин,
Д.С. Загорская, И.А. Загорский, Н.В. Кряхова,
Р.О. Лебедев, И.Н. Никонова, А.В. Паршин-Чудин,
Д.С. Печёнкин, Д.В. Тырин, Е.С. Чертопруд

АКВАКУЛЬТУРА КАМЧАТСКОГО КРАБА

Редактор *О.С. Юрова*
Компьютерная верстка *Н.Э. Боровик*

Подписано в печать 23.03.2022 г.
Формат 70×100 1/16.
Печ. л. 14,0. Тираж 300 экз.

ФГБНУ «ВНИРО»
107140, Москва, Верхняя Красносельская, 17